

ПАВЕЛ АЛЕКСЕЕВИЧ ИГНАШОВ

аспирант лаборатории болотных экосистем, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

*paul.ignashov@gmail.com***ВИКТОР ЛЕОНДОВИЧ МИРОНОВ**

ведущий биолог лаборатории болотных экосистем, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

*vict.mironoff@yandex.ru***ОЛЕГ ЛЕОНДОВИЧ КУЗНЕЦОВ**

доктор биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий лабораторией болотных экосистем, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

kuznetsov@krc.karelia.ru

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА БОЛОТ АККУМУЛЯТИВНЫХ ЛЕДОРАЗДЕЛЬНЫХ ВОЗВЫШЕННОСТЕЙ НА ЮГЕ КАРЕЛИИ*

Приводятся результаты исследования растительного покрова 48 болот аккумулятивных ледораздельных возвышенностей юга Карелии. В силу особенностей рельефа на их территориях располагается множество мелкоконтурных болот. Мелкоконтурные болота распространены по всей Карелии и в совокупности занимают значительные территории, однако остаются малоизученными. Во флоре исследованных болот выявлено 127 видов сосудистых растений и 54 вида мхов. Выделено 12 ассоциаций растительных сообществ с использованием топографо-экологического подхода. Даны характеристики выделенных ассоциаций. С помощью DCA-ординации представлено положение выделенных ассоциаций на градиентах трофности и увлажненности местообитаний. Описаны особенности состава и структуры растительного покрова на болотах, развивающихся в замкнутых и проточных котловинах. На болотах замкнутых котловин распространены маловидовые омбротрофные растительные сообщества, олиготрофные и мезотрофные сообщества, вносящие значительный вклад в разнообразие, приурочены к болотам проточных котловин.

Ключевые слова: флора, растительность, пространственная структура, классификация, болота, аккумулятивные ледораздельные возвышенностии

ВВЕДЕНИЕ

На территории Карелии располагается 12 аккумулятивных ледораздельных возвышенностей (ЛВ). Образованные в результате ледниковых процессов, эти возвышенностии имеют сложное геологическое строение. Они обладают мощным четвертичным покровом (60–80 м), сложенным перекрывающими друг друга суглинистой мореной и песчано-гравийными отложениями. Рельеф возвышенностей имеет выраженную ярусность: по краям возвышенностии расположены моренные гряды, а центр представлен комплексом куполообразных холмов и впадин [16].

Расчлененность рельефа и обилие впадин способствовали развитию множества болот небольшой площади. Болота малых площадей (до 100 га) – мелкоконтурные, в Карелии они изучены довольно слабо. Наиболее полные сведения имеются о мелкоконтурных болотах, существующих или планируемых, охраняемых природных территорий: заповедника «Кивач» [12], Заонежского полуострова и о. Кижи [9], [13]. Отдельные болота ЛВ были изучены в некоторых районах северной

Карелии [3], [6], [17]. По южной Карелии имеются лишь краткие сведения о болотах Вешкельской и Вохтозерской возвышенностей как элементе водно-ледникового холмисто-грядового ландшафта [1], [7].

Целью нашего исследования было изучить разнообразие и структуру растительного покрова экосистем мелкоконтурных болот, расположенных на аккумулятивных ледораздельных возвышенностях в подзоне средней тайги Карелии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Вешкельская ЛВ ($61^{\circ}51'23''$ с. ш., $34^{\circ}17'41''$ в. д.) ограничена на юге озером Шотозеро, на юго-востоке Корзинской низиной, на севере озером Сямозеро. Ее площадь около 200 кв. км. Отметки высот от 115 до 225 м н. у. м. – самые высокие отметки на западной стороне возвышенностии. В пределах возвышенностии расположено около 300 озер, которые занимают 10 % территории. Заболоченность территории около 15 %. Большая часть болот развиваются в бессточных замкнутых котловинах [2], они небольшого размера (от 2 до 50 га), имеют четкие контуры, вытянуты

с северо-запада на юго-восток, окружены песчаными грядами и изолированы друг от друга. Однако на юго-востоке возвышенности около оз. Савала несколько массивов образуют болотную систему площадью более 150 га.

Вохтозерская ЛВ ($62^{\circ}08'57''$ с. ш., $33^{\circ}22'56''$ в. д.) находится северо-восточнее оз. Сямозеро. Занимает площадь около 400 кв. км, высоты поверхности от 100 до 200 м н. у. м. Примерно 20 % территории заболочено. Болота располагаются в понижениях между холмами и озами и часто имеют сложную конфигурацию.

Исследования выполнялись маршрутным методом в течение полевого сезона 2014 года. Предварительный выбор объектов и планирование маршрута осуществлялись по анализу космоснимков и топографических карт. Было исследовано 48 болотных массивов площадью от 2,5 до 90 га (35 – Вешкельская ЛВ, 13 – Вохтозерская ЛВ). Как показали наши исследования, они имеют как озерный, так и суходольный генезис. Мощность торфяных залежей и озерных отложений достигает на некоторых из них 6–9 м.

Геоботанические описания выполнялись на временных пробных площадях (10×10 м) или в границах конкретного фитоценоза. Оценивалось проективное покрытие (в процентах) всех видов в сообществе. Впоследствии проективное покрытие было переведено в баллы по 6-балльной шкале (+ – до 1 %; 1 – 1–10 %; 2 – 11–25 %; 3 – 26–50 %; 4 – 51–75 %; 5 – 76–100 %). В биотопах (болотных участках) с комплексным строением определялись соотношение форм микрорельефа, их размеры, описания выполнялись для всех сообществ, выделенных в биотопе.

Для характеристики фитоценотического разнообразия была использована тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии [10], [11]. Описания были сведены в таблицу с выделением 12 эколого-ценотических групп видов. На основании данных о видовом составе, проективном покрытии, положении в микрорельфе был выделен ряд синтаксонов, которые мы рассматриваем в ранге ассоциаций. Название сосудистых растений дано по А. В. Кравченко [8], мхов – согласно работе М. С. Игнатова, О. М. Афониной и др. [4].

Ординация выделенных ассоциаций выполнялась методом бестрендового анализа соответствия [21]. В качестве анализируемого параметра была использована встречаемость вида в синтаксоне по 6-балльной шкале (г – вид встречается менее чем в 10 % описаний; I – 11–20 %; II – 21–40 %; III – 41–60 %; IV – 61–80 %; V – 81–100 %). Для проведения DCA-ординации была использована программа PAST 2.17 [20].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Флора. В составе флоры исследованных болот выявлено 127 видов сосудистых растений,

относящихся к 44 семействам и 80 родам, что составляет 40 % от болотной флоры Карелии [11]. Мхи представлены 54 видами из 11 семейств и 19 родов (40 % от бриофлоры болот Карелии [11]). Флора отдельных массивов составляет от 21 до 90 видов в зависимости от сложности структуры растительного покрова [5].

Относительную бедность флоры исследованных болот ЛВ, а также редкую встречаемость большинства видов (около 100 видов были встречены лишь на 1–10 болотах) мы связываем с особенностями распространенных в условиях возвышенности маловидовых сообществ омбротрофных местообитаний. Минеротрофные (олиготрофные и мезотрофные) местообитания встречаются довольно редко, главным образом на массивах, расположенных вдоль ручьев или в зарастающих заливах озер.

Классификация растительности. На основе анализа 121 геоботанического описания выделено 12 ассоциаций (таблица). Из них 7 ассоциаций из омбротрофного класса (1 относится к древесно-сфагновой группе, 2 – кочковой, 2 – ковровой, 2 – мочажинной), 1 ассоциация олиготрофная ковровая и 4 мезотрофные ассоциации (1 относится к древесной группе, 2 – мочажинной, 1 – топяной аллювиальной). Классы, группы и ассоциации рассматриваются в соответствии с классификацией О. Л. Кузнецова [11] с некоторыми дополнениями на уровне ассоциаций.

Омбротрофный класс

1. Ассоциация *Pinus sylvestris* – *Chamaedaphne calyculata* – *Sphagnum angustifolium*

Древесный ярус, представленный сосной, разреженный (сомкнутость 0,1–0,3), высотой 2–8 м, редко встречается береза (высотой до 2 м). Имеет развитый кустарничково-травяной ярус с доминированием *Chamaedaphne calyculata* и *Eriophorum vaginatum*. В моховом покрове доминируют *Sphagnum angustifolium* или *S. fuscum*. На некоторых болотах сообщества ассоциации занимают значительную площадь, что является признаком хорошей дренированности болота и его динамики в направлении дальнейшего большего облесения. Это характерно для болот в данном типе ландшафта [7], [19].

2. Ассоциация *Chamaedaphne calyculata* – *Sphagnum fuscum*

В нее входят сообщества кочек и гряд, в состав которых часто встречаются низкие формы сосны, также они имеют развитый кустарничковый ярус с доминированием в моховом покрове *Sphagnum fuscum*. Видовое богатство (циенофлора) насчитывает 34 вида, самое высокое среди выделенных ассоциаций в омбротрофном классе. Поскольку кочки молодые и довольно низкие, то в одном сообществе могут встретиться как гидрофильные виды (*Scheuchzeria palustris*), так и виды более сухих местообитаний (*Empetrum nigrum*). Однако только 18 видов имеют класс постоянства

Видовой состав ассоциаций болот аккумулятивных ледораздельных возвышеностей юга Карелии

№ ассоциации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Кол-во описаний	13	24	16	4	5	26	7	11	3	4	3	5
Кол-во видов	26	34	31	18	21	24	25	29	50	42	14	40
Видовая насыщенность	16	15	13	13	12	10	11	12	26	16	10	22
Кол-во видов с III–V классами постоянства	16	18	13	13	10	12	13	12	19	13	9	17
<i>Betula pubescens</i>	r	I	I					IV ⁽⁺¹⁾	3 ⁽²⁻³⁾	1		
<i>Pinus sylvestris</i>	V ⁽²⁻³⁾	IV ⁽⁺²⁾	IV ⁽⁺²⁾		I	r		III ⁽⁺¹⁾	3 ⁽⁺¹⁾	1		
1. * <i>Ledum palustre</i>	IV ⁽⁺²⁾	III ⁽⁺²⁾	II									
<i>Vaccinium uliginosum</i>	III ⁽⁺¹⁾	III ⁽⁺¹⁾	II					r	2 ⁽⁺⁾			
<i>Sphagnum capillifolium</i>	III ⁽⁺²⁾		4 ⁽⁵⁻³⁾				I					
2. <i>Empetrum nigrum</i>	V ⁽¹⁻²⁾	III ⁽⁺²⁾	II									
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	III ⁽⁺⁾	III ⁽⁺¹⁾	r	1								
<i>Rubus chamaemorus</i>	V ⁽⁺³⁾	IV ⁽⁺¹⁾	II	3 ⁽⁺¹⁾		r						
<i>Drosera rotundifolia</i>	V ⁽⁺¹⁾	V ⁽⁺¹⁾	V ⁽⁺⁾	4 ⁽¹⁾	V ⁽⁺⁾	III ⁽⁺¹⁾	III ⁽⁺¹⁾	II	1	1		
<i>Sphagnum fuscum</i>	V ⁽²⁻⁵⁾	V ⁽³⁻⁵⁾	III ⁽⁺²⁾	4 ⁽⁺³⁾	II		I	II				
<i>Polytrichum strictum</i>	IV ⁽⁺¹⁾	III ⁽⁺²⁾	III ⁽⁺¹⁾					II	1			
<i>Mylia anomala</i>	II	II		2 ⁽⁺⁾	I							
3. <i>Andromeda polifolia</i>	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	4 ⁽²⁾	V ⁽⁺²⁾	IV ⁽⁺²⁾	III ⁽⁺²⁾	IV ⁽⁺³⁾	2 ⁽⁺⁾	1		
<i>Betula nana</i>	IV ⁽⁺²⁾	III ⁽⁺¹⁾	III ⁽⁺¹⁾				I	I	2 ⁽⁺¹⁾			
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽⁺²⁾	3 ⁽⁺¹⁾	IV ⁽⁺¹⁾	III ⁽⁺¹⁾	II	V ⁽¹⁻²⁾	1		2 ⁽⁺²⁾	
<i>Oxycoccus palustris</i>	V ⁽⁺²⁾	V ⁽⁺¹⁾	V ⁽⁺¹⁾	2 ⁽¹⁾	V ⁽⁺¹⁾	IV ⁽⁺¹⁾	III ⁽⁺¹⁾	V ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁾	2 ⁽⁺¹⁾	3 ⁽⁺¹⁾	
<i>Eriophorum vaginatum</i>	V ⁽⁺²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	V ⁽²⁾	IV ⁽⁺²⁾	III ⁽⁺¹⁾	V ⁽⁺⁾		1		
<i>Carex pauciflora</i>	II	II	III ⁽⁺⁾	1	II	r		I	1	1		
<i>Sphagnum magellanicum</i>	V ⁽⁺³⁾	IV ⁽⁺³⁾	V ⁽⁺⁵⁾	3 ⁽⁺¹⁾	V ⁽⁺²⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	II	IV ⁽¹⁻²⁾				
4. <i>Carex limosa</i>		I	I			II	IV ⁽⁺¹⁾	III ⁽⁺¹⁾	III ⁽⁺¹⁾	1	1	2 ⁽⁺⁾
<i>Scheuchzeria palustris</i>	II	III ⁽⁺²⁾	III ⁽⁺¹⁾	4 ⁽⁺¹⁾	V ⁽²⁾	V ⁽²⁾		IV ⁽¹⁻²⁾	1	1		
<i>Rhynchospora alba</i>		r	r	3 ⁽¹⁾	I	III ⁽⁺²⁾	V ⁽²⁾					
<i>Drosera anglica</i>		II	II	4 ⁽⁺¹⁾	III ⁽⁺¹⁾	V ⁽⁺¹⁾	V ⁽¹⁾	r		1		
<i>Sphagnum balticum</i>		II	I	3 ⁽¹⁻²⁾	V ⁽³⁻⁵⁾	III ⁽⁺⁵⁾	I					
<i>Sphagnum compactum</i>							III ⁽¹⁻³⁾					
<i>Sphagnum jensenii</i>		r				I	III ⁽¹⁻³⁾					
<i>Sphagnum majus</i>		r	r			IV ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻⁵⁾	r				
<i>Cladopodiella fluitans</i>						I	III ⁽²⁻³⁾	r				
5. <i>Sphagnum fallax</i>						r	I	III ⁽¹⁻⁵⁾	1		3 ⁽¹⁻³⁾	
<i>Sphagnum papillosum</i>	r	r	r			II	II ⁽¹⁻⁵⁾	III ⁽⁺²⁾			1	
6. <i>Dactylorhiza incarnata</i>									3 ⁽⁺⁾	1		
<i>Sphagnum centrale</i>									3 ⁽²⁻⁴⁾	1		
<i>Sphagnum warnstorffii</i>									1	1		
<i>Aulacomnium palustre</i>	II	r							2 ⁽⁺²⁾			
7. <i>Sphagnum subsecundum</i>										3 ⁽¹⁻³⁾		
8. <i>Carex chordorrhiza</i>										2 ⁽⁺¹⁾		
<i>Carex lasiocarpa</i>						r		r	3 ⁽²⁾	4 ⁽²⁾		I
<i>Carex rostrata</i>		r				I		V ⁽²⁻³⁾	3 ⁽¹⁾	3 ⁽⁺¹⁾	3 ⁽²⁻³⁾	V ⁽⁺¹⁾
<i>Eriophorum angustifolium</i>						r		I	2 ⁽⁺⁾	1		
<i>Eriophorum gracile</i>								r	1	2 ⁽⁺⁾		
<i>Equisetum fluviatile</i>									3 ⁽⁺²⁾	3 ⁽⁺¹⁾		V ⁽³⁻⁵⁾
<i>Menyanthes trifoliata</i>		r				I	r		IV ⁽⁺²⁾	3 ⁽²⁾	2 ⁽⁺²⁾	I
<i>Utricularia intermedia</i>										3 ⁽²⁾	4 ⁽¹⁻²⁾	
9. <i>Calla palustris</i>										2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽⁺¹⁾	V ⁽¹⁻²⁾
<i>Caltha palustris</i>											V ⁽⁺¹⁾	

Окончание таблицы

№ ассоциации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Filipendula ulmaria</i>									1			IV ⁽⁺²⁾
<i>Lycopus europaeus</i>									2 ⁽¹⁻²⁾			IV ⁽⁺¹⁾
<i>Sphagnum squarrosum</i>									2 ⁽⁺²⁾			
<i>10. Salix cinerea</i>									2 ⁽⁺²⁾			II
<i>Salix phylicifolia</i>									1	1		V ⁽⁺¹⁾
<i>Calamagrostis neglecta</i>									1	1		IV ⁽⁺¹⁾
<i>Comarum palustre</i>								I	3 ⁽⁺²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	1	III ⁽⁺²⁾
<i>Galium palustre</i>										1		V ⁽⁺⁾
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>									2 ⁽¹⁾	1		V ⁽⁺¹⁾
<i>Stellaria palustris</i>									1			III ⁽⁺¹⁾
<i>Sphagnum obtusum</i>								I	2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾		
<i>Sphagnum riparium</i>										3 ⁽³⁻⁵⁾	I	
<i>11. Cardamine dentata</i>												IV ⁽⁺⁾
<i>14. Cicuta virosa</i>									2 ⁽⁺⁾			V ⁽⁺¹⁾
<i>Lysimachia vulgaris</i>										1		IV ⁽⁺¹⁾
<i>Scutellaria galericulata</i>												III
<i>Rumex aquaticus</i>												IV ⁽⁺⁾
<i>Myosotis cespitosa</i>												III ⁽⁺¹⁾

Примечание. Ассоциации: 1 – *Pinus sylvestris* – *Chamaedaphne calyculata* – *Sphagnum angustifolium*; 2 – *Chamaedaphne calyculata* – *Sphagnum fuscum*; 3 – *Chamaedaphne calyculata* – *Sphagnum angustifolium*; 4 – *Andromeda polifolia* – *Sphagnum capillifolium*; 5 – *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum balticum*; 6 – *Scheuchzeria palustris* – *Sphagnum majus*; 7 – *Scheuchzeria palustris* – *Hepaticae*; 8 – *Carex rostrata* – *Sphagnum angustifolium*; 9 – *Betulla pubescens* – *Menyanthes trifoliata*; 10 – *Carex lasiocarpa* – *Menyanthes trifoliata*; 11 – *Carex rostrata* – *Sphagnum riparium*; 12 – *Equisetum fluviatile* – *Calla palustris*. * – эколого-ценотические группы видов; I–V – классы постоянства; +, 1–5 – проективное покрытие.

III–V, средняя видовая насыщенность описания – 15 видов.

3. Ассоциация *Chamaedaphne calyculata* – *Sphagnum angustifolium*

Сообщества ассоциации схожи с предыдущими, однако из-за более влажных условий в них снижена доля участия кустарничков. В моховом покрове доминирует *Sphagnum angustifolium*, также встречаются сообщества с доминированием *S. magellanicum*, характерные для верховых болот подзоны южной тайги [18]. Ценофлора ассоциации включает 31 вид, видовая насыщенность – 13 видов.

4. Ассоциация *Andromeda polifolia* – *Sphagnum capillifolium*

Ассоциация характеризуется редким покровом из угнетенных кустарничков (*Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*), *Rubus chamaemorus* и гидрофильных трав *Scheuchzeria palustris* и *Drosera anglica*. Моховой ярус образует плотный ковер из *Sphagnum capillifolium* с примесью *S. fuscum*. Нередко на таком ковре обнаруживаются пятна голого торфа с печеночниками (*Mylia anomala* и др.) и кустистыми лишайниками рода *Cladonia*. Сообщество образует обширные подушкообразные ковры на берегах болотных озерков. Ранее на болотах Карелии не выделялась, подобные сообщества включались в ассоциацию *Chamaedaphne calyculata* – *Sphagnum fuscum* без придания им синтаксономическо-

го статуса [11]. Сообщества с высоким участием *Sphagnum capillifolium* на грядах дистрофных болот Прибеломорья, относящиеся к ассоциации *Calluna vulgaris* – *Sphagnum fuscum* – *Cladina* spp. [11], сильно отличаются от данной ассоциации по составу и динамическим связям.

5. Ассоциация *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum balticum*

Ковровая ассоциация с высоким покрытием *Eriophorum vaginatum*, ей содоминирует *Scheuchzeria palustris*. Из кустарничков постоянно встречаются только *Andromeda polifolia* и *Oxycoccus palustris*. В моховом ярусе доминирует *Sphagnum balticum* с примесью *Sphagnum magellanicum*, *S. majus* и *S. papillosum*. Ценофлора бедная, всего 21 вид, видовая насыщенность сообществ низкая – 12 видов, что характерно для мочажинных сообществ верховых болот.

6. Ассоциация *Scheuchzeria palustris* – *Sphagnum majus*

Это наиболее распространенная ассоциация на исследованных болотах, довольно часто ее сообщества образуют топяные участки в центральной части болотных массивов или занимают мочажины в комплексных биотопах. В редком травяном ярусе доминирует *Scheuchzeria palustris*, в более обводненных застойных местах доминантом иногда выступает *Rhynchospora alba*. Наряду с ними наиболее часто встречаются *Carex limosa*, *Eriophorum vaginatum*, *Andromeda polifo-*

lia. Моховой покров образует *Sphagnum majus*, в некоторых случаях ему содоминируют *S. papillosum* и *S. balticum*.

7. Ассоциация *Scheuchzeria palustris – Hepaticae*

Сообщества этой ассоциации развиваются на месте шейхцериево-сфагновых мочажин из-за застойного режима увлажнения. Редкий травяной покров образуют *Scheuchzeria palustris*, *Rhynchospora alba*, *Drosera anglica*. Моховой покров находится на разных стадиях деградации: от участков с сильно угнетенными сфагновыми мхами (*Sphagnum majus*, *S. jensenii*, *S. compactum*, *S. papillosum*) с большой примесью печеночных мхов (*Cladopodiella fluitans* и др.) до участков с обнажениями торфа и черной коркой печеночников и водорослей.

Олиготрофный класс

8. Ассоциация *Carex rostrata – Sphagnum angustifolium*

Осоково-сфагновые минеротрофные ковровые сообщества развиваются на массивах, имеющих уклоны поверхности и слабую проточность болотных вод. В ценозах встречаются единичные угнетенные деревья сосны и березы пушистой. В травяно-кустарниковом ярусе доминирует *Carex rostrata*, из кустарников ей сопутствуют *Chamaedaphne calyculata* и *Oxycoccus palustris*, из гидрофильных трав встречаются *Carex limosa* и *Menyanthes trifoliata*. В сплошном моховом покрове доминирует *Sphagnum angustifolium* или *S. fallax*, нередко они встречаются в смеси. Сообщества с доминированием каждого из них рассматриваются в ранге соответствующих ассоциаций [11]. Ценофлора ассоциации включает 29 видов, видовая насыщенность – всего 12 видов.

Мезотрофный класс

9. Ассоциация *Betula pubescens – Menyanthes trifoliata*

Древесно-травяно-сфагновые сообщества, характеризующиеся самым богатым видовым составом – 50 видов, средняя видовая насыщенность – 26 видов. Довольно редкие сообщества, встречены лишь на 3 болотах (2 – Вешкельская ЛВ, 1 – Вохтозерская ЛВ). Располагаются вдоль ручьев, протекающих по болотам. Древостой высотой до 5 м с сомкнутостью 0,1–0,3 представлен бересой с примесью сосны. В кустарниковом ярусе встречается *Salix aurita* и *S. cinerea*. Травяно-кустарниковый ярус довольно развит и представлен *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*, на пристольных кочках встречаются лесные виды *Vaccinium vitis-idaea*, *Dryopteris carthusiana*, *Pyrola minor*. В моховом покрове содоминируют *Sphagnum angustifolium* и *S. centrale*, также встречаются гипновые мхи (*Aulacomnium palustre*, *Calliergon cordifolium*).

10. Ассоциация *Carex lasiocarpa – Menyanthes trifoliata*

Осоково-травяные сообщества, занимающие периодически заливаемые участки на приречных и приозерных массивах. Травяной ярус образует *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata* с участием *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Utricularia intermedia*. В разреженном моховом ярусе встречаются *Sphagnum subsecundum*, *S. obtusum*, *Warnstorffia fluitans*. Ценофлора включает 42 вида, насыщенность ценозов в среднем 16 видов.

11. Ассоциация *Carex rostrata – Sphagnum riparium*

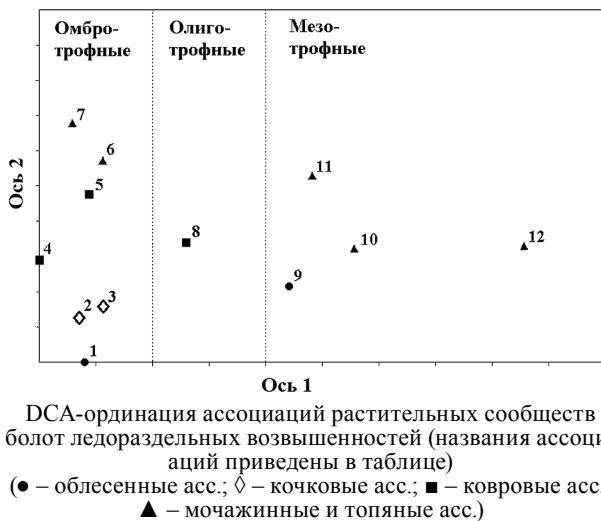
Осоково-сфагновые сообщества, встречающиеся узкой полосой у окраек массивов, где вода задерживается высоким минеральным берегом. С берега вместе с осадками поступает некоторое количество питательных веществ. Сообщество представляет собой моховой ковер, подпираемый водой, с густым покровом из *Carex rostrata* с участием *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*. Ковер образован *Sphagnum riparium* с примесью *S. fallax*.

12. Ассоциация *Equisetum fluviatile – Calla palustris*

Разнотравные сообщества, приуроченные к местам, которые заливаются озерными или речными водами. Характеризуются кустарниковым ярусом из ив (*Salix pentandra*, *S. phyllicolia*), густым ярусом *Equisetum fluviatile*, разнообразием травянистых растений (36 видов), многие из которых были встречены только в этих сообществах (*Solanum dulcamara*, *Carex acuta*, *Persicaria amphibia*, *Carex appropinquata*, *Carex omskiana*). Напочвенный покров практически отсутствует, лишь изредка встречаются мхи *Sphagnum riparium* и *S. squarrosum*. Ценофлора включает 40 видов, насыщенность ценозов в среднем 22 вида.

Для определения положения выделенных синтаксонов в экологическом пространстве был проведен бестрендовый анализ соответствия. Его результаты показывают следующее: первые две оси ординационной диаграммы объясняют около 49 % изменчивости (ось 1 – 37 %, ось 2 – 12 %) (рисунок).

Распределение ассоциаций таково, что ось 1 интерпретирована нами как градиент степени трофности местообитаний, а ось 2 – степень увлажнения. По оси 1 четко распределяются ассоциации по уровню минерального питания: омбротрофные, олиготрофные и мезотрофные. Обособленное положение ассоциации *Equisetum fluviatile – Calla palustris* (№ 12) связано с аллювиальным влиянием на местообитания, создающим, скорее, мезоэвтрофные условия [14], [15]. По оси 2 выделяются группы ассоциаций, отличающиеся условиями увлажнения: облесенные с переменным режимом увлажнения (1 и 9); кочковые (2 и 3); ковровые (4, 5 и 8); мочажинные и топяные (6, 7, 10, 11, 12) ассоциации.



DCA-ординация ассоциаций растительных сообществ болот ледораздельных возвышенностей (названия ассоциаций приведены в таблице)
 (● – облесенные асс.; ♦ – кочковые асс.; ■ – крововые асс.; ▲ – мочажинные и топяные асс.)

Структура болотных экосистем. Большинство болот ледораздельных возвышенностей располагаются в бессточных котловинах. Они имеют омбротрофный тип питания и им присуща схожая структура распределения болотных участков (биотопов) на массивах. В обводненной центральной части располагаются омбротрофные участки простого строения, занятые мочажинными сообществами – шейхцериево-сфагновыми и сукцессионно связанными с ними шейхцериево-печеночными, здесь встречаются единичные кочки с сообществами ассоциации *Chamaedaphne*

* Работа выполнена в рамках темы государственного задания Института биологии КарНЦ РАН (проект № 0221-2014-0035).

calyculata – *Sphagnum angustifolium*. Центральную часть окружают узкие ковровые пушицево-сфагновые сообщества. Края массивов занимают кустарничково-сфагновые и сосново-кустарничково-сфагновые сообщества.

На болотах, расположенных в проточных котловинах, имеющих ручьи, развиваются более богатые растительные сообщества, они агрегируются у источников поступления питательных минеральных веществ, растительный покров таких массивов нередко представляет динамический ряд из нескольких полос. Однако и на таких болотах окрайки и удаленные от водотоков участки заняты омбротрофными сообществами.

ВЫВОДЫ

1. Геологическое строение и гидрологический режим понижений рельефа ледораздельных возвышенностей способствует развитию болот с преобладанием маловидовых омбротрофных растительных сообществ. Болота, расположенные в проточных котловинах, вносят существенный вклад в разнообразие флоры и растительных сообществ болот ледораздельных возвышенностей.

2. Растительный покров болот бессточных котловин ледораздельных возвышенностей имеет микропоясную структуру: обводненные мочажинные сообщества в центре, к периферии сменяемые крововыми сообществами, а ближе к окрайкам кочковыми и древесными сообществами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В. и др. Экосистемы ландшафтов запада средней тайги (структура и динамика). Петрозаводск: Карелия, 1990. 284 с.
2. Галина Е. А. Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации // Труды Карельского филиала АН СССР. Вып. 15. Петрозаводск, 1959. С. 3–48.
3. Елина Г. А., Юрковская Т. К. Растительность и стратиграфия болотных массивов в камовом рельефе у Луусальмы // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Карелия, 1971. С. 95–102.
4. Игнатов М. С., Афонина О. М., Игнатова Е. А. и др. Список мхов Восточной Европы и Северной Азии // Arctoa. 2006. Вып. 15. С. 1–130.
5. Игнатьев П. А. Флора и растительность болот Вешкельской ледораздельной возвышенности (Карелия) // Международное совещание «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Восточной Фенноскандии»: Тез. докл. Апатиты, 2015. С. 35–36.
6. Коэльо Р. П. О некоторых болотных массивах одного из камовых ландшафтов Сегежского района // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Карелия, 1971. С. 103–111.
7. Коломыцев В. А. Болотообразовательный процесс в среднетаежных ландшафтах Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1993. 172 с.
8. Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск, 2007. 404 с.
9. Кузнецов О. Л., Бразовская Т. И., Стойкина Н. В. Флора, растительность и генезис болот в охранной зоне музея-заповедника «Кижи» // Труды Карельского НЦ РАН. Вып. 1. Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. Петрозаводск, 1999. С. 48–54.
10. Кузнецов О. Л. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Труды Карельского НЦ РАН. Вып. 8. Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005. С. 15–46.
11. Кузнецов О. Л. Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2006. 53 с.
12. Кузнецов О. Л., Кутеников С. А. Болота заповедника «Кивач», их разнообразие, генезис и динамика // Природные процессы и явления в уникальных условиях среднетаежного заповедника: Материалы научно-практической конф., посвящ. 80-летию ФГБУ «Государственный природный заповедник «Кивач». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 58–64.

13. Кузнецов О. Л., Антипин В. К., Токарев П. Н. Болота // Сельговы ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. С. 54–61.
14. Миронов В. Л. Разнообразие приозерных болот Карелии // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее: Материалы Четвертого Междунар. полевого симпозиума (Новосибирск, 4–17 августа 2014). Томск, 2014. С. 83–85.
15. Миронов В. Л., Кузнецов О. Л. Травяные ассоциации приозерных болот южной Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2011. № 6 (119). С. 24–27.
16. Шелехова Т. С. Ледораздельные аккумулятивные возвышенности Карелии // Геология и полезные ископаемые четвертичных отложений: Материалы VIII Университетских геол. чтений (Минск, Беларусь, 3–4 апр., 2014 г.). Минск: Цифровая печать, 2014. Ч. 1. С. 68–70.
17. Юровская Т. К. О болотных массивах камовых ландшафтов северной Карелии // Научная конференция института биологии, посвященная 25-летию Петрозаводского государственного университета им. О. В. Куусинена: Тез. докл. Петрозаводск, 1965. С. 144–145.
18. Юровская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с.
19. Юровская Т. К. Взаимоотношения таежных лесов и болот в пространстве и времени // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (5). С. 1416–1419.
20. Hammer R., Næserg D. A. T., Ryant P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. № 1. P. 1–9.
21. Hill M. O., Gauch H. G. Detrended Correspondence analysis: an improved ordination technique // Vegetation. 1980. Vol. 42. P. 47–58.

Ignashov P. A., Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Mironov V. L., Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Kuznetsov O. L., Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

MIRES' VEGETATION STRUCTURE ON ACCUMULATIVE GLACIAL UPLANDS OF SOUTHERN KARELIA

The presence of numerous small scale mires (less than 100 ha) on the territory of Karelia is rather common for this territory. According to our research most of the small size mires are understudied. The goal of our research was to evaluate the state of floral diversity and vegetation communities in small mires of accumulative glacial uplands located in southern Karelia. The research results of the floral and geobotanical studies on 48 mires of Veshkelskii and Vohtozerskii accumulative glacial uplands are presented. The checklist of mires' flora includes 127 species of vascular plants and 54 species of moss. 12 associations of plant communities were defined using the topological-ecological approach. The detrended correspondence analysis helped to allocate associations in gradients of ecological factors reflecting both the nutrient status and moisture characteristic of the habitats. Ombrotrophic plant communities are located on mires in closed hollows with no outflow. Oligotrophic and mesotrophic plant communities are located on mires with flow-through hollows.

Key words: flora, vegetation, spatial structure, classification, mires, glacial accumulative uplands

REFERENCES

1. Volkov A. D., Grontsev A. N., Erukov G. V. i dr. *Ekosistemy landshaftov zapada sredney taygi (struktura i dinamika)* [Ecosystems in landscapes of the western middle taiga (structure and dynamics)]. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 1990. 284 p.
2. Galikina E. A. Mire landscapes of Karelia and the principles of their classification [Bolotnye landshafty Karel'skogo filiala AN SSSR]. Trudy Karel'skogo filiala AN SSSR. Petrozavodsk, 1959. Issue 15. P. 3–48.
3. Elina G. A., Yurkovskaya T. K. Mires vegetation and stratigraphy in kame relief from Luusalmy [Rastitel'nost' i stratigrafiya bolotnykh massivov v kamovom rel'eфе u Luusal'my]. Ocherki po rastitel'nomu pokrovu Karel'skoy ASSR. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 1971. P. 95–102.
4. Ignatov M. S., Afonina E. A. i dr. Check-list of mosses of Eastern Europe and Northern Asia [Spisok mkhov Vostochnoy Evropy i Severnoy Azii]. Arctoa. 2006. Issue 15. P. 1–130.
5. Ignashov P. A. Flora and vegetation of mires on Veselskaya glacial accumulative upland (Karelia) [Flora i rastitel'nost' bolot Veshkel'skoy ledorazdel'noy vozvyshenosti (Kareliya)]. Mezhdunarodnoe soveshchanie "Problemy izucheniya i sokhraneniya rastitel'nogo mira Vostochnoy Fennoscandii": Tezisy dokladov. Apatity, 2015. P. 35–36.
6. Kozlova R. P. About some mires of kame landscapes in Segezha region [O nekotorykh bolotnykh massivakh odnogo iz kamovykh landshaftov Segezhskogo rayona]. Ocherki po rastitel'nomu pokrovu Karel'skoy ASSR. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 1971. P. 103–111.
7. Kolomytsev V. A. *Bolotoobrazovatel'nyy protsess v srednetaehnykh landshaftakh Vostochnoy Fennoscandii* [Bog formation process in the middle-taiga landscapes of the East Fennoscandia]. Petrozavodsk, 1993. 172 p.
8. Kravchenko A. V. *Konspekt flory Karelii* [A Compendium of Karelian Flora]. Petrozavodsk, 2007. 404 p.
9. Kuznetsov O. L., Brazovskaya T. I., Stoykina N. V. Flora, vegetation and genesis of mires in the Museum-Reserve "Kizhi" [Flora, rastitel'nost' i genezis bolot v okhrannoy zone muzeya-zapovednika "Kizhi"]. Trudy Karel'skogo NTs RAN. Ostrova Kizhskogo arkhipelaga. Biogeograficheskaya kharakteristika. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 1999. Issue 1. P. 48–54.

10. Kuznetsov O. L. Topology-ecological classification of mire vegetation in the Republic of Karelia (ombrotrophic and oligotrophic communities) [Topologo-ekologicheskaya klassifikatsiya rastitel'nosti bolot Karelii (ombrotrofnye i oligotrofnye soobshchestva)]. *Trudy Karel'skogo NTs RAN. Bioraznoobrazie, dinamika i resursy bolotnykh ekosistem vostochnoy Fennoscandii*. Petrozavodsk, 2005. Issue 8. P. 15–46.
11. Kuznetsov O. L. *Struktura i dinamika rastitel'nogo pokrova bolotnykh ekosistem Karelii: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk* [Structure and Dynamics of Vegetation in Mire Ecosystems in the Republic of Karelia. Author's abst. Dr. biol. sci. diss]. Petrozavodsk, 2006. 53 p.
12. Kuznetsov O. L., Kutenkov S. A. Diversity, Dynamics and Genesis of Mires in the Reserve "Kivach" [Bolota zapovednika "Kivach", ikh raznoobrazie, genezis i dinamika]. *Prirodnye protsessy i yavleniya v unikal'nykh usloviyakh sredneazh-nogo zapovednika*. Petrozavodsk, 2012. P. 58–64.
13. Kuznetsov O. L., Antipin V. K., Tokarev P. N. Mires [Bolota]. *Sel'govye landshafty Zaonezhskogo poluostrova: prirodnye osobennosti, istoriya osvoeniya i sokhranenie*. Petrozavodsk, 2013. P. 54–61.
14. Mironov V. L. Diversity of limnogenous mires of Karelia [Raznoobrazie priozernykh bolot Karelii]. *Torfyaniki Zapadnoy Sibiri i tsikl ugleroda: proshloe i nastoyashchee: Materialy Chetvertogo Mezhdunarodnogo polevogo simpoziuma*. Tomsk, 2014. P. 83–85.
15. Mironov V. L., Kuznetsov O. L. Herbal association of limnogenous mires of southern Karelia [Travyanye assotsiatsii priozernykh bolot yuzhnay Karelii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2011. № 6 (119). P. 24–27.
16. Shelekhova T. S. Glacial accumulative uplands in Republic of Karelia [Ledorazdel'nye akkumulyativnye vozvyshennosti Karelii]. *Geologiya i poleznye iskopaemye chetvertichnykh otlozheniy: Materialy VIII Universitetskikh geol. chteniy (Minsk, Belarus', 3–4 apr., 2014 g.)*. Minsk, 2014. Part 1. P. 68–70.
17. Yurkowskaya T. K. Mires of Kame Landscapes in the north of the Republic of Karelia [O bolotnykh massivakh kamovykh landshaftov severnoy Karelii]. *Nauchnaya konferentsiya instituta biologii, posvyashchennaya 25-letiyu Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta im. O. V. Kuusinena: Tezisy dokladov*. Petrozavodsk, 1965. P. 144–145.
18. Yurkowskaya T. K. *Geografiya i kartografiya rastitel'nosti bolot Evropeyskoy Rossii i sopredel'nykh territoriy* [Geography and cartography of mire vegetation of Russia and neighbouring territories]. St. Petersburg, 1992. 256 p.
19. Yurkowskaya T. K. Spatial-temporal Interrelationships between Forest and Mires within the Taiga Ecosystems [Vzaimootnosheniya taizhnykh lesov i bolot v prostranstve i vremeni]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2012. Vol. 14. № 1 (5). P. 1416–1419.
20. Hammer R., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. № 1. P. 1–9.
21. Hill M. O., Gauch H. G. Detrended Correspondence analysis: an improved ordination technique // *Vegetation*. 1980. Vol. 42. P. 47–58.

Поступила в редакцию 07.12.2016