

Министерство природных ресурсов и охраны
окружающей среды Республики Беларусь
Ministry of Natural Resources and
Environment Protection



Национальная академия
наук Беларуси
National Academy of
Sciences of Belarus

ISSN 1810-9810

ПРИРОДНЫЕ
РЕСУРСЫ

№ 2 2008

Отдельный оттиск

УДК 911.5+574.21+581.5

А.П. Гусев

СУКЦЕССИОННАЯ СИСТЕМА КАК ОСНОВА ФИТОИНДИКАЦИИ ДИНАМИКИ ЛАНДШАФТОВ (НА ПРИМЕРЕ ПОЛЕССКОЙ ЛАНДШАФТНОЙ ПРОВИНЦИИ)

Рассмотрено понятие сукцессионной системы и его использование в геоботанике, экологии и ландшафтovedении. Предложена модель сукцессионной системы Полесской ландшафтной провинции. Дан анализ сукцессий, протекающих после уничтожения растительности и нарушения почвенного покрова в различных ландшафтных условиях. Показаны основные сукцессионные серии, соответствующие типичным формам мезорельефа, и их трансформация под воздействием антропогенных факторов. Выявленные закономерности могут использоваться для прогнозирования динамики растительности и ландшафта в целом; оценки степени, времени и характера нарушений; прогнозирования характера и интенсивности процессов самовосстановления нарушенных ландшафтов; разработки рекомендаций по охране окружающей среды и оптимизации природопользования.

Представление о сукцессионной системе сформировалось на стыке биологии и наук о Земле, оно является результатом синтеза и переосмысливания ряда теорий, развивавшихся в рамках геоботаники, экологии, ландшафтovedения, палеоэкологии. Понятие сукцессионной системы растительности (и сам термин) впервые предложил С.М. Разумовский [18], который рассматривал ее как совокупность климаксовых и всех вторичных (производных, серийных) растительных сообществ. Эта система располагает стандартными средствами для занятия и освоения любого участка незанятого пространства. Преобразуя эти участки, она полностью нивелирует или сводит к минимуму их первоначальные различия, приходя при этом в стабильное состояние. Будучи выведенной из него внешними воздействиями, сукцессионная система снова стремится вернуться в него теми же многообразными, но фиксированными путями. Сукцессионная система – гомеостат, самоподдерживающаяся, динамически стабильная система. Возникающие сукцессии представляют собой реакции сукцессионной системы на нарушения, позволяющие ей сохранить собственную относительную стабильность в условиях разнообразных внешних воздействий. С.М. Разумовский считал, что сукцессионная система как целое является весьма активным компонентом ландшафта и способна преобразовывать его в широких пределах. В то же время эта система ограничена внешними условиями (макроклиматом, интенсивностью внешних нарушений). Для каждой геосистемы, характеризующейся относительной однородностью макроклимата (ландшафтная провинция, округ, геоботанический округ), можно выделить свою сукцессионную систему растительности [18].

С.М. Разумовский различал два типа сукцессий: 1) экогенетическая – смена растительных сообществ, движущей силой которой является необратимое изменение сообществом своего местообитания, процесс формирования или восстановления местообитания; 2) демутационная – восстановление уничтоженного или нарушенного растительного сообщества, не затрагивающее местообитания. Соответственно им автор выделил два типа сукцессионных комплексов: экогенетический (стадия экогенеза) и демутационный (стадия демутации). Каждому из сукцессионных комплексов соответствуют территориальные системы: фация – стадия экогенеза, демутационный комплекс; урочище – экогенетический ряд, экогенетический комплекс; ландшафт (район) – топографический комплекс; провинция (округ) – сукцессионная система [18]. С.М. Разумовский также первый предложил использовать сукцессионную систему для индикации антропогенных процессов в природной среде. Анализ состояния сукцессионной системы позволяет оценить интенсивность нарушений. Главное условие при этом – знание нормальной структуры сукцессионной системы ботанико-географического района [19].

Понятие сукцессионной системы может эффективно использоваться в районах с растительностью, сильно нарушенной деятельностью человека [15, 16]. Теорию сукцессионной системы применительно к биологической эволюции активно развивал палеонтолог В.В. Жерихин, используя ее при анализе палеонтологических данных, экологических кризисов в истории биосферы. Он считал, что сукцессии аналогичны онтогенезу и программируются набором реализованных ниш популяций, населяющих ареал сукцессионной системы [13].

Теорию сукцессий растительности, развивающуюся в рамках геоботаники и экологии, переработал и перенес на геосистемы В.Б. Сочава [22], который считал, что разработка представлений о сукцессиях и климаксе непосредственным образом относится не только к

геоботанике, но и к физической географии. В.Б. Сочава ввел понятие, близкое по содержанию к сукцессионной системе, – эпифация как совокупность переменных состояний элементарных геосистем, каждое из которых подчинено одному материнскому ядру – одной из эквифинальных фаций. Коренная фация, сопряженные с ней ряды серийных фаций, а также различные ее модификации – все вместе должны рассматриваться как некое динамическое целое, изучение которого, по мнению В.Б. Сочавы, имеет очень большое значение для правильной постановки проблем ландшафтоведения [22]. Эпифация отличается от сукцессионной системы тем, что включает не только ряды восстановительных автогенных сукцессий, но и ряды трансформации (ряды аллогенных сукцессий).

Понятие сукцессионной системы представляется важным для ландшафтной экологии и в то же время нуждается в существенной доработке. Основными недостатками теории сукцессионной системы С.М. Разумовского являются: 1) жесткий детерминизм, который во многом обусловлен дедуктивным методом построения сукцессионных рядов (экстраполяция пространственных рядов во временные); 2) доминантный подход к выделению стадий сукцессий (ассоциаций), который привел к крайнему субъективизму построений; 3) отрыв растительности от гетеротрофной составляющей и ландшафта в целом, переоценка ее возможностей изменять ландшафт (способность даже лесных сообществ в этом отношении ограничена); 4) использование только одной модели стимуляции [15] для описания механизма экогенетической сукцессии, согласно которой с каждой стадией условия становятся все более благоприятными; 5) игнорирование начальных стадий сукцессий (упор делается на лесные стадии; стадии, на которых доминируют травянистые растения, не дифференцируются; как правило, демутационная сукцессия рассматривается, начиная с луговой стадии).

Под сукцессионной системой растительности, с точки зрения автора статьи, следует понимать закономерно организованную систему автогенных и автогенно-аллогенных сукцессионных рядов растительных сообществ в границах геосистемы уровня ландшафтной провинции. В сукцессионную систему входят ряды растительных сообществ, формирующихся в ходе восстановительных сукцессий, как самопроизвольных (спонтанных), так и направленных или инициированных человеком (рекультивационных). Структура сукцессионной системы растительности служит индикатором состояния и динамики ландшафта в целом. Сукцессионная система является моделью, которая служит для упорядочения пространственно-временной мозаики растительности по осям времени и основных экологических факторов. Каждое конкретное сообщество (экосистема) должно рассматриваться как фрагмент в пространстве и времени сукцессионной системы ландшафта. Соответственно, каждое сообщество имеет свою нишу в гиперпространстве осей сукцессионной системы (оси – время, местоположение в рельфе, литология поверхностных отложений, уровень исходных нарушений и т. д.).

Причиной автогенных сукцессий, формирующих сукцессионную систему, является дисбаланс биогеохимического круговорота. Смена сообществ происходит в направлении увеличения сбалансированности биогеохимического круговорота, которая проявляется в равновесии между солнечной энергией, усваиваемой в процессе фотосинтеза, и энергией, выделяемой в процессе дыхания (энергетический баланс), в равновесии между производством и разрушением органики (баланс органического вещества), в замкнутости циклов биогенных химических элементов [13, 17, 18, 24]. Каждый ландшафт обладает своей сукцессионной системой, которая обуславливает его устойчивость как способность к самовосстановлению (способность возвращаться в исходное состояние после природных или антропогенных нарушений); именно сукцессионная система отвечает за формирование инвариантных свойств ландшафта [23]. Сукцессионная система «заделывает дыры», компенсирует повреждения, вызванные внешними факторами, как в биотических, так и в абиотических компонентах.

Построение сукцессионной системы должно основываться на следующих подходах: ландшафтном (растительность рассматривается как часть геосистемы, динамика растительности – в рамках динамики ландшафта); эколого-флористическом (стадии сукцессии выделяются и классифицируются на основе воспроизводимых флористических критерии с помощью дедуктивно-индуктивного метода Браун-Бланке; на лесных стадиях в случае необходимости эколого-флористическую классификацию можно дополнить доминантной); континуальном (растительность рассматривается как пространственно-временной континуум, который тем или иным способом редуцируется до дискретных фитоценозов, стадий сукцессии); pragматическом (модель сукцессионной системы рассматривается как рабочее приближение, если ее уровень удобен и оптимален для практического использования, имеет высокую информативность (отражает роль главных факторов и тенденций динамики ландшафта), доступен для восприятия специалистами разных отраслей).

В качестве примера автором статьи построена модель сукцессионной системы Полесской провинции аллювиальных террасированных, болотных и вторичных водно-ледниковых ланд-

шафтов. Полесская ландшафтная провинция территориально совпадает с двумя геоботаническими округами – Полесско-Приднепровским и Бугско-Полесским. Структура родов ландшафтов провинции имеет следующий вид: аллювиальные террасированные – 42,5 %; вторичные водно-ледниковые – 17 %; нерасчененные комплексы с преобладанием болот (озерно-болотные) – 16,5 %; пойменные – 10 %; моренно-зандровые – 8 %; вторичные моренные – 5 % [14]. История освоения и нынешнее использование этих ландшафтов сильно различаются и являются главными факторами формирования современного почвенно-растительного покрова. Основным объектом исследований был выбран аллювиальный террасированный ландшафт («типичный» ландшафт провинции, преобладающий на ее территории).

Изучение сукцессионных процессов выполнялось в 1998–2007 гг. в пределах Днепровско-Сожского района плоско-волнистых аллювиальных террасированных и плоско-гривистых пойменных ландшафтов, Среднеприпятского района плоско-волнистых и волнистых аллювиальных террасированных ландшафтов, Нижнеприпятского района плоско-волнистых аллювиальных террасированных ландшафтов (Гомельский, Ветковский, Речицкий, Житковичский, Лоевский, Добрушский административные районы Гомельской области). Полевые работы по изучению растительности проводились по стандартным методикам (метод пробных площадей и метод экологического профилирования). Для реконструкции сукцессионных серий были использованы 414 геоботанических описаний начальной стадии, 290 – бурьянной стадии, 81 – луговой стадии, 97 – лесных стадий. Размер пробных площадок – от 25 м² (начальные стадии) до 400 м² (лесные стадии). При обработке материалов использовался эколого-флористический метод Браун-Бланке [15, 27, 29]. Синтаксономическая диагностика растительных сообществ осуществлялась на основе [2, 4, 26, 29]. Для изучения начальных стадий сукцессии использовались повторные геоботанические описания на постоянных пробных площадях; для изучения сукцессии на луговых и лесных стадиях – метод эколого-генетических рядов. Диагностика возрастных периодов деревьев проводилась по [12]. Оценка сукцессионного статуса лесных сообществ выполнялась по критериям, предложенным О.В. Смирновой [3, 20, 21]. Для изучения экологических условий использовались индикационные шкалы Х. Элленберга [28] и Д.Н. Цыганова [25].

За элементарную территориальную единицу исследования было принято урочище (мезогеохора) и соответствующая ей мезофитогеохора (мезокомбинация) – участок растительного покрова, занимающий выдел, наиболее характерный для элемента мезорельефа на данной территории; территориальное объединение растительных сообществ и их фрагментов, связанное единственным топоэкологическим рядом и закономерно повторяющееся в данном ландшафте (ландшафтном районе) на определенных элементах рельефа [1, 5]. Уровень мезогеохор наиболее информативен для целей геоботанического картографирования, изучения ресурсов, закономерностей структуры растительного покрова, связанной с неоднородностью абиотических факторов, позволяет избежать ряда проблем, обусловленных континуальностью растительного покрова. Этот уровень также оптимален для изучения сукцессионной системы, поскольку растительный покров в данном случае отражает экогенетический ряд сообществ [18], соответственно, в типичных для данного ландшафта урочищах развиваются типичные сукцессионные серии.

В аллювиальном террасированном ландшафте доминируют плоские и плоско-волнистые равнины надпойменных террас. Субдоминантными урочищами, нарушающими монотонность поверхности, являются дюны, бугристо-грядовые скопления, ложбины стока с озеровидными расширениями, супфазионные западины. Соответственно, предполагается существование 3–4 основных сукцессионных серий, вместе образующих сукцессионный комплекс – часть сукцессионной системы провинции (топографический комплекс по Разумовскому [18]).

Спонтанная восстановительная сукцессия на сильно нарушенных экотопах (уничтожен растительный покров и нарушены почвы) близка к экогенетической сукцессии [18]. Поэтому ряды такой восстановительной сукцессии можно трактовать как ряды экогенетической сукцессии. Анализ показывает, что на изучаемой территории можно выделить следующие основные серии восстановительной сукцессии: 1) плоских и плоско-волнистых надпойменных террас с поверхностным залеганием аллювиальных песков и прерывистым покровом водно-ледниковых супесей (центральная серия, или мезосерия); 2) ложбин стока, западин и других понижений – экотопы характеризуются избытком влаги, заболочены (гигросерия); 3) дюн, гряд, техногенных песчаных массивов – экотопы характеризуются недостатком влаги и питательных веществ, подвержены эоловым процессам (ксеросерия).

Общая схема сукцессионного комплекса аллювиального террасированного ландшафта приведена в таблице 1. Сукцессионная серия плоских и плоско-волнистых надпойменных террас с поверхностным залеганием аллювиальных песков и прерывистым покровом водно-ледниковых супесей является центральной в данном ландшафте и теоретически должна вести к образованию климаксовых сообществ, находящихся в условиях равновесия с клима-

тическими условиями провинции (климатический климакс – центральный, наиболее распространенный тип сообществ, занимающий большую часть местообитаний, не являющихся в данном регионе экстремальными или специфическими [17, 24]).

Таблица 1 – Схема сукцессионного комплекса аллювиального террасированного ландшафта Полесья (восстановительные сукцессии после уничтожения растительности и механического нарушения почвенного покрова)

Ориентировочное время, лет	Дюна, гряда ($F < 4$, $Hd < 10$, $Nt < 4$, $N < 3$)*	Равнина ($F = 4-5$, $Hd = 10-12$)		Ложбины стока, мезозападины ($F > 8$, $Hd > 15$, $Nt = 6-7$, $N = 6-7$)
		Пески ($Nt = 5-6$, $N = 4-5$)	Супеси, суглинки ($Nt = 6-7$, $N = 5-7$)	
1-2		Сообщества <i>Chenopodietae</i>		Сообщества <i>Bidentetea</i> , <i>Phragmiti-Magnocaricetea</i>
3-5	Сообщества <i>Sedo-Scleranthesetea</i> , союз <i>Corynephorion</i>	Сообщества <i>Artemisietae</i> , союз <i>Dauco-Melilotion</i>	Сообщества <i>Artemisietae</i> , союзы <i>Dauco-Melilotion</i> , <i>Arction</i>	Сообщества <i>Phragmiti-Magnocaricetea</i>
6-10		Сообщества <i>Sedo-Scleranthesetea</i> , <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	Сообщества <i>Agropyretetea</i> , <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	
11-50	Сосновый, бересово-сосновый лишайниковый, лишайниково-зеленомошный лес (союз <i>Dicran-Pinion</i>)	Бересово-сосновый, сосновый зеленомошно-кустарничковый лес (<i>Piceo-Pinetum</i>)	Бересово-осиновый чернично-орляковый лес	Черноольховый осоковый лес (<i>Carici-Alnetum</i> , класс <i>Alnetea</i>)
Более 50	Сосновый зеленомошно-кустарничковый лес (союз <i>Dicran-Pinion</i>)	Сосново-широколист- широколиственный дубовий кислично-орляковый лес (<i>Quercetum</i> (<i>Querco-Pinetum</i>))	широколиственный дубово-липово-клевово-грабовый кислично-снытевый лес (<i>Tilio-Carpinetum</i>)	
Более 200	Смешанный сосново-широколиственный лес (союз <i>Dicran-Pinion</i>)	Широколиственный лес – дубово-липово-клевово-грабовый кислично-снытевый (союз <i>Carpinion</i>)		

Примечание – * Экологические условия в начальной стадии сукцессии: влажность субстрата по Х. Элленбергу (F) и Д.Н. Цыганову (Hd), азотное богатство по Х. Элленбергу (N) и Д.Н. Цыганову (Nt).

Центральная сукцессионная серия (мезосерия) начинается с сообществ однолетних растений, которые, по эколого-флористической классификации, относятся к классу *Chenopodietae albi* Br.-Bl. in Br.-Bl., Rouss. et Negre 1952 em Lohm., J. et R.Tx. ex Mat. 1962 (*Stellarietea media* (Br.-Bl. 1931) Tx., Lohmeyer et Preising in Tx. 1950 em Huppe et Hofmeister 1990). В зависимости от исходных условий сукцессии (степень нарушенности почв, состав почвогрунтов, особенности предшествующего антропогенного использования и т. д.) сообщества начальной стадии относятся к разным порядкам (*Polygono-Chenopodietalia* (R.Tx. et Lohm. in R.Tx. 1950) J.Tx. et al. 1962, *Sisymbrietalia officinalis* J.Tx. et Matusz. 1962 em Gors 1966) и союзам (*Panico-Setarion Siss.* in Westh. et al. 1946, *Polygono-Chenopodium* W.Koch. 1926 em Siss. 1946, *Sisymbrium officinalis* R.Tx., Lohm., Prsg. in R.Tx. 1950 em Hejny et al. 1979) этого класса. Наиболее распространенными (и синтаксономически обоснованными) сообществами уровня ассоциаций в изучаемом ландшафте являются *Digitarietum ischaemi* Tx. 1950 (на песках), *Echinoclooo-Setarietum Krusem.* et Vlieg. (1939) 1940 (на супесях), *Chenopodietum albi* Solm. in Mirk. et al. 1986 (на супесях и песках), *Erigeronto-Lactucetum serriolae* Lohm. 1950 ap. Oberd. 1957 (на супесях). Эти сообщества быстро сменяются сообществами двулетних и многолетнихruderalьных растений, которые формируют вторую (бурьянную или бурьянистую) стадию. Синтаксономически вторая стадия преимущественно представлена сообществами класса *Artemisieta vulgaris* Lohm., Prsg. et R.Tx. in R.Tx. 1950 em Koresky in Hejny et al. 1979. Распространение покровных песчаных отложений обуславливает преобладание в аллювиальном террасированном ландшафте фитоценозов порядка *Onopordetalia acanthii* Br.-Bl. et Tx. 1943 em Gors 1966 и союза *Dauco-Melilotion albi* Gors 1966 em Elias 1980. Наиболее распространенными сообществами ранга ассоциаций здесь являются *Artemisio-Tanacetetum vulgaris* Br.-Bl. 1931 corr. 1949, *Artemisetum absinthii* Schubert et Mahn. 1959 ex Elias 1982, *Echio-Melilotetum albae* Tx. 1942; на супесях – *Artemisietum vulgaris* R.Tx. 1942. Длительность существования этих сообществ, по наблюдениям автора статьи, составляет 1–5 лет. Затем они сменяются сообществами с преобладанием многолетних злаков (луговая стадия), которые синтаксономически относятся

к классам *Agropyretea repentis* Oberd., Th. Muller et Gors in Oberd. et al. 1967 и *Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx. 1937 em. R.Tx. 1970. В этот период начинается массовое заселение субстрата деревьями и кустарниками. Формирование древесно-кустарниковых зарослей происходит в среднем через 10–15 лет после начала сукцессии. В случае отсутствия источников семян древесных видов сукцессионный процесс может задержаться на луговой стадии.

Первая (раннесукцессионная) лесная стадия представлена мелколиственным березово-осиновым лесом (березняки и осинники черничные, орляковые, кисличные). Березово-осиновые леса не образуют самостоятельных синтаксонов в эколого-флористической классификации, синтаксономически они могут привязываться к союзам хвойных или широколиственных лесов. В их флористическом составе присутствуют виды как неморального союза *Carpinion betuli* Issl. 1931 em. Oberd. 1953, так и boreального союза *Dicrano-Pinion* Libb. 1933 [2, 4]. В лесах зрелого возраста (более 40 лет) береза повислая и осина имеют регressive или фрагментарные спектры, т. е. их популяции не способны к самовоспроизведению. Дуб, липа, ясень, клен, граб имеют здесь полночленные спектры с максимумами на ювенильных особях (таблица 2). Сначала широколиственные породы формируют сомкнутый второй

древесный ярус, а по мере отмирания березово-осинового древостоя выходят в первый древесный ярус. Таким образом, мелколиственный лес неустойчив и на протяжении жизни одного поколения мелколиственных деревьев сменяется широколиственным лесом [6, 11].

На мошных песках первая лесная стадия формируется березово-сосновым зеленомошно-кустарниковым лесом. Антропогенный вариант – монодоминатный сосновый зеленомошно-кустарниковый лес, возникающий при искусственном залесении песчаных пустошей и пашен с сильноэродированными песчаными почвами. На начальном этапе существования березово-сосновый, или сосновый лес в рамках эколого-флористической классификации, относится к ассоциации *Peucedano-Pinetum* Mat. (1962) 1973. По мере взросления и развития подроста из широколиственных пород деревьев формируется сосново-широколиственный лес (ассоциация *Querco roboris-Pinetum* J.Mat. 1981, или сосняки орляково-кисличные по доминантной классификации), характеризующийся высокой неморализацией флористического состава. Популяция сосны в условиях этих сообществ не способна к самовоспроизведению (представлена только средневозрастными и

Таблица 2 – Онтогенетические спектры деревьев в лесных экосистемах полесских ландшафтов, % всех учтенных особей популяции

Вид	Онтогенетическая (возрастная) группа				
	j	v+im	g ₁	g ₂₋₃	s
Tilio-Carpinetum					
<i>Quercus robur</i> L.	26,4	3,1	5,4	57,6	7,5
<i>Carpinus betulus</i> L.	42,8	27,5	21,6	7,8	0,3
<i>Tilia cordata</i> Mill.	59,8	30,6	7,7	1,9	–
<i>Acer platanoides</i> L.	82,0	12,3	3,3	2,4	–
<i>Ulmus scabra</i> Mill.	73,3	16,2	4,8	5,7	–
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	46,1	6,9	19,8	27,2	–
<i>Betula pendula</i> Roth.	–	7,0	21,3	66,0	3,9
<i>Populus tremula</i> L.	75,2	–	1,0	17,8	6,0
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	–	4,1	59,8	33,3	2,8
Carici-Alnetum					
<i>Ulmus scabra</i> Mill.	62,5	37,5	–	–	–
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	66,7	33,3	–	–	–
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	30,6	27,9	9,5	32,0	–
Querco-Pinetum					
<i>Quercus robur</i> L.	38,6	22,6	24,5	14,4	–
<i>Carpinus betulus</i> L.	49,9	36,4	12,9	0,8	–
<i>Tilia cordata</i> Mill.	57,5	33,5	8,9	0,1	–
<i>Acer platanoides</i> L.	74,8	22,2	2,1	0,9	–
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	87,5	12,5	–	–	–
<i>Pinus silvestris</i> L.	–	–	3,2	93,7	3,1
<i>Picea abies</i> Karst.	18,2	54,5	27,3	–	–
Березово-осиновый лес (союз <i>Carpinion</i>)					
<i>Quercus robur</i> L.	33,5	9,6	46,0	10,9	–
<i>Carpinus betulus</i> L.	48,3	30,0	18,3	3,4	–
<i>Tilia cordata</i> Mill.	55,6	29,0	12,3	3,1	–
<i>Acer platanoides</i> L.	84,8	9,0	4,9	1,3	–
<i>Ulmus scabra</i> Mill.	61,3	17,5	16,7	4,5	–
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	68,5	19,6	9,7	2,2	–
<i>Betula pendula</i> Roth.	–	–	2,7	87,8	9,5
<i>Populus tremula</i> L.	51,5	–	–	45,4	3,1
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	–	–	33,3	66,7	–
Peucedano-Pinetum					
<i>Quercus robur</i> L.	62,5	30,0	7,0	0,5	–
<i>Carpinus betulus</i> L.	100	–	–	–	–
<i>Acer platanoides</i> L.	100	–	–	–	–
<i>Betula pendula</i> Roth.	24,5	33,5	13,0	29,0	–
<i>Pinus silvestris</i> L.	5,1	1,8	20,3	72,3	0,5

старыми генеративными, а также сенильными особями). Широколиственные виды, напротив, имеют полночленные онтогенетические спектры – нормальные (дуб, граб, клен, липа) и инвазионные (ясень) (таблица 2). Сосновые и березово-осиновые насаждения неустойчивы и на протяжении жизни одного поколения раннесукцессионных деревьев сменяются широколиственным лесом [6, 11]. В случае березово-осинового леса этот процесс проходит быстрее (в течение 60–80 лет), в случае соснового – медленнее, что обусловлено различиями в про-

должительности жизни этих видов. Выборочная рубка раннесукцессионных пород ускоряет естественный ход сукцессии.

Стадия широколиственного леса (позднесукцессионная) представлена ассоциацией *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* Tracz. 1962 союза *Carpinion betuli* Issl. 1931 em. Oberd. 1953 порядка *Fagetalia sylvaticae* Pawłowski in Pawłowski, Sokolowski et Wallisch 1928 класса *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 (по доминантной классификации – дубравы, липняки, грабняки, кленарники кисличные, орляковые и снытевые). Вследствие синтаксономической неразработанности эколого-флористической классификации лесной растительности Беларуси автор придерживается широкой трактовки этой ассоциации [4]. Кроме того, на уровне мезофитогеохор ее широкий объем является оптимальным. В этих сообществах граб, липа, клен, вяз, ясень имеют полночленные нормальные спектры (таблица 2), т. е. способны самовоспроизводиться под собственным пологом. Их популяции пребывают в устойчивом состоянии со сбалансированной рождаемостью и смертностью [6, 11]. Дуб в сообществах ассоциации *Tilio-Carpinetum* имеет неполночленный инвазионно-ретрессивный спектр с выраженным максимумом на средневозрастных и старых генеративных особях, его возобновление неустойчиво, что, видимо, обусловлено нарушенностью гетеротрофного компонента экосистемы. В современных сомкнутых широколиственных лесах, возникших при восстановительной сукцессии, популяции дуба по мере отмирания старых особей регрессируют. Особенности биологии и экологии дуба черешчатого определяют возможность его устойчивого существования только в лесо-лугово-степных комплексах [3, 4]. Раннесукцессионные виды (береза, ольха, осина, сосна) имеют в сообществах *Tilio-Carpinetum* регрессивные или фрагментарные спектры. Таким образом, по демографической структуре популяций деревьев сукцессионный статус указанных сообществ может оцениваться как климаксовый. С другой стороны, для формирования спонтанного разновозрастного полидоминантного леса с выраженной гар-мозаикой и почвенным профилем требуется время, сопоставимое со временем жизни как минимум двух-трех поколений широколиственных видов. По разным оценкам, формирование устойчивой климаксовой экосистемы широколиственного неморального дубово-липово-клевено-ясенево-грабового леса происходит через 400–700 лет после начала сукцессии [3, 4]. Наблюдаемые автором статьи сообщества *Tilio-Carpinetum* представляют собой начало климаксовой стадии (чаще всего древесные ярусы сформированы первым поколением широколиственных видов).

В ходе сукцессии наблюдается закономерная смена видового состава, преобладающих жизненных форм, фитоценотической структуры растительности, а также экологических условий (таблица 3). Видно, что основные изменения влажности, освещенности, переменностей увлажнения, солевого богатства проявляются на переходе к лесным стадиям, когда резко усиливается средопреобразующая деятельность деревьев. Азотное богатство резко снижается уже на вто-

Таблица 3 – Изменение растительности и экотопа в ходе сукцессии на плоско-волнистой равнине надпойменной террасы с покровом супесей

Показатель	Стадии сукцессии				
	начальная	бураяная	луговая	мелколиственный лес	широколиственный лес
Спектр жизненных форм, % всех видов					
Терофиты	61,2	18,6	15,1	3,1	3,2
Гемитерофиты	7,6	12,8	9,2	0	0
Геофиты	6,5	13,9	14,3	29,2	32,3
Хамефиты	0,6	1,2	2,5	7,7	3,2
Гемикриптофиты	24,1	48,9	47,1	27,7	29,0
Фанерофиты	0	4,6	11,8	32,3	32,3
Спектр фитосоциологического состава, % всех видов					
<i>Chenopodietae</i>	38,8	12,8	10,1	0	0
<i>Artemisieta vulgaris</i>	12,9	21,0	17,6	0	0
<i>Agropyretea repens</i>	2,4	3,5	6,0	0	0
<i>Bidentetea tripartiti</i>	3,5	0,6	0,8	0	0
<i>Plantaginea majoris</i>	4,7	2,9	3,3	0	0
<i>Galio-Urticetea</i>	0	5,2	2,5	3,1	1,6
<i>Epilobietea angustifolii</i>	1,8	5,8	9,2	7,7	3,2
<i>Sedo-Scleranthesetea</i>	7,1	8,7	10,9	0	0
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	4,1	15,7	19,3	3,1	0
<i>Alnetea glutinosae</i>	0	0,6	0,8	4,6	4,8
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	0	0	5,0	13,9	9,7
<i>Querco-Fagetea</i>	0	1,2	0,8	43,1	59,7
Экологические режимы (средние значения фитоиндикационных шкал Д.Н. Цыганова)					
Hd (влажность почв)	10,66	10,46	11,10	13,00	13,00
fH (переменность увлажнения)	7,02	6,68	6,28	4,78	4,95
Lc (затененность)	2,37	2,71	3,06	4,97	5,06
Nt (азотное богатство)	7,10	6,38	6,23	5,78	5,95
Tr (солевое богатство)	8,46	8,07	7,61	5,94	6,20
Rc (кислотность)	7,10	6,94	6,72	6,53	6,81

рой стадии, после чего изменяется слабо. Существенных изменений кислотности почв не происходит (почвы на всех стадиях характеризуются как слабокислые).

В ложбинах стока и на западинных участках (избыточное увлажнение) в первый год могут формироваться сообщества класса *Bidentetea tripartiti* Tx., Lohm. et Prsg. in Tx. 1950 (с доминированием однолетних растений) или же сразу сообщества многолетних трав – класса *Phragmitte-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941* (например, ассоциации *Phragmitetum australis* (Gams 1927) Schmale 1939, *Scirpetum lacustris* Schmale 1939, *Typhetum latifolium* G.Long 1973) или порядка *Molinietalia W.Koch 1926* (например, сообществами союза *Calthion palustris* R.Tx. 1936 em. Oberd.1957). При наличии семян такие экотопы интенсивно застают ольхой и ивами – уже через 5–10 лет формируются сомкнутые заросли. Лесная стадия представлена сообществами, относящимися к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum Koch 1926* союза *Alnion glutinosae* (Malvuit 1929) Melier Drees 1936 порядка *Alnetalia glutinosae* R.Tx. 1937 класса *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946 эколого-флористической классификации Браун-Бланке (по доминантной классификации – черноольшанники осоковый, таволговый, касатиковый). В ольсах осоковых (возраст около 30–50 лет) ольха черная имеет полноценный онтогенетический спектр с максимумом на генеративных группах, т. е. ее популяция способна к самовозобновлению (таблица 2). Неморальные виды представлены ясенем обыкновенным и вязом шершавым и имеют инвазионные спектры с максимумом на ювенильных особях (т. е. их популяции только начинают развиваться в этом сообществе). В настоящее время мезопонижения заняты либо травяными сообществами, либо молодыми черноольховыми лесами, т. е. сукцессионный процесс далек от завершения. Очевидно, в этих сообществах ольха способна осуществлять непрерывный оборот поколений, поэтому они представляют собой заключительный этап сукцессии в переувлажненных местообитаниях. В условиях постоянного поступления вод (выходы грунтовых вод, затопления во время весенних паводков) черноольховый осоковый лес является эдафическим климаксом [4]. Продолжение сукцессии наблюдается при появлении экзогенных факторов, изменяющих гидрологический режим, например, при осушительной мелиорации. В этом случае черноольшанники осоковые сменяются черноольшанниками крапивными. Со временем (предположительно через 20–50 лет) черноольховый крапивный лес, в свою очередь, сменяется черноольхово-широколиственным лесом (союз *Alno-Padion Knapp 1942* порядка *Fagetaea* класса *Querco-Fagetea*).

Сукцессия на сухих песчаных субстратах золового или техногенного происхождения имеет свои особенности. В отличие от сукцессий в других геосистемах, здесь отсутствуют флористически выраженные начальные стадии. От пионерных группировок до молодого соснового леса в сукцессии участвуют практически одни и те же виды растений – булавоносец седой, цмин песчаный, полынь полевая, диваля многолетняя, ослинник двулетний и др. Вблизи источников семян (на расстоянии 10–50 м от стены соснового леса) естественное возобновление сосны активно развивается уже в первые годы и через 10–20 лет образуется сосновый лишайниково-зеленошный лес. В отсутствие источников семян лесное сообщество не может образоваться в течение длительного времени – 20–30 лет и более (так, на двадцатилетних участках массивов намывных песков на территории города Гомеля сукцессия дошла до слабосомкнутого покрова из травяных ксерофитных сообществ класса *Sedo-Scleranthetea Br.-Bl. 1955 em Mull. 1961* и кустов ивы остролистой). В зрелом состоянии сосновый лес на дюнах и грядах представлен ассоциациями *Cladonio-Pinetum Jurasser 1927* и *Peucedano-Pinetum Mat. (1962) 1973* союза *Dicrano-Pinion Libb. 1933* порядка *Cladonio-Vaccinietalia K.-Lund 1967* класса *Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939*. В подавляющем большинстве случаев дюны и гряды заняты именно такими сообществами (по доминантной классификации – сосняк лишайниковый, сосняк мшистый, сосняк овсяницевый). С другой стороны, в ходе исследований обнаружены участки песчаных гряд с широколиственно-сосновым лесом – ассоциация *Quercetum* (возраст древостоя сосны – свыше 100 лет). Анализ онтогенетических спектров деревесных видов в сообществах *Peucedano-Pinetum* показывает, что сосна здесь имеет регressiveкий (популяция представлена только взрослыми генеративными особями) или фрагментарный (популяция представлена взрослыми генеративными и ювенильными особями) тип спектра. Полночленный спектр с максимумом на ювенильных особях имеет популяция дуба черешчатого (таблица 2). Это указывает на временную смену сосны дубом. Антропогенные факторы, главным образом низовые пожары, нарушают ход сукцессии и являются основной причиной длительного существования монодоминантных сосновых лесов [3, 4].

Рассмотренный сукцессионный комплекс схож с сукцессионными комплексами, изученными в Брянской, Калужской и Тульской областях России: заповедник «Брянский лес» в Нерусско-Деснянском полесье; заповедник «Калужские засеки», национальный парк «Угра» (Калужская область), Тульские засеки [4].

Неоднородность морфолитогенной основы и колебания уровня грунтовых вод, вызванные антропогенной предысторией ландшафта, вносят свой вклад в идеальную схему сукцессий. Антропогенные факторы приводят к развитию аллогенных сукцессий, трансформирующих указанные серии сукцессионного комплекса. Для каждой стадии основных серий, которые включают описанный выше сукцессионный комплекс, можно выделить свои ряды сообществ, формирующиеся по мере роста интенсивности воздействия (ряды трансформации, или дигрессии). Ряды трансформации, усложняющиеся по мере хода сукцессии, могут быть представлены как смена сообществ по градиенту того или иного фактора – пространственное выражение аллогенной сукцессии. Они образуются при постепенных, медленных, систематических нарушениях (сенокошение, выпас скота, рекреация, выборочная рубка, мелиорация, низовые пожары) и достаточно просто интерпретируются в структуре сукцессионной системы ландшафта, поскольку нарушают схему автогенных сукцессий (модифицируют структуру сукцессионной системы). В качестве примера можно рассмотреть ряды трансформации стадий центральной серии, образующиеся при увеличении пастищной и рекреационной нагрузки (таблица 4), построенные на основе исследований, проводимых на территории Белорусского Полесья [7–10]. Видно, что при увеличении антропогенной нагрузки наблюдается смена растительности от лесной к луговой, а затем кrudеральной. Индицируется эта смена изменениями видового состава сообществ по градиенту воздействия, в случае пастищного или рекреационного воздействия – ростом доли видов класса *Plantaginetea majoris* (подорожник большой, горец птичий, мятылик однолетний и т. д.) как во флоке, так и в покрытии. Смена видового состава в ходе

Таблица 4 – Нарушения сукцессионной системы в условиях плоско-волнистой равнины надпойменной террасы при рекреационном или пасквальном воздействии

Ряд трансформации (дигрессионные модификации)	Исходная серия		Ряд трансформации (дигрессионные модификации)	
	Пески	Супеси	Нагрузка возрастает →	
← Нагрузка возрастает				
Сообщества <i>Plantaginetea</i> , союз <i>Polygonion avicularis</i>	Переходные сообщества <i>Plantaginetea-Chenopodietae</i>	Сообщества <i>Chenopodietae</i>	Переходные сообщества <i>Plantaginetea-Chenopodietae</i>	Сообщества <i>Plantaginetea</i> , союз <i>Polygonion avicularis</i>
Сообщества <i>Plantaginetea</i> , союз <i>Polygonion avicularis</i>	Переходные сообщества <i>Plantaginetea-Artemisietae</i>	Сообщества <i>Artemisietae, Dauc-Melilotion</i>	Сообщества <i>Artemisietae, Dauc-Melilotion, Arction</i>	Переходные сообщества <i>Plantaginetea-Artemisietae</i> Сообщества <i>Plantaginetea</i> , союз <i>Polygonion avicularis</i>
Сообщества <i>Plantaginetea</i> , союз <i>Polygonion avicularis</i>	Переходные сообщества <i>Plantaginetea-Sedo-Scleranthea</i>	Сообщества <i>Sedo-Scleranthea, Molinio-Arrhenatheretea</i>	Сообщества <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	Переходные сообщества <i>Plantaginetea-Molinio-Arrhenatheretea</i> Сообщества <i>Plantaginetea</i> , союз <i>Polygonion avicularis</i>
Разреженный бересково-сосновый, сосновый лес сrudеральным травяным доминированием ярусом, сообщества овсяницы овечьей <i>Plantaginetea</i> (после гибели древесного яруса)	Бересково-сосновый, сосновый лес злаковый (с лизованным травяным доминированием ярусом, сообщества овсяницы овечьей)	Бересково-сосновый, сосновый зелено-мошно-кустарничковый лес	Бересково-осиновый чернично-орляковый лес	Бересково-осиновый лес олугово-вевший (с доминированием злаков в травяном ярусе)
Разреженный сосново-широколиственный лес сrudеральным травяным ярусом, сообщества <i>Plantaginetea</i> (после гибели древесного яруса)	Сосново-широколиственный лес злаковый	Сосново-широколиственный лес кислично-орляковый лес	Бересково-осиновый лес	Разреженный бересково-осиновый лес выбитый илиrudерализованный (с преобладаниемrudеральных видов в травяном ярусе), сообщества <i>Plantaginetea</i> (после гибели древесного яруса)
Разреженный широколиственный лес выбитый илиrudерализованный (с преобладаниемrudеральных видов в травяном ярусе), сообщества <i>Plantaginetea</i> (после гибели древесного яруса)	Широколиственный лес олугово-вевший (с доминированием злаков в травяном ярусе)	Широколиственный лес – дубово-липово-клевено-грабовый кислично-снытевый (Carpinion)	Широколиственный лес олугово-вевший (с доминированием злаков в травяном ярусе)	Разреженный широколиственный лес выбитый илиrudерализованный (с преобладаниемrudеральных видов в травяном ярусе), сообщества <i>Plantaginetea</i> (после гибели древесного яруса)

трансформации является механизмом сопротивляемости биологического круговорота и растительного покрова в целом. При катастрофическом уровне пастбищной или рекреационной нагрузки растительный покров формируется сообществами класса *Plantaginetea majoris*, весьма устойчивыми к вытаптыванию. Эти сообщества защищают почву от эрозии, потери питательных веществ, т. е. сохраняют «память трансформированного биотой экотопа», которая, в свою очередь, обеспечивает возможность самовоспроизведения экосистемы в ходе демутационной сукцессии после прекращения нагрузки.

После прекращения действия нарушающего фактора начинается автогенная демутационная сукцессия, возвращающая экосистему к соответствующей стадии основных серий (т. е. стадии экогенетической сукцессии). Для каждой лесной стадии экогенетической сукцессии характерны свои ряды демутационных сообществ (ряды восстановления). Сообщества этих рядов восстановления могут отличаться от сообществ основных серий (но могут и совпадать). На нелесных стадиях, как правило, специфические ряды восстановления не образуются и демутация повторяет смену сообществ основных серий. Для лесных стадий ряды трансформации и ряды восстановления одного и того же исходного сообщества не совпадают вследствие различного генезиса.

При сильном и внезапном (катастрофическом) воздействии ряды трансформации не образуются (сплошные рубки, вспашка, верховой пожар, наводнения и т. д.). Такого рода воздействия вызывают не аллогенную сукцессию, а одномоментное нарушение-разрушение экосистемы. После внезапного нарушения следует посткатастрофическая демутационная сукцессия. При очень сильном воздействии, вызывающем уничтожение растительности и почв, сукцессия возвращается к «нулевой отметке» и повторяется заново, начиная со стадии однолетних растений. При частичном уничтожении растительности (например, при сплошной вырубке без нарушения травяного и почвенного покрова) сукцессия возвращается к луговой стадии и т. д.

Антропогенное воздействие, существенно изменяющее экотоп, например нарушение гидрогеологических условий (осушение, подтопление), вызывает смещение сукцессионных рядов по «горизонтали» в рамках сукцессионной системы. Так, при осушении могут наблюдаться такие смены, как *Bidentetea* → *Artemisietae* → *Molinio-Arrhenatheretea* → березово-осиновый лес (союз *Carpinion*); *Phragmiti-Magnocaricetea* → *Molinio-Arrhenatheretea* → березово-осиновый лес (союз *Carpinion*); *Carici-Alnetum* → черноольхово-широколиственный лес (союз *Alno-Padion*) → широколиственный лес (союз *Carpinion*) и т. д. Сукцессия, протекающая как гигросерия, под воздействием внешнего фактора меняет направленность и заканчивается как мезосерия. Такая трансформация сукцессионных смен является индикатором понижения уровня грунтовых вод.

Аномальная по длительности задержка сукцессии на той или иной стадии отражает воздействие внешних факторов: задержка на 1–2-й стадиях связана с непрерывным механическим воздействием на почвогрунты (распашка и т. д.); задержка на луговой стадии – с сенокошением; задержка на первой лесной стадии – с рекреационным или пирогенным воздействием. Так, длительное существование (свыше 50 лет) монодоминантных сосновых зеленошно-кустарничковых лесов (сосняки мшистый, вересковый, черничный) в условиях аллювиальной террасированной равнины может быть обусловлено периодическими низовыми пожарами. Все это позволяет оценить уровень и характер современной антропогенной нагрузки на ландшафт.

Анализ сукцессионной системы показывает, что экосистемы различных уроцищ аллювиального террасированного ландшафта отличаются по своему «саморекультивационному потенциалу», т. е. по способности к самовосстановлению после нарушения. Относительно высокую способность к самовосстановлению имеют экосистемы ложбин стока (черноольховые леса) и экосистемы равнины надпойменной террасы с покровом супесей. Потенциальные лесные экосистемы (по крайней мере растительность) здесь восстанавливаются в течение 50–100 лет после сильного нарушения. В меньшей степени способны к самовосстановлению экосистемы равнины надпойменной террасы с покровом песков (для восстановления широколиственного леса здесь требуется более 200 лет). Минимальная способность к самовосстановлению характерна для экосистем дюн и гряд.

Таким образом, представленная модель сукцессионной системы является каркасом для фитоиндикации природной и антропогенной динамики ландшафтов. Выявленные закономерности сукцессионного процесса могут служить научной основой для: 1) прогнозирования динамики растительности (видового состава, биоразнообразия, продуктивности) и ландшафта в целом; 2) оценки степени, времени и характера нарушений (сукцессионная система детерминирована по структуре и составу и отвечает на определенные нарушения стереотипным образом); 3) оценки «саморекультивационного потенциала» нарушенных ландшафтов, прогнозирования характера и интенсивности процессов самовосстановления нарушенных ландшаф-

тов; 4) оценки устойчивости геосистем к антропогенным воздействиям (критерий – продолжительность периода возвращения геосистемы в состояние, близкое к исходному, скорость демутаций); 5) оценки современного состояния растительного покрова территории, его сукцессионного статуса; 6) реконструкции потенциальной структуры растительности при различных сценариях изменения антропогенной нагрузки; 7) разработки рекомендаций по сохранению биоразнообразия, оптимизации растительности антропогенных ландшафтов, оптимизации использования и воспроизводства лесных ресурсов, обоснованию сети охраняемых территорий.

• Список литературы

1. **БЕЛИКОВИЧ А.В.** Ландшафтная флористическая неоднородность растительного покрова (на примере модельных районов северо-востока России) / А.В. Беликович. – Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2001. – 248 с.
2. **БУЛОХОВ А.Д.** Эколо-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России / А.Д. Булохов, А.И. Соломещ. – Брянск: Изд-во БГУ, 2003. – 359 с.
3. **ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИЕ** леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О.В. Смирнова. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.
4. **ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИЕ** леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О.В. Смирнова. – М.: Наука, 2004. – Кн. 2. – 575 с.
5. **ГАЛАНИН А.В.** Флора и ландшафтно-экологическая структура растительного покрова / А.В. Галанин. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. – 272 с.
6. **ГУСЕВ А.П.** Динамика широколиственно-лесных экосистем и ее ценопопуляционная диагностика (на примере среднеприпятского ландшафта) / А.П. Гусев // Вестн. Витеб. гос. ун-та. – 2005. – № 3 (37). – С. 149–152.
7. **ГУСЕВ А.П.** Индикаторы антропогенной трансформации широколиственных лесов (на примере днепровско-сожского ландшафтного района) / А.П. Гусев, А.С. Соколов // Природные ресурсы. – 2006. – № 2. – С. 78–83.
8. **ГУСЕВ А.П.** Индикация рекреационных нарушений лесных ландшафтов в Белорусском Полесье / А.П. Гусев, А.С. Соколов // Природные ресурсы. – 2002. – № 2. – С. 69–74.
9. **ГУСЕВ А.П.** Лесные экосистемы в условиях антропогенного воздействия (ландшафтно-экологические исследования) / А.П. Гусев. – Гомель: ГГУ, 2001. – 64 с.
10. **ГУСЕВ А.П.** Рекреационная трансформация дубрав Белорусского Полесья и ее индикаторы / А.П. Гусев, А.С. Соколов // Сибир. экол. журн. – 2007. – Т. 14, № 2. – С. 297–304.
11. **ГУСЕВ А.П.** Сукцессии лесных экосистем и их индикационное значение (на примере днепровско-сожского ландшафта) / А.П. Гусев // Экологические проблемы Полесья и сопредельных территорий: материалы 6-й междунар. науч.-практ. конф. – Гомель: ГГУ, 2004. – С. 80–86.
12. **ДИАГНОЗЫ** и ключи возрастных состояний лесных растений: деревья и кустарники: метод. разраб. – М.: Прометей, 1989. – 104 с.
13. **ЖЕРИХИН В.В.** Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике / В.В. Жерихин. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. – 542 с.
14. **МАРЦИНКЕВИЧ Г.И.** Ландшафты Белоруссии / Г.И. Марцинкевич [и др.]. – Минск: Университетское, 1989. – 239 с.
15. **МИРКИН Б.М.** Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ: учеб. – М.: Логос, 2002. – 264 с.
16. **МИРОНОВА С.И.** Техногенные сукцессионные системы растительности Якутии (на примере Западной и Южной Якутии) / С.И. Миронова. – Новосибирск: Наука, 2000. – 151 с.
17. **ОДУМ Ю.** Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
18. **РАЗУМОВСКИЙ С.М.** Закономерности динамики биоценозов / С.М. Разумовский. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
19. **РАЗУМОВСКИЙ С.М.** Изучение сукцессии как способ биоиндикации антропогенных воздействий / С.М. Разумовский, Л.Б. Рыбаков, А.Л. Тихомиров // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья: сб. науч. тр. – М.: Наука, 1982. – С. 17–22.
20. **СМИРНОВА О.В.** Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) / О.В. Смирнова // Лесоведение. – 2004. – № 3. – С. 15–27.
21. **СМИРНОВА О.В.** Использование демографических методов оценки и прогноза сукцессионных процессов в лесных ценозах / О.В. Смирнова, М.В. Бобровский, Л.Г. Ханина // Бюл. МОИП. Сер. биол. – 2001. – Т. 106, № 5. – С. 26–34.
22. **СОЧАВА В.Б.** Введение в учение о геосистемах / В.Б. Сочава. – Новосибирск: Наука, 1978. – 318 с.

23. ТИШКОВ А.А. Фитогенные механизмы устойчивости наземных экосистем / А.А. Тишков // Факторы и механизмы устойчивости геосистем. – М.: Ин-т географии АН СССР, 1989. – С. 93–103.
24. УИТТЕКЕР Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980. – 325 с.
25. ЦЫГАНОВ Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д.Н. Цыганов. – М.: Наука, 1983. – 196 с.
26. ЮРКЕВИЧ И.Д. Лесотипологические таблицы / И.Д. Юркевич. – Минск: Наука и техника, 1969. – 52 с.
27. BRAUN-BLANQUET J. Pflanzensociologie / J. Braun-Blanquet. – Wien – New York: Springer-Verlag, 1964. – 865 с.
28. ELLENBERG H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas / H. Ellenberg. – Gottingen: Goltze, 1974. – 97 с.
29. MATUSZKIEWIECZ W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski / W. Matuszkiewicz. – Warszawa: PWN, 1984. – 298 с.

Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины

А.П. Гусей

**СУКЦЭСІЙНАЯ СІСТЭМА ЯК АСНОВА ФІТАІНДЫКАЦЫІ ДЫНАМІКІ
ЛАНДШАФТАЎ (НА ПРЫКЛАДЗЕ ПАЛЕСКАЙ ЛАНДШАФТНАЙ
ПРАВІНЦЫІ)**

Пад сукцэсійнай сістэмай расліннасці разумеецца сістэма сукцэсійных радоў раслінных супольнасцей у межах ландшафтнай правінцыі. У сукцэсійную сістэму ўваходзяць рады раслінных супольнасцей, якія фарміруюцца падчас аднаўленчых сукцэсій, як сама-праізвольных (спонтаных), так і накіраваных або ініцыяваных чалавекам (рэкультывацыйных). Сукцэсійная сістэма з'яўляецца мадэллю, якая служыць для ўпрадкавання прасторава-часавай мазаікі расліннасці па асях часу і асноўных экалагічных фактараў. Кожная пэўная супольнасць (екасітэма) ардынуеца ў гіперпрасторы сукцэсійной сістэмы (восі – час, месцазнаходжанне ў рэльєфе, літагогія павярхонных адкладанняў, узровень зыходных парушэнняў і г. д.). Кожны ландшафт валодае сваёй сукцэсійнай сістэмай, якая абумоўлівае яго ўстойлівасць як здольнасць да самааднаўлення, адказвае за фарміраванне інварыянтных уласцівасцей ландшафту.

Прапаноўваецца мадэль сукцэсійнай сістэмы Палесся. Асноўны аб'ект даследавання – алювіальны тэррасаваны ландшафт. Палявыя работы па вывучэнні расліннасці праводзіліся па стандартных методыках (метад пробных плошчаў і метад экалагічнага профілявання). Пры апрацоўцы матэрыялаў выкарыстоўваўся экалога-фларыстычны метад Браун-Бланке. Вывучэнне сукцэсіі адбывалася метадам экалога-генетычных радоў і паўторнымі назіраннямі на сталых пробных плошчах. Для даследавання экалагічных умоў выкарыстоўваліся індыкацыйныя шкалы Х. Эленберга і Д.Н. Цыганова.

Разглядаюцца сукцэсіі, якія праходзяць пасля знішчэння расліннасці і парушэння гле-бавага покрыва ў розных ландшафтных умовах. Вылучаны тры асноўныя сукцэсійныя серыі, якія адпавядаюць асноўным формам мезарэльефу: 1) сукцэсійная серыя надпоплаўнай тэррасы (цэнтральная серыя, або мезасерыя); 2) сукцэсійная серыя празмерна ўвільготненых экатопаў (гіграсерыя); 3) сукцэсійная серыя на бедных і сухіх экатопах (ксера-серыя). Разгледжаны асаблівасці стадыі сукцэсіі ў кожнай серыі. Падчас сукцэсіі назіраецца заканамерная змена відавога складу, пераважных жыццёвых форм, фітаценатычнай структуры расліннасці і таксама экалагічных умоў.

Пачатковая стадыя цэнтральнай серыі прадстаўлена супольнасцямі аднагадовых раслін класа *Chenopodietae albi Br.-Bl. in Br.-Bl.*, Rouss. et Negre 1952 em Lohm., J. et R. Tx. ex Mat. 1962, якія хутка змяняюцца супольнасцямі двухгадовых і шматгадовых рудэральных раслін (клас *Artemisieta vulgaris Lohm., Prsg. et R.Tx. in R.Tx.* 1950 em Кореску *in Hejny et al. 1979*). Праз 100–200 гадоў пасля пачатку сукцэсіі фарміруеца шырокалісцевы лес (супольнасці класа *Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937*), блізкі да кімаксу.

Антропагенные фактары парушаюць структуру сукцэсійной сістэмы. Для стадыі асноўных серый вылучаюцца рады супольнасцей, якія фарміруюцца па меры росту інтэнсіўнасці ўздзеяння (рады трансфармацыі або дыгрэсіі). Разгледжаны рады трансфармацыі стадыі цэнтральнай серыі, якія ўтвараюцца пры павелічэнні пашавай і рэкрэацый-

най нагрузкі. Антрапагеннае ўздзейнне, якое істотна змяняе экатон (напрыклад, асушенне або падтапленне), выклікае зрушэнне сукцесійных радоў па «гарызанталі» ў рамках сукцесійнай сістэмы. Трансфармацыя сукцесійных змен з'яўляеца індывідам зневінных фактараў.

Мадэль сукцесійнай сістэмы з'яўляеца каркасам для фітайндыкацыі прыроднай і антрапагеннай дынамікі ландшафтаў. Выйяўленыя заканамернасці могуць выкарыстоўвацца для прагназавання дынамікі расліннасці і ландшафту ў цэлым; для адзнакі ступені, часу і харктару парушэння; для прагназавання харктару і інтэнсіўнасці працэсаў самааднаўлення парушаных ландшафтаў; для распрацоўкі рэкамендацый па ахове навакольнага асяроддзя і аптымізацыі прыродакарыстання.

A.P. Gusev

**SUCCESSION SYSTEM AS THE BASIS OF PHYTOINDICATION
OF THE LANDSCAPE DYNAMICS (EXEMPLIFIED BY THE
POLESSYE LANDSCAPE PROVINCE)**

A succession system of vegetation is a system of succession series of plant communities within a landscape province. The succession system includes the communities formed in the course of both spontaneous and directed (recultivation) succession dynamics. This system is a model which serves for ordering the time and space vegetation pattern along the axes of time and the main ecological factors. Each specific community (ecosystem) is ordered in the hyper-space of succession systems (axes – time or successional age, location in the relief, lithology of overlying deposits, initial disturbance level, etc.). Each landscape has its succession system which causes its resistance as ability to self-restoration.

The model succession system of the Polessye province of alluvial terraces, marshy and secondary water-glacial landscapes is suggested. The basic object of research is an alluvial terrace landscape. The ecological-floristic method of Braun-Blanquet was used for material treatment. To estimate the conditions of habitats indicator scales by Ellenberg, Landolt and Tsyganov were used. The vegetation dynamics was studied on permanent plots and the method of space-for-time substitution was applied.

Only those series which started on bare ground where a succession is traced from the very beginning were considered. During the research a number of succession series occurring in localities disturbed to different degree by human activities was compared. Three basic series spontaneous successions were distinguished: 1) mesic sere (succession on a terrace with moderately damp and rich ground, the leader to a climatic climax); 2) wet sere (succession on strongly damp and boggy ground the leader to an edafic climax); 3) dry sere (succession on dunes and ridges with strongly dry and poor ground). Peculiar features of succession stages in each sere are described. In the course of succession some changes of the species composition, prevailing vital forms, phytocoenosis structure of vegetation and also ecological conditions are observed. The early successional and late successional communities typical for region are observed.

The initial stage of the mesic sere is represented by communities of the class Chenopodieta albi Br.-Bl. in Br.-Bl., Rouss. et Negre 1952 em Lohm., J. et R. Tx. ex Mat. 1962, that are replaced by communities of the class Artemisieta vulgaris Lohm., Prsg. et R. Tx. in R.Tx. 1950 em Kopecky in Hejny et al. 1979. The early stages lasted as long as 5 years. The succession end is the climax which is represented by communities of the class Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 (association – Tilio cordatae-Carpinetum betuli Tracz. 1962). The broadleaved forest is restored in 100–200 years.

The influence of anthropogenic factors (cattle breeding, mowing, fires, recreation) at the stage of the basic series causes rows of transformation (digression series). During a digression series it is possible to reveal the character, time, capacity and degree of influence. Examples of such series are presented.

The model of the succession system is the framework for phytoindication of the natural and anthropogenic dynamics of landscapes. The study of successional processes is important for restoration ecology and restoration programs. The use of the succession system permits the tentative prediction of the rate and directions of succession unless a detailed study is conducted usually due to the lack of time or money or both.