

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М.В. ЛОМОНОСОВА**

Биологический факультет

На правах рукописи

Кожин Михаил Николаевич

**ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПУТИ
ФОРМИРОВАНИЯ ОСТРОВНЫХ ФЛОР
КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА
(на примере Порьей губы)**

03.02.01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2014

Работа выполнена на кафедре геоботаники биологического факультета ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова».

Научный руководитель:

Юрий Евгеньевич Алексеев,
кандидат биологических наук, доцент
кафедры геоботаники биологического
факультета МГУ

Научный консультант:

Елена Германовна Сулова,
кандидат географических наук, доцент
кафедры биогеографии
географического факультета МГУ

Официальные оппоненты:

Михаил Станиславович Игнатов,
доктор биологических наук, профессор,
ФГБУН Главный ботанический сад
им. Н.В. Цицина РАН,
зав. лабораторией

Вячеслав Юрьевич Баркалов, доктор
биологических наук, ФГБУН Биолого-
почвенный институт Дальневосточного
отделения РАН, заведующий отделом

Ведущая организация:

ФГБУН Ботанический институт
им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН)

Защита состоится «26» декабря 2014 года в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д.501.001.46 при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу 119991, Москва, Воробьевы горы, МГУ, Биологический факультет, аудитория М1.

Факс: (495) 939-43-09, e-mail: shch_a_w@mail.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке МГУ им. М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан «__» ноября 2014 года.

Ученый секретарь,
диссертационного совета,
доктор биологических наук



А.В. Щербаков

Общая характеристика работы

Актуальность. Исследование биологического разнообразия природно-территориальных комплексов является одной из основных задач современной биологии. Разработка рекомендаций, способствующих сохранению биоразнообразия, возможно только при наличии исчерпывающих знаний о составе биоты определенных территорий и закономерностях ее дифференциации. В связи с этим, проведение детальных исследований флор определенных территорий приобретает важнейшее значение.

Островные экосистемы выступают удачной естественной моделью изучения биологического разнообразия и классификации природно-территориальных экосистем: они имеют «естественные» территориальные границы, позволяющие исследовать биоту как самобытный природный объект [Толмачев, 1974, 1986; Бреслина, 1987]. Изученные острова Кандалакшского заповедника не подвергаются антропогенному воздействию и поэтому могут служить примером естественных изменений среды.

Сосудистые растения в островных экосистемах Субарктики играют ключевую роль. Они являются эдификаторами и доминантами большинства фитоценозов, активно участвуют в процессах первичных сукцессий.

Островные экосистемы нуждаются в специальной охране, поскольку на них формируются особые растительные сообщества, чутко реагирующие на изменение условий и вмешательство человека. В связи с выше изложенным, всесторонний анализ закономерностей формирования растительного покрова островов приобретает особую актуальность.

Степень разработанности темы. 1. Региональный аспект. Первые сведения о флоре островов Кандалакшского залива содержатся на этикетках немногочисленных гербарных сборов А. Гёбеля, А. Мела, В.Ф. Бротеруса, Н.В. Кудрявцева, Р.Ф. Нимана (Н, LE, LECB). В XX веке острова вершины и южного побережья Кандалакшского залива были охвачены флористическими исследованиями в связи с организацией Кандалакшского заповедника и ряда биологических станций [Богданова, Вехов, 1969 а,б; Бреслина, 1980б, 1985а, б; Воробьева, 1982, 1986а,б, 1989, 1996; Абрамова и др., 2003; Головина, Баранова, 2006 и др.]. Почти все из перечисленных работ имеют сугубо инвентаризационный характер. Данных о флоре островов самой крупной и разнообразной губы Кандалакшского залива – Порьей – до настоящего времени не было. Несмотря на значительное число флористических работ в районе, островные флоры Белого моря изучены явно недостаточно. 2. Методологический аспект. В литературе, касающейся исследования флор субарктических шельфовых островов Евразии, приводятся флористические списки и результаты классического [Толмачев, 1974; Юрцев, Камелин, 1991] анализа флоры того или иного архипелага в целом [Воробьева, 1996; Штанько, Лантратова, 1985; Семкин, Борзова, 1986; Голубова, Беркутенко, 1989; Пономарева, Яницкая, 1991; Кузнецова, Беркутенко, 1994; Чубарь, 1998 и др.], что позволяет нам судить о положении их в системе районирования и

показывает их региональную и экологическую специфику. Внутреннее разнообразие и закономерности формирования островных флор, слагающих флоры архипелагов, остаются при этом не освещенными. Сравнительное изучение островных флор внутри архипелагов было предпринято только в работах по Финскому заливу [Глазкова, 2001], Северной Охотии [Хорева, 1998, 2001, 2003] и некоторым островам Белого моря [Абрамова и др., 2003; Кравченко и др., 2010; Shipunov et al., 2013].

Цель исследований – оценить флористическое разнообразие и установить пути формирования флор малых островов Кандалакшского залива Белого моря. В рамках данной цели были поставлены и решены следующие **задачи**: 1) провести полевые работы по детальному выявлению островных флор Порьей губы, дать комплексную физико-географическую характеристику архипелага; 2) разработать методическую основу классификации островных флор с использованием принципов И. Браун-Бланке; провести классификацию островных флор Порьей губы и установить ранги выделенных единиц; 3) дать разностороннюю характеристику выделенных единиц и сравнить их с единицами классификаций И.П. Бреслиной [1987] и Л.А. Абрамовой с соавторами [2003]; 4) оценить и проанализировать показатели биоразнообразия по группам островных флор; 5) сравнить флористический состав разных групп островных флор; 6) провести анализ аборигенной и адвентивной фракций флор архипелага в каждой в целом и по группам островных флор; 7) проанализировать причины неоднородности распространения на островах сосудистых растений в условиях микроклиматического градиента; 8) дать оценку абсолютного возраста островов и провести сравнение по группам островных флор; 9) выявить вклад различных факторов в формирование островных флор и установить пути их формирования; 10) выявить закономерности распространения и места концентрации редких видов сосудистых растений, подлежащих охране, в пределах архипелага.

Научная новизна. 1. Разработан новый методический подход для исследования флорогенеза шельфовых островов в условиях неотектонических и гляциоизостатических процессов. 2. Впервые создана классификация островных флор на основе принципов И. Браун-Бланке и обоснованы методические положения правомерности применения этого метода. Показано, что анализ выделенных классификационных единиц островных флор позволяет выявить процессы и факторы их формирования. 3. Создана новая схема путей формирования островных флор Белого моря, где ведущими факторами являются морфология острова, микроклимат и абсолютный возраст. 4. В работе содержится новый обширный материал по находкам редких и новых видов для региона; составлен конспект флоры архипелага Порья губа и приведены списки видов для 201 островной флоры.

Теоретическая и практическая значимость. Теоретическая значимость работы состоит в том, что получена методическая схема анализа островных

флор, позволяющая выявлять пространственно-временные закономерности их формирования. Проведена разносторонняя биологическая и физико-географическая характеристика выделенных единиц классификации островных флор и самих островов. Применен разнообразный математический аппарат для получения количественных характеристик выявленных закономерностей. Использование разработанной в работе методической схемы позволяет на качественно новом уровне решать проблемы выявления причин дифференциации островных биот, вопросы их происхождения и развития, рационального использования и охраны.

Практическая значимость работы заключается в возможности прогнозирования развития островных и прибрежных экосистем в результате современного поднятия суши на основе использования разработанной методической схемы анализа островных флор. Собранные материалы являются основой для мониторинга биологического разнообразия и процессов формирования наземных экосистем. Результаты проведенного исследования служат источником информации о распространении и экологии видов сосудистых растений Кандалакшского залива. Флористические материалы были использованы при подготовке второго издания «Красной книги Мурманской области» [2014]. По результатам полевых работ пополнены коллекционные фонды гербария Московского университета (MW), Кандалакшского заповедника (KAND), Ботанического музея университета г. Хельсинки (H) и Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н.А. Аврорина (КРАВГ). Составлен аннотированный список сосудистых растений Порьей губы, который может быть включен в сеть пунктов мониторинга локальных флор [Юрцев, 1997; Юрцев и др., 2001]. Результаты работы могут быть использованы при создании флористических сводок и обобщающих работ в области островной биогеографии.

Методология и методы исследования. Объектом исследования являются островные флоры сосудистых растений Кандалакшского залива; предметом исследования – закономерности формирования островных флористических комплексов и их разнообразие. Для оценки разнообразия и анализа факторов дифференциации островных флор была разработана оригинальная методологическая схема. Островные флоры классифицированы с использованием табличной обработки флористических описаний по методу И. Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964; Александрова, 1969; Миркин и др., 2002; Podani, 2006], в основу которого был положен принцип выявления групп видов-индикаторов. В сравнительной флористике этот метод был применен для островных флор Порьей губы [Кожин, 2011] впервые. Созданная классификационная схема явилась основой для последующего анализа биологического разнообразия и оценки влияния ключевых физико-географических факторов дифференциации (морфология острова, пространство и время). Комплексный анализ полученных данных позволил выявить важнейшие экологические рубежи в формировании наземных

экосистем, а также проследить разные пути формирования островных флор. Полученные закономерности были использованы для выявления мест концентрации редких охраняемых видов сосудистых растений и разработки рекомендаций по принятию природоохранных мер. Новизна предполагаемого подхода связана с учетом влияния всего комплекса природных факторов, опосредованно выраженных через видовой состав островных флор, что является перспективным при исследованиях флорогенеза различных островов. Методы сбора и обработки материала подробно рассмотрены в главе 2.

Положения, выносимые на защиту:

1. Созданная классификационная схема островных флор на основании табличной обработки по И. Браун-Бланке (по признакам самой флоры) явилась базисом для последующего анализа и решении вопросов островного флорогенеза. Классификационные группы иерархически соподчинены и характеризуются экологическим своеобразием. Применение этих классификационных принципов для островных флор правомерно и может быть использовано для анализа флор других шельфовых архипелагов.

2. По показателю пространственного разнообразия флоры Порья губа относится к одной из самых богатых флор архипелагов Российской Субарктики. Она насчитывает 370 видов сосудистых растений, относящихся к 185 родам и 59 семействам. По соотношению географических элементов аборигенной фракции флора является типичной гипоарктической с хорошо выраженными фенноскандскими чертами.

3. Острова Порьей губы характеризуются низкой степенью антропогенной трансформации. Число адвентивных видов составляет 13% флоры архипелага: это 47 видов из 38 родов и 20 семейств. Заселение адвентивных видов было не единовременным и имело не менее 5 стадий. Ключевую роль в демулационных процессах играют растения – апофиты.

4. Выделенные группы островных флор различаются по видовому составу, показателям биоразнообразия (числу таксонов, индексам Шеннона и Симпсона), соотношению жизненных форм. Применение индексов разнообразия позволяет выявить важные экологические рубежи, которые адекватно определяют происходящие изменения в экосистемах.

5. Распространение сосудистых растений по архипелагу Порья губа определяется разнообразием местообитаний, положением острова относительно открытого моря, приуроченностью к определенным сообществам и почвообразующим породам, заносом человеком или птицами.

6. Ведущими факторами дифференциации островных флор являются геоморфологические процессы, абсолютный возраст и микроклиматические особенности. Средняя скорость заселения видами сосудистых растений составляет 27-34 вида за 1 тыс. лет. Острова, располагающиеся в открытом море, заселяются медленнее и позднее, чем расположенные близко к материковому берегу.

7. Большинство островных флор Порьей губы начало развиваться в субатлантический период. Крупные острова формировались в атлантический и суббореальный периоды, поэтому в их современном флористическом составе сохранились виды голоценовых среднетаежных лесов и тундр. На основании данных об истории развития и анализа современных физико-географических факторов выделено три пути формирования островных флор.

8. Использование выделенных групп островных флор при планировании мониторинга позволяет прогнозировать места концентраций редких охраняемых видов, что может быть использовано при разработке природоохранных мер.

Степень достоверности и апробация результатов. Работа подготовлена на основании полевых наблюдений на 211 островах Белого моря. Информация об объеме и детальности собранного материала приведена в главе 2. Проведен разносторонний сравнительный анализ островных флор, результаты которого подкреплены комплексом математических методов. Дана оценка эффективности разных методов изучения островных флор.

Материалы диссертации были доложены на Всероссийской школе-семинаре по сравнительной флористике, посвященной 100-летию «Окской флоры» А.Ф. Флерова (Рязань, 2010), XVIII Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2011» (Москва, 2011), Всероссийской бриологической конференции с международным участием, посвященной 100-летию со дня рождения Р.Н. Шлякова (Апатиты, 2012), XII международной конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (Петрозаводск, 2013), V-ой всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения» (Апатиты, 2014), Международном рабочем совещании, посвященном 50-летию создания Красного списка IUCN «Методы оценки угрозы исчезновения видов и определения статуса уязвимости, основанные на IUCN-критериях, для Красных книг Баренцева региона» (Сыктывкар, 2014), на Ученых советах Кандалакшского заповедника, на комиссии биогеографии Московского центра РГО (Москва, 2009), на заседании Мурманского отделения РБО (Кировск, 2014), на заседании кафедры геоботаники МГУ 15 мая 2014 г.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность доц. Ю.Е. Алексееву и доц. Е.Г. Сусловой за научное руководство, проф. †Е.Г. Мяло за обсуждение важных методических частей работы. Автор благодарит специалистов-систематиков †К.П. Глазунову, П.Г. Ефимова, Е.А. Игнатову, В.А. Костину, В.С. Новикова, Н.Н. Носова, А.П. Серегина, А.Н. Сенникова, Д.Д. Соколова, А.П. Сухорукова, Н.Н. Цвелева, О.В. Юрцеву, P. Uotila и M. Piirainen. Автор выражает искреннюю признательность Е.А. Глазковой, Е.О. Головиной, П.А. Волковой, А.В. Кравченко, О.А. Мочаловой и М.Г. Хоревой за живое обсуждение и совместный научный поиск решения проблем при изучении островных флор. Отдельная благодарность

руководству и коллективу Кандалакшского заповедника, в частности зам. директора †А.С. Корякину. Автор благодарен А.С. Булочниковой, Н.А. Вислобокову, С.В. Дудову, Т.С. Гревизирской, К.В. Котельниковой, Т.В. Крутенко, Н.В. Нестеровой, А.Н. Нестерову, К.Б. Поповой, Е.Л. Толмачевой, А.Л. Хохлову за участие и помощь при проведении полевых работ. Автор благодарен Геопорталу МГУ за предоставление космических снимков. Работа была частично поддержана грантом РФФИ №12-05-31395.

Глава 1. Физико-географическая характеристика района исследований

Географическое положение. Район исследований – Кандалакшский залив – расположен в северо-западной части европейской России за Северным Полярным кругом. В его состав входит около 2000 островов: множество мелких (луд и баклышей) и ряд крупных островов.

Территория модельного архипелага – Порьей губы – принадлежит Беломорскому отделу Кандалакшского заповедника и относится к Терскому району Мурманской области (рис. 1). Порья губа – самый большой залив Кандалакшского залива, береговая линия ее сильно изрезана, и образует 8 крупных губ. Общая площадь архипелага составляет 14 718 га, из которых суша (225 островов) занимает 601 га.

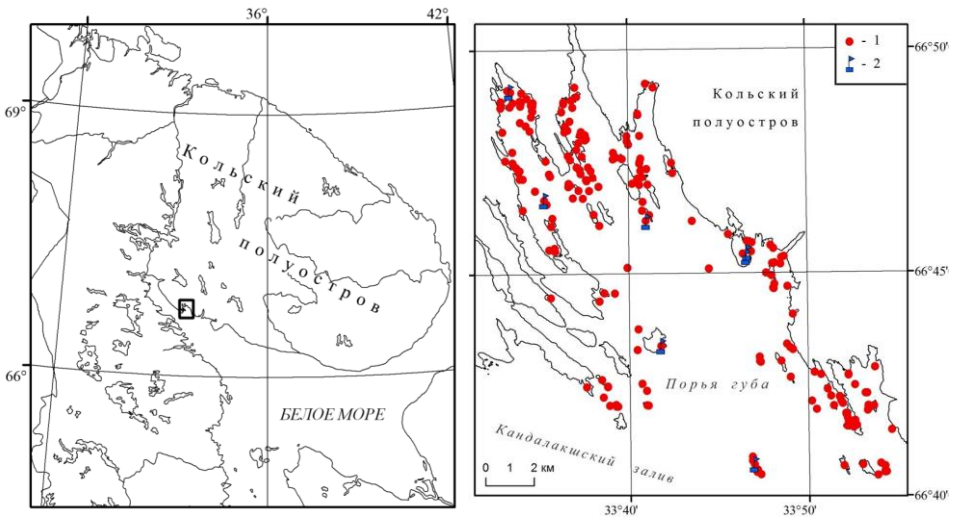


Рис. 1. Район исследований: Порья губа Кандалакшского залива. 1 – исследованные острова; 2 – установленные метеодатчики.

Геолого-геоморфологические особенности. Современный рельеф островов и материкового побережья Кандалакшского залива претерпел длительную и сложную историю геологического развития, хотя свои основные черты приобрел в неоген-четвертичное время. На Кольском полуострове и островах Кандалакшского залива на дневной поверхности обнажены наиболее древние на Земле разнообразные докембрийские породы, которые сформировались в

архее и протерозое. Большинство исследователей на Кольском полуострове и прилегающих территориях устанавливают признаки двух оледенений (московского и валдайского). Наиболее широко распространены ледниковые формы, созданные под действием валдайского оледенения [Кошечкин, 1969].

В поздневалдайское время (~23 000~15 000) четвертичного периода эта территория была покрыта ледником мощностью в несколько тысяч метров. Впоследствии ледовый покров начал таять и отступать, освобождая прогибавшуюся под тяжестью колоссальных масс поверхность земли [Kolka et al., 1998; Corner et al., 1999; Колька и др. 2005; Евзеров, 2010].

Последние 10 000 лет массивное оледенение отсутствует, а остаточный процесс изостатического поднятия происходит до сих пор [Колька и др., 2005]. Его признаки отчетливо проявляются на побережьях: проливы между островами и материком мельчают, образуя небольшие полуострова, образуются небольшие новые мели, в народе называемые корги, затем и островки. Скорость поднятия была неравномерной: в начале голоцена в интервале 9,5-5 тыс. л.н. скорость поднятия оценивается в 9-13 мм/год. На ранних стадиях поднятия в позднеледниковье и самом начале голоцена она, вероятно, была больше. С середины голоцена поднятие стало менее интенсивным – около 5-5,5 мм/год. К настоящему времени скорость поднятия еще снизилась и оценивается в 4 мм/год [Олюнина, Романенко, 2007].

Острова Порьей губы разнообразны по геоморфологическому строению. Самые малые острова представляют собой разбитые трещинами скальные купола. В состав крупных островов входят массивные скальные блоки, морские террасы разного возраста, небольшие косы из щебня, реже песка.

Климат. Кандалакшский залив находится в западной части Атлантико-Арктической зоны умеренного пояса, его климат формируется под влиянием взаимодействия арктических и, преимущественно, атлантических воздушных масс умеренных широт [Алисов, 1956], атмосферной циркуляции над Атлантико-Европейским сектором Северного полушария [Филатов, Тержевик, 2007] и Нордкапского течения – отрога Гольфстрима. Неустойчивость и резкая изменчивость является одной из главных особенностей этого климата. В целом лето достаточно прохладное и влажное: средняя температура июля колеблется около 15°C. Число дней со среднесуточной температурой выше 5°C составляет 120-125; сумма температур выше этого предела – 1400-1500 °C. Сумма активных температур (выше 10°C) равна 1000-1200°C. Годовая амплитуда температуры воздуха на островах составляет 19-23°C, а на побережье 24-29°C. Районы с закрытыми морскими губами характеризуются большей континентальностью, чем центральная часть и участки открытого моря. Среднее количество осадков за год составляет от 360 до 500 мм, при этом в летний период выпадает 200-310 мм. На островах осадков выпадает меньше, чем на прибрежных возвышенностях. [Агроклиматический справочник, 1961; Филатов, Тержевик, 2007; Васильев, Водовозова, 2010].

Почвенный покров. Для структуры почвенного покрова островов Кандалакшского залива характерна высокая пестрота и разнообразие сочетаний почв. Резкая смена почвенных разностей обусловлена высокой вариабельностью элементов рельефа, литологического состава, режима увлажнения и сменой фитоценозов [Евдокимова, 1972; Орешникова, 2012].

На островах в открытом море широко распространены сухоторфяные почвы и литоземы. На прибрежных островах, расположенных в «ветровой тени» прилегающего материка, господствуют подзолы разных типов. Обводненные участки заняты болотами и микроболотами с торфяными почвами (олиготрофными и эвтрофными). Поскольку все почвы относительно молодые и формируются в суровых климатических условиях, для них характерен укороченный профиль и малая мощность горизонтов.

Краткая характеристика растительного покрова. Район исследований входит в Североевропейскую таежную провинцию с северотаежными лесами [Лавренко, Исаченко, 2000]. Растительный покров островов Порьей губы отличается высоким разнообразием, поскольку формируется в условиях отчетливого микроклиматического градиента и располагается на гетерогенной литологической основе. Несмотря на малую общую площадь островов, здесь присутствуют все типы растительных сообществ, произрастающих на островах Кандалакшского залива.

Животный мир играет большую роль в формировании островных флор Белого моря. Наиболее сильное воздействие на растительный покров оказывают колонии морских птиц.

Таким образом, Порья губа является удачным модельным объектом для изучения природно-территориальных систем Кандалакшского залива. Здесь представлены основные геологические структуры, разнообразна геоморфология островов. С климатической точки зрения Порья губа представляет собой отчетливый градиент от условий открытого моря к внутренней части, близкой к континентальным условиям и в общих чертах охватывает все разнообразие микроклиматических условий Кандалакшского залива. Климатические и литологические особенности обуславливают ярко выраженную дифференциацию наземных экосистем, что особенно наглядно проявляется в составе островных флор.

Глава 2. Материалы и методы исследований

Полевые исследования. В разделе проведен критический обзор полевых методов исследования островных флор. Отмечено отсутствие в литературе детального описания методики исследования островных флор. Большинство авторов ограничивается лишь указанием числа посещенных островов. Обозначена проблема недостаточной изученности малых островов. Предложена собственная, оригинальная методика исследования островных флор [Кожин, 2010]. Методы исследований флор участков материковой суши приняты и хорошо разработаны. В основу их положено либо выявление конкретных, локальных флор [Толмачев, 1931, 1986; Юрцев, 1974, 1985,

1997; Шеляг-Сосонко, 1980; Ребристая, 1987; Баранова, 2012; Хитун, 2012], либо использование методов исследования флор по регулярной сети квадратов [Seddon, 1971; Юрцев, 1997; Серегин, 2005, 2012].

Полевые ботанические работы проводились 2008-2013 гг. на островах Порьей губы. Они включали выполнение флористических (общих и по парциальным флорам) и геоботанических описаний, и сбор гербарного материала. Всего в Порьей губе было исследовано 211 островов (рис. 1), на Средних Лудах исследовано 4 острова в 2011 г. На 10 островах наземные растения обнаружены не были. Все первичные данные были оформлены в виде разделов в «Летопись природы Кандалакшского заповедника» в кн. 55-58, 59 [2009-2012, 2014].

Полученные данные легли в основу конспекта, сводной таблицы флористических описаний и классификационной схемы островных флор. При проведении полевых работ также собрана информация для «Картотеки Кандалакшского заповедника» (1 500 записей в базе данных).

За период полевых работ было собрано около 4 тыс. образцов гербария, из них сосудистых растений – около 2,5 тыс. листов, переданных в KAND, MW, Н и КРАВГ. Информация о сборах (данные этикеток) хранится в базе данных гербария Кандалакшского заповедника. Собрано 7 комплектов эксикат для издания «Гербария флоры России».

Морфологические параметры и кадастр островов приведены на основании полевых работ, данных топографических карт (М 1:25 000), лоции Белого моря [1954], планов лесной таксации [План..., 1977], морской карты Порьей губы [Порья губа..., 1994], данных дистанционного зондирования (FORMOSAT-2) и архивных материалов Кандалакшского заповедника.

Измерение микроклиматических показателей на островах проведено на 7 станциях по профилю от открытого моря до внутренней части залива (рис. 1). Для измерения метеорологических показателей использованы логгеры iButton семейства iBDL (гигрохрон DS1923, термограф DS1922). Все датчики фиксировали метеопоказатели 1 раз в 3 часа (8 раз в сутки).

Камеральная обработка. Классификация островных флор. Выявленные в процессе полевых исследований островные флоры впоследствии были классифицированы с использованием принципов И. Браун-Бланке [Александрова, 1969; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин и др., 2002]. Анализируемыми единицами при табличной обработке явились флористические списки сосудистых растений для каждого из островов (не геоботанические описания!). Флористический список представляет собой полноценную модель флоры данного острова, которая отображает качественные и количественные особенности флористического разнообразия. Массив флористических описаний был первично обработан в программе TWINSpan [Hill, 1979]. Полученная схема расположения описаний доработана вручную. Данный метод табличной обработки И. Браун-Бланке основан на сравнении и группировке конкретных описаний (в данном случае

– полных флористических списков для островов) и выявлении особенностей распределения видов в них. Это происходит путем объединения всех списков в группы со сходным набором видов, и упорядочиванием видов в блоки – экологические индикаторы – с учетом уровня их постоянства (встречаемости в выделенной группе) [Braun-Blanquet, 1964; Александрова, 1969; Миркин и др., 2002; Podani, 2006]. Лучшими индикаторами своеобразия являются виды с узкой экологической амплитудой [Александрова, 1969].

И. Браун-Бланке отмечает, что таксономическая классификация строится на флористическом основании, но ее единицы соответствуют также историко-генетически, географически и экологически очерчиваемым группам сообществ [Braun-Blanquet, 1964]. Представленный тезис, на наш взгляд, вполне справедлив и для изучаемых островных экосистем. По аналогии с ассоциациями, изучаемые острова обладают конкретным экологическим своеобразием, которое отражается в его флористическом составе.

Использованные математические методы. Для анализа флористических материалов и показателей физико-географических факторов использован комплекс математических методов: регрессионный анализ и линейная аппроксимация методом наименьших квадратов, алгоритм TWINSPAN, кластерный анализ с построением дендрограмм разными метриками, метод ориентированных графов с использованием меры взаимного включения, коэффициенты ранговой корреляции Спирмена, однофакторный дисперсионный параметрический (ANOVA) и непараметрический анализы Краскела – Уоллиса (Kruskal – Wallis ANOVA) с попарным сравнением критерием Манна – Уитни и бестрендовый анализ соответствий (DCA). Использованы программы Statistica 7.0, MS Excel, Juice 7.0.84, PAST, Graphs 1.47.

Оценка возраста островов Порьей губы проведена на основе результатов аппроксимации методом наименьших квадратов двух кривых перемещения береговой линии. В первом случае, за основу были взяты данные В.В. Кольки с соавторами [2005, 2013б] из окрестностей пос. Умба. Первоначально была построена кривая «возраст – высота» по данным измерений. Полиномиальный тренд второй степени оказался наиболее близок построенной кривой по данным измерений: $a = -0,0024 \cdot h^2 + 0,277 \cdot h$, где a – возраст, h – абсолютная высота острова ($R^2=0,99$). Во втором случае были взяты данные О.С. Олюниной и Ф.А. Романенко [2005] для территории пос. Приморский БС им. Н.А. Перцова МГУ: $a = -0,0012 \cdot h^2 + 0,202 \cdot h + 0,196$ ($R^2=0,99$). Полученные тренды взяты за основу расчета абсолютного возраста островов Порьей губы с использованием данных об абсолютных высотах.

Глава 3. Конспект флоры сосудистых растений островов Порьей губы

Флора сосудистых растений островов Порьей губы насчитывает 370 видов, нотовидов и видов-агрегатов, относящихся к 185 родам и 59 семействам. Номенклатура видов приведена в соответствии с современными требованиями кодекса ботанической номенклатуры [Международный

кодекс..., 2009]. В работе помимо приоритетных названий приводятся широко используемые синонимы в скандинавской [Retkeilykasvio, 1998; Flora Nordica, 2000, 2001, 2010; Lid, Lid, 2007] и восточно-европейской литературе [Флора Европейской части СССР, 1974-2004, Конспект..., 2012].

При характеристике местообитаний видов указаны основные элементы островных ландшафтов, геоморфологические структуры и растительные сообщества. Характеризуя сообщества с малым числом видов сосудистых растений и сообщества с высокой эдификаторной ролью мохообразных и лишайников, мы приводим информацию о доминирующих или характерных видах мхов, печеночников и лишайников. В конспекте флоры распространение видов обсуждается только в пределах архипелага Порья губа, за исключением ряда редких видов, которые находятся на границе ареала или являются «далекими заносами». Встречаемость видов оценена по пятибалльной шкале.

Принадлежность видов к аборигенной или адвентивной фракции флоры мы приводили на основании анализа литературных данных, гербарных образцов и полевых материалов. В соответствии с классификацией Ф.Г. Шредера [Schroeder, 1969] все адвентивные элементы островов Порьей губы по способу заноса относятся к ксенофитам, а по степени натурализации принадлежат к эфемерофитам, колонофитам, эпекофитам и агрофитам. В антропогенно нарушенных участках помимо адвентивных видов широкое распространение приобретают апофиты. По успешности заселения местообитаний в соответствии с классическими работами К. Линколы [Linkola, 1916a,б; Кравченко, 2007] они подразделены на 3 группы: эвапофиты, гемиапофиты и олигоапофиты.

Глава 4. Классификация островных флор Порьей губы

Обоснование и выбор используемых методов. Ранее для выявления причин и особенностей дифференциации островных биот в условиях поднятия суши использовали разнообразные классификационные принципы. В ряде работ за основу дифференцирующих принципов были взяты признаки ландшафтной структуры, преобладающие растительные сообщества [Бреслина, 1987; Shipunov et al., 2013] и высота островов [Valovirta, 1937]. В других работах использованы признаки самих островных флор: выделение общих видов [Глазкова, 2001; Бреслина, 1985], использование коэффициентов сходства [Ребасоо, 1987а, б] и методов кластерного анализа с выделением индикаторных видов [Абрамова и др., 2003].

В нашей работе мы используем в качестве критериев классификации признаки самих островных флор – полные флористические списки островов, которые сравниваем между собой методом табличной обработки, основанном на принципах И. Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964; Александрова, 1969; Миркин и др., 2002; Podani, 2006]. Предлагаемый подход во многом позволяет избежать искусственности и механистичности выделения и разграничения классификационных единиц и может быть применен в

условиях резко различающихся единиц по числу сравниваемых признаков (числу видов на острове).

Применение метода обработки И. Браун-Бланке для островных флор мы считаем в нашем случае правомерным, поскольку классифицируемые единицы имеют естественные природные границы, и их флоры сравнимы между собой. А.И. Толмачев [1974, 1986] отмечает, что островные флоры являются в той или иной степени изолированными, поэтому они представляют собой удобную модель для изучения и их сравнения.

Классификационные принципы И. Браун-Бланке широко используются при классических фитоценологических исследованиях [Александрова, 1969; Сабуров, 1972; Миркин и др., 2002; Podani, 2006 и др.]. В последнее время их особенно широко применяют при изучении сообществ донных организмов [Александров, 1984; Шитков и др., 2003; Оксийук и др., 2004; Чертопруд, 2007] и почвенных животных [Zaitsev, 1997; Сидорчук, 2007].

Классификационная схема островных флор. Описываемые острова находятся на разных стадиях формирования наземных экосистем в условиях Кольской Субарктики. Все разнообразие исследованных островных флор Порьей губы можно представить 12 группами, которые входят в 6 подтипов и 2 типа. Синоптическая таблица флористических описаний показывает отчетливую разницу по набору в них диагностических видов (д.в.).

Классификационная схема:

Тип Puccinellia

Подтип Puccinellia

Группа Puccinellia

Var. typicum

Var. Tripolium vulgare

Подтип Cochlearia

Группа Cochlearia

Группа Festuca rubra

Подгруппа Tripleurospermum

Var. typicum

Var. Montia fontana

Подгруппа Leymus arenarius

Подгруппа Rhodiola rosea

Var. typicum

Var. Montia fontana

Тип Empetrum

Подтип Empetrum

Группа Empetrum

Var. typicum

Var. Montia fontana

Var. Triglochin maritima

Подтип Vaccinium

Группа Dianthus

Var. typicum

Var. Triglochin maritima

Группа Montia

Группа Picea

Var. typicum

Var. Triglochin maritima

Подтип Ledum

Группа Calluna

Группа Salicornia

Подтип Comarum

Группа Comarum

Группа Trichophorum

Группа Corallorhiza

Первым шагом к классификации является разделение островов на **типы Puccinellia** и **Empetrum**. На островах **типа Puccinellia** формируются

растительные группировки или сообщества только приморских лугов на рыхлых отложениях или обнаженных скалах. Острова флористического **типа Empetrum** покрыты сообществами приморских лугов лишь по периферии, а в их центральной части развиваются гликофитные растительные сообщества (леса, березняки, вороничники, болота и пр.).

В рамках **типа Puccinellia** выделяется **подтип Puccinellia** и **подтип Cochlearia**. Первый отличается малым количеством или отсутствием видов сосудистых растений, за исключением дифференциальных (*Pucclinellia* spp. и *Tripodium vulgare*). Для **подтипа Cochlearia** присущи такие д.в., как: *Cochlearia arctica*, *Sedum acre*, *Plantago maritima*, *Atriplex nudicaulis* и *Tripleurospermum subpolare* – облигатные и факультативные галофиты, а также характерно присутствие видов с низким постоянством. Островные флоры **группы Festuca rubra** слагает крупный блок видов облигатных (*Tripleurospermum subpolare*, *Agrostis straminea*) и факультативных (*Rumex pseudonatronatus*) галофитов и луговых видов с широкими экологическими ареалами (*Festuca rubra*). В этой группе прослеживается четкое подразделение на подгруппы, сопряженное с разницей в литогенной основе.

В **типе Empetrum**, характеризующейся помимо галофитной развитием гликофитной растительности, наблюдается дифференциация на 4 подтипа. **Подтипы Vaccinium, Ledum** и **Comarum** отличаются от **подтипа Empetrum** на основании массивного дифференцирующего блока из преимущественно гипоарктических видов: *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Dianthus superbus*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Linnaea borealis*, *Chamaenerion angustifolium* и пр. Наличие этих видов демонстрирует важный экологический рубеж, так как они являются доминантами и константами в растительном покрове лесов и тундрообразных сообществ островов.

Разделение на группы флор в **подтипе Comarum** происходит путем постепенного увеличения разнообразия видов и появления новых блоков д.в. В отличие от последних, группы **подтипов Vaccinium** и **Ledum** отличаются не на основании постепенного увеличения числа д.в. от группы к группе, а присутствием или отсутствием блоков д. в., поэтому в **подтипах Vaccinium** и **Ledum** нет типовых групп флор.

Таким образом, полученная в процессе классификации иерархия островных флор отражает увеличение числа видов, площади острова и разнообразия местообитаний от группы к группе. Внутренняя структура выделенных групп островных флор достаточно однородна. Наиболее ярко это проявляется в группах **типа Empetrum**, поскольку только в них встречаются довольно обширные блоки д. в.

В дополнение к проведенному анализу иерархии единиц островных флор на основе принципов И. Браун-Бланке мы провели кластерный анализ, используя коэффициент Сёрнсена-Чекановского, метод Варда, Эвклидово расстояние и Манхэттенскую метрику. При проведении расчетов взяты данные о встречаемости видов по разным группам. Полученные

дендрограммы в общих чертах подтверждают выявленные нами закономерности.

Классификация островных флор в сравнении с единицами ландшафтной классификации островов И.П. Бреслиной. На территории Кольской Субарктики И.П. Бреслина [1987] различает всего 8 типов островов. При сравнении разработанной нами классификации с единицами ландшафтной классификации прослеживается частичная корреляция (табл.).

Таблица. Соответствие выделенных классификационных единиц островных флор с ландшафтными типами островов

Ландшафтные типы островов И.П. Бреслиной [1987]	Классификационные единицы островных флор		
	Группы	Подтипы	Тип
Камни	Puccinellia	Puccinellia	Puccinellia
Баклыши	Cochlearia	Cochlearia	
Лудушки	Festuca rubra		
Баклыши	Empetrum	Empetrum	Empetrum
Лудки		Dianthus	
Островки	Picea	Vaccinium	
Луды	Montia		
Острова, реже луды	Calluna	Ledum	
Острова	Salicornia		
Луды, реже острова	Comarum	Comarum	
	Trichophorum		
Острова, реже луды	Corallorhiza		

Классификационные единицы флор типа **Puccinellia**, подтипов **Empetrum** и **Vaccinium** во многом совпадают с единицами ландшафтной классификации. Разделение на группы флор крупных островов происходит в первую очередь по количественным показателям, опосредованно указывающим на эволюционную стадию острова, а ландшафтная классификация делит острова по соотношению вороничных и лесных сообществ, уже не придавая высокого значения собственно появляющимся новым ландшафтными фациям, что довольно искусственно.

Классификация островных флор методом И. Браун-Бланке и на основе кластерного анализа с использованием «индикаторных видов». Для сравнения методов табличной обработки и подхода Л.А. Абрамовой с соавт. [2003] массив данных по островным флорам Порьей губы был обработан теми же методами кластеризации (манхэттенская метрика). В результате была получена схема кластеризации, которая в значительной мере отличалась от деления на группы с использованием метода табличной обработки. Она дает сложно интерпретируемые результаты. Наибольшее несоответствие и

очень слабые кластерные различия наблюдаются для малых островов. Острова с большим числом видов во многом соответствуют единицам, выделенным по методу И. Браун-Бланке. Кластерная структура подразделений не соответствует подразделением на типы и подтипы, и причины дифференциации остаются неясными. Значительная разница в числе видов в островных флорах при кластеризации создает эффект «лестницы», когда кластеры постепенно объединяются друг с другом по количеству видов, «стирая» другие закономерности.

Глава 5. Характеристика групп островных флор

В главе приведена подробная характеристика всех 12 групп островных флор Порьей губы, выделенных на основе табличной обработки. В начале каждого описания, приведен список островов, принадлежащих к этой группе флор. При характеристике островов даны их морфологические характеристики, геоморфологические особенности, положение относительно открытого моря. Приведена разносторонняя характеристика парциальных флор островов. Особое внимание уделено доминирующим, диагностическим и редким видам. Дано описание основных растительных сообществ, их закономерных смен и сочетаний. Дана краткая характеристика влияния животных на фитоценозы и флору островов.

Глава 6. Анализ островных флор

Богатство флоры островов и его причины. Флора исследованных островов Порьей губы насчитывает 370 видов сосудистых растения, которые составляют 55% от флоры Кандалакшского заповедника. В соответствии с положениями теории островной биогеографии о динамическом равновесии для количественного анализа мы используем полные списки флор, а не их отдельные фракции. Рассчитаны коэффициенты для уравнения Аррениуса $y=58 \cdot x^{0,39}$. Построение линейной модели методом регрессионного анализа показало значимость зависимости ($p<0,05$). Исходя из полученных данных, мы можем говорить о том, на 1 га число видов равно 58. Показатель пространственного разнообразия флоры ($z=0,39$), довольно высок, что свидетельствует о высоком видовом богатстве Порьей губы по сравнению с другими флорами архипелагов Российской Субарктики.

Показатели разнообразия разных групп островных флор. Распределение числа видов по островам архипелага крайне неоднородно. Оно может колебаться от 1 до 269 видов. При сравнении коэффициентов разнообразия мы будем оперировать группами островных флор, которые были выделены нами в процессе табличной обработки. Проведенные подсчеты видового богатства групп флор демонстрируют существенные различия. Расположение единиц классификации во многом соответствует увеличению размера островов. Особенно ярко это прослеживается при дифференциации на типы: острова типа **Puccinellia** существенно меньше ($0,05 \pm 0,01$ га), чем острова типа **Empetrum** ($2,8 \pm 0,7$ га), первые содержат 10 ± 1 , а вторые – 69 ± 4 видов.

Видовая насыщенность по результатам дисперсионного анализа (Kruskal – Wallis ANOVA, $p < 0,05$) статистически значимо связана с группой островных флор (рис. 2). На основании критерия Манна-Уитни показано, что большинство групп островных флор значимо отличаются друг от друга по числу видов. Не перекрываются по видовому разнообразию на ранних стадиях формирования, а при дальнейшем развитии наземных экосистем островов возникают варианты-аналоги по видовому разнообразию, что обусловлено неоднородностью физико-географических условий формирования разных групп островных флор.

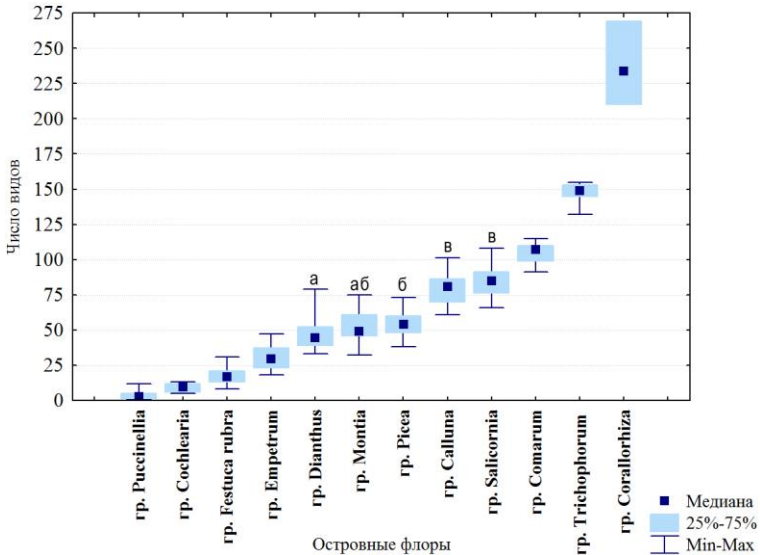


Рис. 2. Число видов сосудистых растений для флористических групп.

Значения коэффициентов Шеннона значимо зависят от флористической группы островов (Kruskal – Wallis ANOVA, $p < 0,05$; рис. 3). Они демонстрируют постепенное увеличение значения от группы к группе, по аналогии с возрастанием числа видов на острове.

Интерпретация значений коэффициента Шеннона весьма информативна с позиций выявления дифференциации флоры; он более чутко реагирует на глобальные изменения в структуре растительного покрова островов – выявления важнейших экологических рубежей. Все группы островных флор значимо отличаются друг от друга по значению индекса Шеннона (критерий Манна-Уитни, $p < 0,05$), за исключением групп-аналогов (**Picea – Montia** и **Calluna – Salicornia**; $p > 0,05$).

Полученные значения индекса Симпсона значимо зависят от группы островных флор (Kruskal – Wallis ANOVA, $p < 0,05$). Значения монотонно убывают от группы **Puccinella** к группе **Corallorhiza**, что свидетельствует об увеличении полидоминантности в островных флорах. Особенно ярко

наблюдается снижение от группы **Puccinellia** к **Cochlearia** и **Festuca rubra**, где крайне велика роль доминирующих видов. Статистически не различаются только группы **Picea** – **Montia** и **Calluna** – **Salicornia** (критерий Манна-Уитни, $p > 0,05$).

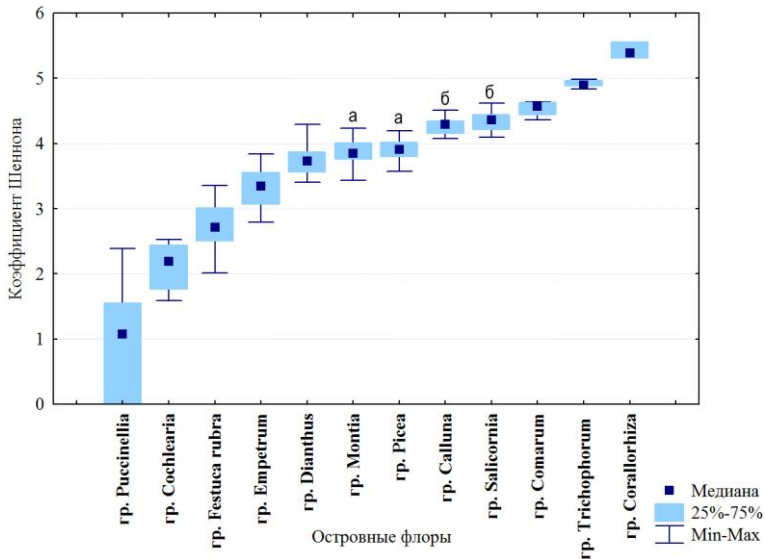


Рис. 3. Коэффициенты разнообразия Шеннона для флористических групп.

Сравнительный анализ видового состава групп островных флор с использованием мер включения обнаруживает отсутствие единого процесса формирования островных флор (рис. 4).

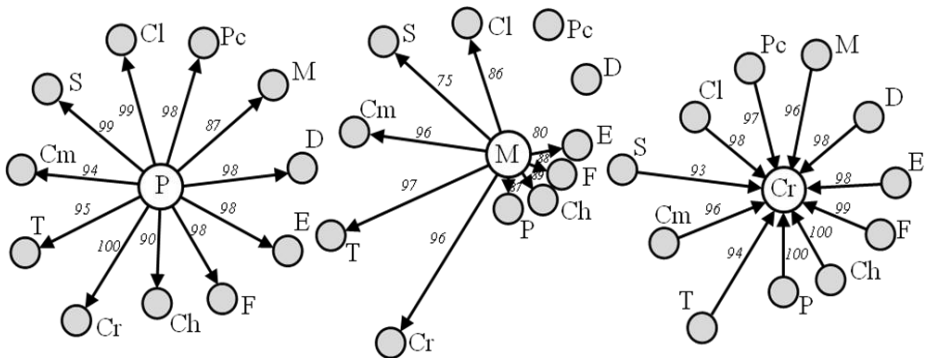


Рис. 4. Примеры ориентированных графов включения островных флор. Группы островных флор: P – **Puccinellia**; Ch – **Cochlearia**; F – **Festuca rubra**; E – **Empetrum**; D – **Dianthus**; M – **Montia**; Pc – **Picea**; Cl – **Calluna**; S – **Salicornia**; Cm – **Comarum**; T – **Trichophorum**; Cr – **Corallorhiza**.

Предпосылки к этому уже прослеживались при сопоставлении количественных показателей разнообразия этих групп флор. По результатам анализа мер включения, прослеживается 2 пути формирования островных флор. Первый характерен для островных флор групп: **Puccinellia var. Tripolium vulgare, Festuca rubra** подгруппы **Leymus arenarius, Dianthus, Picea, Salicornia**. Второй – для группы **Puccinellia var. typicum, Cochlearia, Festuca rubra** подтипа **Tripleurospermum** и **Rhodiola rosea, Montia, Calluna**. Картина формирования островных флор несколькими путями согласуется с классификацией И.П. Бреслиной [1987].

Состав и анализ аборигенной фракции флоры

Таксономическая структура и географические особенности флоры.

Аборигенную фракцию флоры сосудистых растений Порьей губы составляют 323 вида, которые принадлежат к 56 семействам и 165 родам. В составе флоры сосудистых растений выражено преобладание семейств *Cyperaceae, Poaceae, Asteraceae, Ericaceae* и *Rosaceae*, что характерно для северных бореальных и арктических флор [Толмачев, 1974]. На долю десяти ведущих семейств флоры, приходится больше половины флористического состава (59%). Таксономическая структура и географические особенности позволяют характеризовать ее как бореальную с ясно выраженными гипоарктическими и фенноскандскими чертами. При сравнении таксономической структуры флоры островов Порьей губы с другими островными и прибрежными флорами Белого и Баренцева морей обнаруживается их высокое сходство.

Участие разных таксонов в сложении групп островных флор Порьей губы подчиняется закономерностям, описанным при анализе видовой насыщенности и видового богатства островов. На видовом, родовом и семейственном уровне наблюдается закономерное увеличение числа таксономических групп от малых островов флористического типа **Puccinella** к крупным островам типа **Empetrum**. Эти зависимости являются статистически значимыми (Kruskal – Wallis ANOVA; $p < 0,05$). В сложении островных флор типа **Puccinella** значительную роль играют виды сем. *Poaceae* и *Asteraceae*, а для типа **Empetrum** – *Poaceae, Cyperaceae, Ericaceae* и *Salicaceae*. Анализ распределения семейств и родов по группам флор оказался малоинформативным.

Биоморфологический анализ флоры. В работе использована частично модифицированная система жизненных форм И.Г. Серебрякова [1962, 1964], в соответствии с которой 323 вида аборигенной фракции флоры Порьей губы были отнесены к 30 жизненным формам. Для островных флор Порьей губы характерно значительное разнообразие и вариабельность жизненных форм одревесневающих растений; широкая представленность простратных и гемипростратных жизненных форм сосудистых растений. Яркой чертой флоры является абсолютное преобладание разнообразных жизненных форм наземных поликарпических трав, что обусловлено разнообразием литоральных местообитаний, скальных луговых группировок, и

разнообразием болот. Монокарпические травы разнообразны и многочисленны в сообществах с постоянными естественными структурными нарушениями растительного покрова.

Число жизненных форм значимо зависит от типа островной флоры (Kruskal – Wallis ANOVA; $p < 0,05$). Все группы островных флор значимо отличаются друг от друга по числу видов, за исключением групп **подтипа Vaccinium**. Неожиданным оказалось достоверное различие по числу жизненных форм и их спектру групп **Calluna** и **Salicornia**, обладающих высоким флористическим сходством.

Спектры жизненных форм с учетом участия видов адекватно отражают основные закономерности и экологические рубежи в развитии островных флор. Интерпретация этих спектров четко показывает различия в составе биоморф, которые во многом определяют облик островов.

Состав и анализ адвентивной фракции флоры

Адвентивная флора островов Порьей губы включает 47 видов сосудистых растений (13% от всей флоры), которые принадлежат к 38 родам и 20 семействам. Наибольшим числом видов обладают сем. *Asteraceae* и *Rosaceae*. Адвентивные элементы играют заметную роль лишь на 5 островах, где было антропогенное освоение. В составе адвентивной фракции преобладают колонофиты, среди которых многочисленны короткокорневищные кистекорневые многолетники. Исходя из анализа видового разнообразия и данных об историческом освоении территории, выделено 5 стадий заноса адвентивных видов на острова архипелага.

Глава 7. Современные факторы и пути формирования островных флор

Особенности распределения видов растений и групп островных флор по микроклиматическому градиенту в Порьей губе. Приведена характеристика микроклимата островов с использованием данных установленных нами логгеров. Показаны отличия в годовом ходе температуры и влажности воздуха островов от материковых участков. На основании анализа серии карт распространения отдельных видов и групп островных флор выявлена их специфика и приуроченность к определенным частям залива.

Параметры микроклимата в Порьей губе постепенно изменяются по профилю от кута губы к открытому морю. Поскольку губа простирается с севера на юг, для интерпретации данных этого градиента была использована географическая широта. Дисперсионный анализ показал значимую зависимость групп островных флор от географической широты (Kruskal – Wallis ANOVA, $p < 0,05$). Наибольшей спецификой в распространении обладают прибрежные группы **Empetrum**, **Dianthus**, **Picea** и морская группа **Montia**. Это свидетельствует о роли удаленности островов от материка и вкладе микроклиматических факторов в формирование островных флор.

Возраст островов и некоторые особенности формирования островных флор в голоцене. Первые острова Порьей губы, как показали наши расчеты, начали свое формирование около 9 тыс. лет назад. Для анализа связи

островных флор и возраста островов был проведен дисперсионный анализ (Kruskal – Wallis ANOVA, $p < 0,05$), который показал значимость этой зависимости (рис. 5). Для характеристики растительного покрова периодов голоцена были использованы литературные данные [Елина, 1981; Елина, Лебедева, 1992; Елина и др., 2000; Кутенков, Стойкина, 2010 и др.].

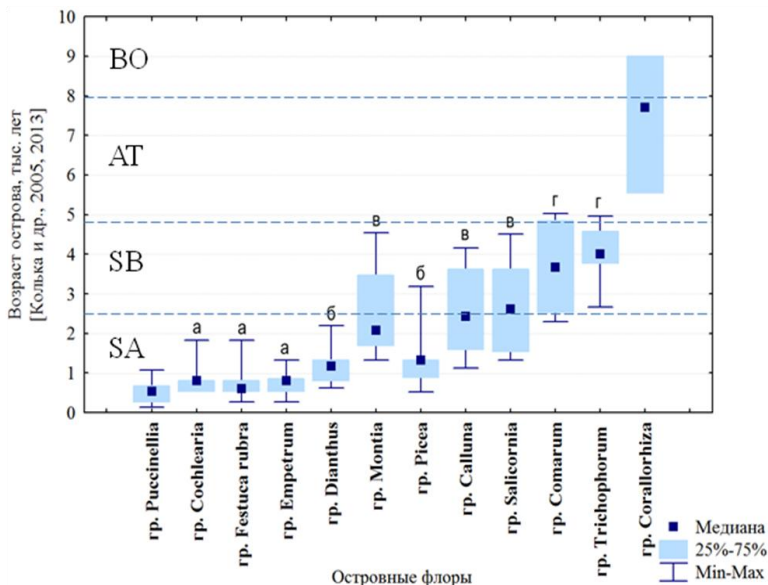


Рис. 5. Возраст островов различных групп островных флор

Начало формирования разных групп островов происходило не единовременно. В атлантический (AT) период происходило развитие островов только **группы Corallorhiza**. В середине этого периода наблюдался климатический оптимум, преобладали среднетаежные кустарничково-зеленомошные леса. Большинство островов относительно крупных размеров возникли в суббореальный (SB) период. Тогда они имели облик, схожий с современными баклышами или островками. Большинство же островных флор (всех кроме **подтипа Comarum** и **Ledum**, **группы Montia**) начали формироваться в субатлантическом (SA) периоде в условиях похолодания и установления и господства северотаежных лесов. Острова **подтипа Comarum**, вероятно, представляли собой уже лесные территории, покрытые сосновыми лесами с участками березняков, в их травяно-кустарничковом покрове доминировали кустарнички и зеленые лесные мхи [Елина и др., 2000]. Острова **подтипа Ledum** и **Montia** имели облик небольших безлесных островков. Резкое похолодание около 2500 л.н. [Елина, Филимонова, 2007] привело, вероятно, не только к распространению северо-таежных лесов, но и к активной экспансии тундровых видов, что имеет отражение в современном составе флоры. Островные флоры **подтипов Empetrum** и **Vaccinium**, за

исключением **группы Montia**, а также **типа Puccinellia** приобрели свои основные черты после середины субатлантического периода во время господства северотаежных лесов и довольно холодного климата. Условия формирования и разнообразие растительности были близки к современным.

Распределение числа видов сосудистых растений в зависимости от возраста островов Порьей губы по данным регрессионного анализа ($p < 0,01$) с применением методов наименьших квадратов можно описать линейной моделью ($R^2 = 0,7$). Среднее число видов, внедряющихся и приживающихся в островной флоре за 1 тыс. лет, составляет 27-34 вида. Для островных флор **групп Montia** и **Picea**, резко различающихся по возрасту и равных по видовому разнообразию (около 54 видов), было подсчитано ожидаемое число видов, которое для **группы Montia** составило около 60, а для **группы Picea** – около 40 видов. Представленная разница подтверждает более позднее и медленное заселение островов, расположенных в открытой части губы.

Вклад различных факторов в формирование островных флор и их биологического разнообразия. Для оценки роли факторов в становлении островных флор была проведена ординация методом бестрендового анализа соответствий (DCA; рис. 6). Оси варьирования статистически значимы.

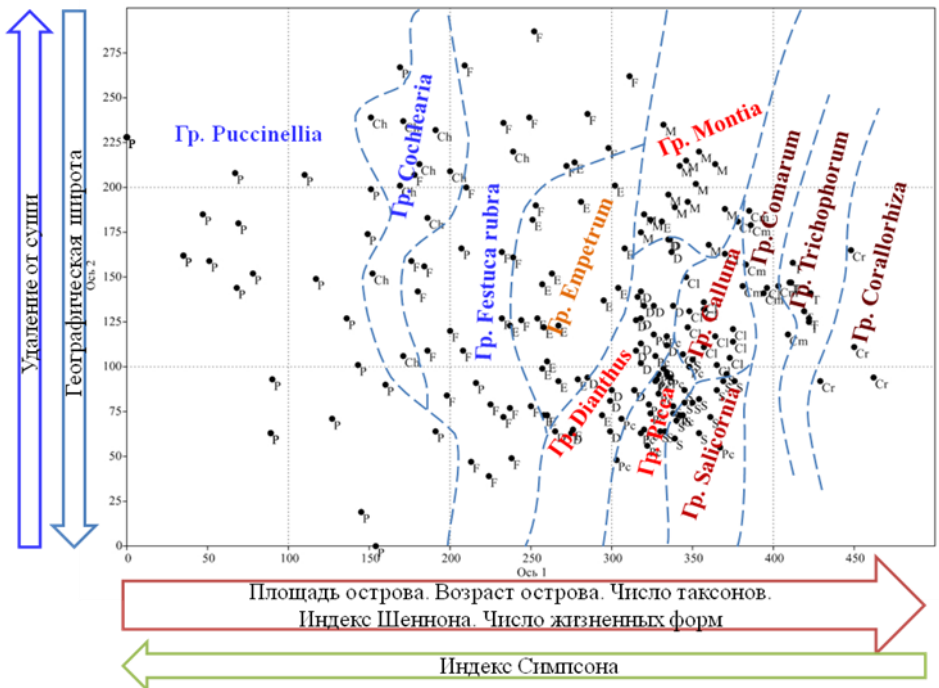


Рис. 6. Ординация групп островных флор Порьей губы методом бестрендового анализа соответствий. Ось 1: $R^2 = 0,83$, $p < 0,05$; ось 2: $R^2 = 0,10$, $p < 0,05$. Обозначения групп островных флор см. на рис. 4.

Первая ось высоко коррелирована (Спирмен) с площадью (0,88), возрастом (0,85) острова и показателями разнообразия (0,95-0,97). Она определяет фактор максимального варьирования, который можно обозначить как общий уровень развития экосистем. Вторая ось – с географической широтой (-0,96), что в нашем случае является интерпретацией степени удаления от суши и изменения микроклиматических характеристик.

Пути формирования островных флор. В формировании современных островных флор Порьей губы прослеживаются 2 пути. Одни флоры образуются в условиях островов открытого моря (путь I), другие – в закрытых губах (путь II, рис. 7). На первых стадиях развития этих островных флор обращает на себя внимание дифференциация флористического разнообразия на основе размера острова, как емкости экологических ниш. На более поздних стадиях прослеживается явная разница формирования растительного покрова в условиях открытого моря и губ.

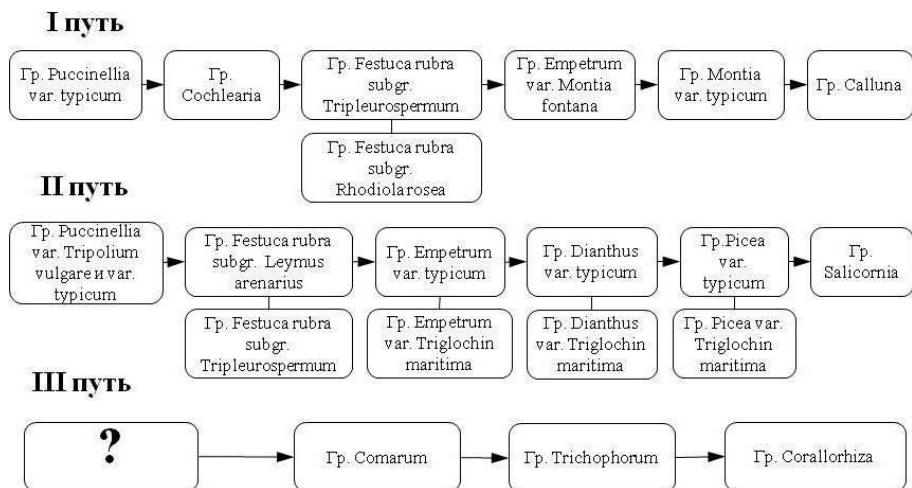


Рис. 7. Схема эволюции островных флор Порьей губы.

По современным данным островные флоры **подтипа Comarum** во многом сочетают в себе д.в. флор **групп Montia** и **Picea**, **Calluna** и **Salicornia**, что не является основанием для отнесения флор **подтипа Comarum** к поздним стадиям формирования **групп подтипов Vaccinium** и **Ledum**. Флоры **групп подтипа Comarum** в атлантический и суббореальный период в условиях теплого климата, формировались по III пути, из некоего аналога современных флор **группы Montia**. Острова, на которых формировались эти флоры, располагались значительно дальше от береговой линии, чем современные. Их эволюционный ряд, вероятно, протекал через близкие к современным стадии **типа Puccinellia** и переходил к группам, аналогичным **подтипам Empetrum** и **Vaccinium**, но, вероятно, имел особую флору, в состав которой входили неморальные виды, сохранившиеся на островах до наших дней.

Вероятно, островные флоры, аналогичные современным бережного пути развития (II), в результате поднятия суши утратили изоляцию и стали частью материка. В результате этих процессов и сформировались современные очертания губ и конфигурации полуостровов в Порьей губе.

Глава 8. Ценные ботанические объекты и вопросы их охраны

На островах Порьей губы было обнаружено 26 редких охраняемых видов сосудистых растений, занесенных в Красную книгу Мурманской области [2014], три из них включены в Красную книгу РФ [2008]: *Calypso bulbosa*, *Rhodiola rosea*, *Cotoneaster cinnabarinus*, и три – в Красную книгу сосудистых растений Европы [Bilz et al., 2011]: *Botrychium multifidum*, *Carex recta*, *Calypso bulbosa*.

Распространение редких охраняемых видов сосудистых растений по архипелагу крайне неравномерно. При сравнении числа видов редких растений в группах островных флор выявлена статистически значимая зависимость (Kruskal –Wallis ANOVA, $p < 0,05$). Число видов редких охраняемых сосудистых растений четко определяется группой островной флоры, что позволяет использовать флористическую типологию при разработке природоохранных мероприятий и оценке природной ценности территорий. Наиболее ценными объектами по числу редких и охраняемых видов являются острова флористического подтипа **Comarum** и группы **Montia**, **Calluna** и **Salicornia**.

Выводы

1. Распределение числа видов сосудистых растений на островах Порьей губы крайне неоднородно и колеблется от 1 до 269. Всего обнаружено 370 видов, что значительно больше, чем максимальное разнообразие самого флористически богатого острова архипелага. По показателю пространственного разнообразия флоры этот архипелаг относится к одной из самых богатых шельфовых островных флор Российской Субарктики.

2. Обработка флористических материалов методом И. Браун-Бланке позволила нам разработать классификационную схему для островов Порьей губы по особенностям флоры. Выделено 2 типа, 6 подтипов и 12 групп островных флор. Представленная иерархия демонстрирует определенные стадии развития островных экосистем и показывает их экологическое своеобразие. Адвентивные элементы редко встречаются на островах Порьей губы. Спектр адвентивных видов по степени натурализации указывает на бывшее интенсивное использование и почти полное отсутствие современного антропогенного использования территории. Заселение адвентивных видов было не единовременным; оно имело не менее 5 стадий.

3. Флористические группы островов гомогенны по флористическому составу, структуре растительного покрова, геоморфологии островов и по положению в море. При сравнении с ландшафтной классификацией островов И.П. Бреслиной прослеживается лишь частичное их соответствие выделенным нами единицам. Флористические типы островов отражают

большее разнообразие природно-территориальных систем и более четко реагируют на изменение спектра местообитаний, нежели формализованный ландшафтный подход. Результаты кластерного анализа с выделением «индикаторных видов» дают сложно интерпретируемые результаты.

4. Значения коэффициентов Шеннона и Симпсона хорошо демонстрируют дифференциацию биологического разнообразия по группам островных флор и адекватно отражают изменения, происходящие в экосистемах. В отличие от показателя «число видов», индексы оказались более чувствительны к сукцессионным изменениям и ярко описывают экологическую суть происходящего. Все три оценки разнообразия являются статистически значимыми в применении к группам островных флор. Большинство групп статистически значимо отличаются по этим показателям друг от друга.

5. Выявлены группы островных флор, различные по видовому составу, но обладающие едиными характеристиками разнообразия (группы-аналоги). Сравнительный анализ островных флор посредством мер включения показал отсутствие единого процесса их формирования.

6. Таксономическая структура семейственного спектра и географические особенности аборигенной фракции флоры позволяют характеризовать ее как бореальную с ясно выраженными гипоарктическими и фенноскандскими чертами. Состав и структура спектров жизненных форм отражают основные закономерности и экологические рубежи в развитии групп островных флор.

7. Различные виды сосудистых растений крайне неравномерно распределены по островам изучаемого архипелага. Их распространение определяют факторы, наиболее важными из которых являются разнообразие местообитаний острова и его положение относительно открытого моря, приуроченность вида к определенным сообществам и специфическим почвообразующим породам, а также занос человеком и птицами.

8. Островные флоры Порьей губы начали свое формирование в течение атлантического, суббореального и субатлантического периодов. Растительный покров наиболее «старых» островов, включает производные реликтовые сообщества того времени и элементы среднетаежных лесов. Островные флоры других групп приобрели свои общие черты в условиях северной тайги субатлантического времени. Флоры островов в открытом море начинают развиваться более поздно и формируются медленнее.

9. Ведущими факторами в формировании островных флор являются размер острова и микроклиматический градиент, а также длительность формирования (абсолютный возраст). На основе этих факторов выделено три пути развития островных флор.

10. Редкие виды сосудистых растений встречаются на островах всех флористических типов. Распределение охраняемых видов по группам островных флор оказалось статистически значимым, что дает возможность выявить места концентрации редких видов на островах разных флористических групп. Наибольшее число редких видов наблюдаются на островах **группы подтипов Comarum и Ledum.**

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах из списков ВАК и Scopus

1. **Кожин М.Н.** Дополнение к флоре сосудистых растений Турьего мыса // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 112., Вып. 6. 2007. – С. 38-39.
2. **Кожин М.Н.** Второе дополнение к флоре сосудистых растений Турьего мыса (Кандалакшский заповедник, Мурманская область) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 113, вып. 6. 2008. – С. 57.
3. **Кожин М.Н.** Классификация флор малых островов Кандалакшского залива Белого моря // Бот. журн. Т. 96. № 8. 2011. – С. 1091-1108.
4. **Кожин М.Н.** Флористическое разнообразие разных типов островов Кандалакшского залива // Вестник МГУ. Сер. География. Вып. 6. 2011. – С. 85-90.
5. **Кожин М.Н.,** Игнатова Е.А. Новые находки мхов в Мурманской области. 4. – In: Sofronova E.V. (ed.) New bryophyte records. 1. // Arctoa. Vol. 21. 2012. – P. 265-266.
6. **Кожин М.Н.** Новые и редкие виды сосудистых растений Мурманской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 119. Вып. 1. 2014. – С. 67–71.

Монографии

7. Асминг С.В., Бобров А.А., Боровичев Е.А., Воробьева Е.Г., Демахина Т.В., Ефимов П.Г., Кириллова Н.Р., **Кожин М.Н.**, Королева Н.Е., Корякин А.С., Костина В.А., Кравченко А.В., Сенников А.Н. Сосудистые растения // Красная книга Мурманской области. Изд. 2-е. – Кемерово: Изд. “Азия-принт”, 2014. – С. 309-486 (59 очерков).

Тезисы и материалы конференций

8. **Кожин М.Н.** Методические особенности выявления флор малых островов (на примере островов Белого моря) // Труды Рязанского отделения Русского ботанического общества. Вып. 2. Ч. 2: Сравнительная флористика: материалы Всерос. школы-семинара по сравнительной флористике, посвященной 100-летию «Оксской флоры» А.Ф. Флерова. – Рязань, 2010. – С. 173-179.
9. **Кожин М.Н.** Использование флористических принципов И. Браун-Бланке для выявления экологически значимых рубежей и классификации островных флор (на примере островов Порьей губы Белого моря) // Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2011». – М.: МАКС Пресс, 2011. – С. 319-320.
10. **Kozhin M.N.** New bryophytes for the Kandalaksha State Nature Reserve // International bryological conference dedicated to 100 year anniversary of R.N. Schljakov. Apatity, Murmansk Province: Abstracts. – Apatity, 2012. – p. 45-47.
11. Толмачева Е.Л., Корякин А.С., **Кожин М.Н.** Гнездование озерной чайки *Larus ridibundus* в Кандалакшском заливе Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. XII междуна. конф. с элементами школы для молодых ученых и аспирантов. – КарНЦ РАН: Петрозаводск, 2013. – С. 294–295.
12. Боровичев Е.А., Белкина О.А., Давыдов Д.А., Исаева Л.Г., Константинова Н.А., **Кожин М.Н.**, Костина В.А., Урбанавичюс Г.П. Растения, грибы и лишайники во втором издании Красной книги Мурманской области // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Материалы V-ой Всерос. науч. конф. с междуна. участием: в 3 ч. Ч. 1. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2014. – С. 86-91.
13. Боровичев Е.А., Белкина О.А., Давыдов Д.А., Константинова Н.А., Исаева Л.Г., **Кожин М.Н.**, Костина В.А., Конорева Л.А., Мелехин А.В., Урбанавичюс Г.П. Растения, лишайники и грибы во втором издании Красной книги Мурманской области: подходы и результаты // Методы оценки угрозы исчезновения видов и определения статуса уязвимости, основанные на IUCN-критериях, для Красных книг Баренцева региона. – Сыктывкар, 2014. – С. 4.

Подписано в печать 20.10.2014 г.

Печать трафаретная

Усл.п.л. – 1,5

Заказ № 777

Тираж: 150 экз.

Типография «11-й ФОРМАТ»

ИНН 7726330900

115230, Москва, Варшавское ш., 36

(499) 788-78-56

www.autoreferat.ru