

Сукцессии растительности и ландшафтная структура (на примере юго-востока Беларуси)

А.П. Гусев

Учреждение образования «Гомельский государственный университет имени Ф. Скорины»

Целью исследований являлось выяснение связи между структурой ландшафтного покрова и сукцессионными процессами. В работе приводятся результаты изучения закономерностей сукцессионных процессов в ландшафтах юго-востока Беларуси на основе наблюдений на постоянных пробных площадках. Установлено, что показатели интенсивности сукцессионного процесса коррелируют с ландшафтными метриками, количественно оценивающими фрагментацию ландшафтного покрова. По мере увеличения фрагментации сукцессионный процесс замедляется, что выражается в более продолжительном доминировании терофитов и синантропных видов, в более позднем появлении на градиенте сукцессии деревьев, лесных видов и видов класса *Quercus-Fagetea*. В ходе исследований была выявлена связь ландшафтных метрик с видовым составом сообществ начальных стадий сукцессии. По мере роста антропогенной трансформации и фрагментации окружающего ландшафта видовое богатство растительных сообществ достоверно снижается, увеличивается доля терофитов и синантропных видов, уменьшается доля фанерофитов и лесных видов. Фрагментация ландшафтного покрова коррелирует с адвентизацией растительных сообществ.

Ключевые слова: растительность, ландшафт, ландшафтные метрики, сукцессия, фрагментация.

Plant Successions and Pattern of Landscape (on the Example of the Southeast of Belarus)

A.P. Gusev

Educational establishment «Francisk Skorina Gomel State University»

The objective of the research was finding out correlation between the structure of a landscape cover and successional processes. In the paper findings of the study of laws of succession processes in landscapes of the southeast of Belarus on the basis of supervision on the test plots are presented. It is established that intensity parameters of succession a process correlate with the landscape metrics which quantitatively estimate fragmentation of a landscape cover. In the process of fragmentation increase succession is slowed down that is expressed in longer domination of terophyta and synanthropic species, in later occurrence on succession gradient of trees, wood species and species of class *Quercus-Fagetea*. During the research correlation of landscape metrics with specific structure of communities of initial stages succession has been revealed. In the process of increase of anthropogenic transformation and fragmentation of the surrounding landscape the specific riches of vegetative communities authentically decrease, the share of terophyta and synanthropic species increases; the share of phanerophyta and wood species decreases. Landscape fragmentation correlates with the advent of vegetative communities.

Key words: vegetation, landscape, landscape metrics, succession, fragmentation.

Ландшафтная структура играет важную экологическую роль. Так, природоохранное значение ландшафтной структуры определяется ее связью с устойчивостью ландшафтов, влиянием на многие экологические процессы [1–2]. Предполагается взаимосвязь между ландшафтной структурой и инвазиями чужеродных растений и животных [3], между ландшафтной структурой и биоразнообразием [1–2]. Композиция и конфигурация ландшафта играют главную роль в поддержании биоразнообразия и экосистемных услуг [4]. В меньшей степени изучено влияние ландшафтной структуры на экосистемные процессы [2], в том числе на сукцессии (т.е. смены экосистем).

Актуальность исследования сукцессионных процессов в природных и природно-антропогенных ландшафтах определяется тем,

что оно дает информацию, необходимую для оценки устойчивости природных систем к антропогенному воздействию, для оценки и прогноза способности нарушенных природных систем к самовосстановлению [5]. Изучение сукцессий на значительных по размеру территориях достаточно сложный и трудоемкий процесс. Поэтому выяснение связи между сукцессионными процессами и структурой ландшафтного покрова (ландшафтным паттерном) следует считать одной из важных задач ландшафтной экологии. Наличие подобной связи делает возможным использование ландшафтных метрик для оценки и прогноза экологического состояния территории.

Целью исследований являлось выяснение связи между структурой ландшафтного покрова и сукцессионными процессами. Решались следующие задачи: анализ повторных геоботани-

ческих исследований на постоянных пробных площадках; количественная оценка ландшафтной структуры и ее антропогенной трансформации; корреляционный анализ ландшафтных метрик и показателей растительности; выяснение влияния структуры окружающего ландшафта на ход сукцессионных процессов.

Материал и методы. Исследования выполнялись на территории юго-востока Беларуси. Климатические особенности изучаемого района: средняя температура самого холодного месяца (январь) – -7°C ; средняя температура самого теплого месяца (июль) – $+18,5^{\circ}\text{C}$; годовая сумма температур выше 10° – около 2500; годовое количество осадков – 630 мм; коэффициент увлажнения – 1,3. По гидротермическим показателям территория относится к суббореальным гумидным (широколиственно-лесным) ландшафтам.

Для изучения сукцессионных процессов использовались 26 постоянных пробных площадок (ППП) размером 100–200 м². ППП располагались в различных экотопах аллювиального террасированного и моренно-зандрового ландшафтов. В период 2001–2012 гг. на ППП ежегодно выполнялась геоботаническая съемка (по общепринятой методике). При обработке материалов применялся эколого-флористический метод Браун-Бланке [6].

Показатели интенсивности сукцессионного процесса: Tдер – время появления естественно-возобновления древесных видов (лет от начала сукцессии); Tтер – продолжительность доминирования в сообществе терофитов (лет); Tсин – продолжительность доминирования в сообществе синантропных видов (лет); Tлес – время появления в сообществе первых лесных видов (лет от начала сукцессии); Tqf – время появления в сообществе первых видов класса *Quercus-Fagetea* (широколиственные листопадные леса) эколого-флористической классификации Браун-Бланке (лет от начала сукцессии).

В качестве критериев оценки растительных сообществ использовались показатели: ОПП – общее проективное покрытие растительности (%); ВБ – видовое богатство (число видов на 100 м²); ЕВ – численность естественного возобновления древесных видов (шт./га); ТФ – доля терофитов в спектре жизненных форм (% от всех видов); ФФ – доля фанерофитов в спектре жизненных форм (% от всех видов); ЛЕС – представленность лесных видов (виды всех лесных классов растительности, % от всех видов); СИН – синантропизация (доля видов синантропных классов растительности, % от всех видов); QF – представленность видов класса

Quercus-Fagetea эколого-флористической классификации Браун-Бланке (% от всех видов); АД₁ – доля адвентивных видов от общего числа видов (%); АД₂ – доля адвентивных видов в покрытии (%).

Показатели ландшафтной структуры (определялись в скользящем квадрате размером 1x1 км, центр квадрата – постоянная пробная площадка): Кс – коэффициент экологической стабильности; ED – плотность краев ареалов землепользования (м/га); ИИ – Interdispersion/Juxtaposition index (коэффициент, который оценивает конфигурацию ландшафтной структуры и показывает отношение гетерогенности типов землепользования к их максимальной гетерогенности); SPLIT – показатель раздробленности ландшафтной структуры (оценивают степень подразделения ландшафта на пятна; если ландшафт состоит из одного пятна, то SPLIT=1); SHDI – показатель разнообразия Шеннона (оценивает ландшафтное разнообразие; увеличение значений указывает на рост разнообразия); AREA – средняя площадь лесного массива; ENN – евклидово расстояние между лесными массивами (оценивает изоляцию местообитаний). Коэффициент экологической стабильности рассчитывался по формуле $K_c = \sum s_i * k_i * g$, где s_i – удельная площадь вида землепользования; k_i – экологическая значимость этого вида землепользования; g – коэффициент устойчивости рельефа. Подробное описание и экологическая интерпретация ландшафтных метрик (ED, ИИ, SPLIT, SHDI, AREA, ENN) приводятся в [7–8].

Карты современного землепользования изучаемой территории составлялись на основе топографических карт масштаба 1:10000, космоснимков Landsat и материалов Google Earth (2005–2012 гг.). Привязка и оцифровка растров выполнялись в Quantum GIS 1.6.0. Для вычисления ландшафтных метрик использовался программный продукт FRAGSTATS 4.0. Статистическая обработка выполнялась с помощью STATISTICA 6.0.

Результаты и их обсуждение. В ходе исследований были обобщены результаты 10-летних наблюдений на ППП за ходом сукцессионных процессов. Основные закономерности, характерные почти для всех ППП, выражаются в следующем: постепенное увеличение видового богатства, относительно быстрая смена терофитов многолетними видами, уменьшение доли синантропных видов, появление и развитие древесных видов, снижение степени адвентизации и т.д. В то же время скорость этих процессов различается в зависимости от ППП. В качестве рабочей гипотезы можно предположить, что

одним из главных факторов, определяющих скорость развития сукцессии на ранних стадиях, является ландшафтное окружение, а именно его антропогенная трансформация, которая выражается в фрагментации ландшафтного покрова. Для каждой ППП была выполнена количественная оценка структуры окружающего ландшафтного покрова с помощью ландшафтных метрик. Рассчитанные на основе наблюдений показатели интенсивности сукцессионного процесса для каждой ППП были сопоставлены с характеристиками ландшафтной структуры (табл. 1). Видно, что Тдер достоверно коррелирует со всеми метриками, кроме SPLIT; Ттер – с Кс, IJI, AREA; Тсин – с ED, IJI, SHDI, AREA и т.д. С ростом нарушенности окружающего ландшафта (снижение величины Кс) увеличивается время появления возобновления древесных видов, повышается длительность доминирования терофитов, позже появляются лесные виды, в том числе виды класса *Quercus-Fagetea*.

Метрики ED и AREA оценивают фрагментацию ландшафта, т.е. процесс дробления ландшафтного покрова деятельностью человека (рост фрагментации отражается увеличением ED и уменьшением AREA). По мере увеличения фрагментации сукцессионный процесс замедляется, что выражается в более продолжительном доминировании терофитов и синантропных видов в целом, в более позднем появлении деревьев и т.д. Фрагментация приводит к росту ландшафтного разнообразия (SHDI), что объясняет корреляционную связь этого показателя с характеристиками сукцессии. Изоляция местообитаний (ENN) влияет на деревья и лесные виды (чем больше расстояние между лесными массивами, тем позднее на градиенте сукцессии появляются естественное возобновление деревьев, лесные виды и виды класса *Quercus-Fagetea*).

В ходе исследований была изучена связь ландшафтных метрик с показателями растительности начальных стадий сукцессии (табл. 2). Видно, например, что видовое богат-

ство положительно коррелирует с Кс и AREA, отрицательно – с ED, IJI, SPLIT, SHDI и ENN (т.е. по мере роста антропогенной трансформации и фрагментации окружающего ландшафта видовое богатство растительных сообществ достоверно снижается). Чувствительны к ландшафтному окружению показатели адвентизации растительности (AD_1 и AD_2): чем выше фрагментация ландшафтного покрова, тем большую роль в растительных сообществах играют адвентивные виды. Обратная закономерность характерна для лесных видов: по мере роста фрагментации их доля в общем числе видов снижается. В наименьшей степени от ландшафтного окружения зависит показатель СИН, т.е. доля синантропных видов в сообществе (достоверно коррелирует только с ED).

Анализ метрик показывает, что наибольшее число достоверных связей с показателями растительности имеют Кс, ED, AREA и ENN (табл. 2). Достоверные связи с большинством показателей растительности отсутствуют у IJI, SPLIT и SHDI, что позволяет сделать вывод о слабом влиянии гетерогенности и разнообразия ландшафтного покрова на особенности видового состава сообществ начальных стадий сукцессии.

Указанные связи можно проследить сравнивая результаты наблюдений на ППП, расположенных в ландшафтах, имеющих разную степень антропогенной нарушенности (табл. 3). Видно, что на ППП-24 (слабонарушенный ландшафт) терофиты резко снижают свое участие и на 3-й год практически исчезают из сообщества. На ППП-12 (сильнонарушенный ландшафт) доля терофитов также значительно снижается на 3-й год, но в дальнейшем они продолжают присутствовать (около 10% от всех видов). Синантропизация (СИН) растительного сообщества на ППП-24 значительно снижается уже на 2-й год сукцессии, а к 10-му году доля синантропных видов составляет 12,5%. На ППП-12 уровень синантропизации остается относительно высоким и к 10-му году (56,5%).

Таблица 1

**Ландшафтная структура и показатели интенсивности сукцессионного процесса
(коэффициент корреляции Спирмена; указаны значения при $p < 0,05$)**

Показатель	Ландшафтные метрики						
	Кс	ED	IJI	SPLIT	SHDI	AREA	ENN
Тдер	-0,38	0,22	-0,32	Н.д.	0,41	-0,33	0,44
Ттер	-0,40	Н.д.	-0,60	Н.д.	Н.д.	-0,25	Н.д.
Тсин	Н.д.*	0,37	0,24	Н.д.	0,23	-0,23	Н.д.
Тлес	-0,40	0,44	-0,26	0,25	0,32	-0,51	0,34
Тqf	-0,31	0,53	Н.д.	0,43	0,38	-0,60	0,29

Примечание. * – недостоверные значения коэффициента корреляции: $p > 0,05$.

Таблица 2

**Ландшафтная структура и показатели растительных сообществ
(коэффициент корреляции Спирмена; указаны значения при $p < 0,05$)**

Показатель	Ландшафтные метрики						
	Kc	ED	IJI	SPLIT	SHDI	AREA	ENN
ОПП	0,31	-0,24	Н.д.	Н.д.	Н.д.	0,28	-0,22
ВБ	0,23	-0,23	-0,23	-0,20	-0,30	0,20	-0,27
ТФ	-0,35	0,34	Н.д.	Н.д.	Н.д.	-0,35	0,22
ФФ	0,37	-0,32	Н.д.	Н.д.	-0,35	0,31	-0,39
СИН	Н.д.*	0,23	Н.д.	Н.д.	Н.д.	Н.д.	Н.д.
ЛЕС	0,33	-0,23	0,23	Н.д.	Н.д.	0,28	-0,24
QF	0,34	-0,32	Н.д.	Н.д.	Н.д.	0,38	-0,20
АД ₁	-0,35	0,48	Н.д.	0,19	0,27	-0,44	0,27
АД ₂	-0,31	0,34	-0,26	Н.д.	Н.д.	-0,35	0,20

Примечание. * – недостоверные значения коэффициента корреляции: $p > 0,05$.

Таблица 3

**Изменение показателей растительности в ходе сукцессии
(по наблюдениям на постоянных пробных площадках)**

Показатель	Год с начала сукцессии									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ВБ	14,0*	20,2	17,5	17,0	14,0	18,0	15,0	18,5	15,0	16,0
	9,8**	9,0	10,5	14,0	13,4	14,4	14,4	12,8	14,4	11,8
ТФ	57,9	17,9	0	0	0	4,0	0	4,2	3,0	3,1
	80,0	42,8	13,3	5,3	7,7	10,0	18,7	11,5	9,7	8,7
ФФ	0	12,8	20,8	21,7	25,0	20,0	26,3	29,2	40,5	35,0
	0	0	0	0	7,7	10,0	12,5	15,5	12,9	13,0
СИН	73,7	35,9	25,0	30,4	25,0	20,0	21,1	16,7	11,8	12,5
	93,3	92,9	60,0	52,6	42,3	36,7	43,8	42,3	35,5	56,5
ЛЕС	0	5,1	4,2	4,4	5,0	8,0	15,8	20,8	17,6	12,5
	0	0	0	0	0	3,3	3,1	3,8	6,5	4,3
АД ₁	10,5	5,1	4,2	4,3	5,0	4,0	5,3	4,2	0	0
	20,0	35,7	20,0	26,3	19,2	20,0	25,0	15,5	12,9	17,4
АД ₂	16,9	6,4	0,6	5,8	4,0	2,7	3,6	3,0	0	0
	29,3	24,4	2,4	11,0	7,6	10,6	10,1	3,0	5,4	2,1

Примечание. * – ППП-24 (слабонарушенный ландшафт: Kc=0,86; ED=52,7; SPLIT=2,4; SHDI=0,38; AREA=40,7);
** – ППП-12 (сильнонарушенный ландшафт: Kc=0,59; ED=98,8; SPLIT=7,4; SHDI=1,06; AREA=8,2).

Лесные виды появляются на ППП-24 – на 2-й год от начала сукцессии, а на ППП-12 – только на 6-й год от начала сукцессии. Древесные виды (фанерофиты) появляются соответственно на 2-й и 5-й годы от начала сукцессии (табл. 3).

Четко прослеживаются различия в изменении адвентизации растительных сообществ. На ППП-24 доля адвентивных видов значительно снижается на 2-й год сукцессии (АД₁ – в 2 раза; АД₂ – в 2,6 раза), а на 9-й год они полностью исчезают из сообщества. На ППП-12 адвентивные виды устойчиво присутствуют в сообществе в течение всего наблюдаемого периода. При этом доля адвентивных видов (показатель

АД₁) практически не изменяется (имеют место колебания около уровня 20%).

Рассматриваемые ППП имеют схожие начальные условия: исходная растительность и почвенный покров уничтожены; субстрат – песчаные грунты; глубина залегания уровня грунтовых вод – около 1,5–2 м. В течение периода наблюдений (2002–2012 гг.) антропогенное воздействие на растительность этих ППП было незначительным. Рассмотренные выше отличия в ходе восстановительной сукцессии объясняются разным ландшафтным окружением (различный уровень антропогенной нарушенности окружающего ландшафта).

Влияние антропогенной фрагментации окружающего ландшафта на сукцессионные

процессы может быть обусловлено рядом факторов: уменьшением площади экотопов, пригодных для нормального протекания сукцессий; увеличением расстояния между экотопами (т.е. их изоляцией), снижающего вероятность привнесения семян лесных видов; агрессивным воздействием ландшафтного окружения на процессы перемещения видов между экотопами.

Заключение. Наблюдения, выполненные на постоянных пробных площадках, позволяют выявить особенности протекания сукцессионных процессов в ландшафтах, имеющих различный уровень антропогенной нарушенности. Установлено, что показатели интенсивности сукцессионного процесса коррелируют с ландшафтными метриками, количественно оценивающими фрагментацию ландшафтного покрова (ED, AREA, ENN). По мере увеличения фрагментации сукцессионный процесс замедляется, что выражается в более продолжительном доминировании терофитов и синантропных видов в целом, в более позднем появлении на градиенте сукцессии деревьев, лесных видов и видов класса *Quercus-Fagetea*. В ходе исследований была выявлена связь ландшафтных метрик с видовым составом сообществ начальных стадий сукцессии. По мере роста антропогенной трансформации и фрагментации окружающего ландшафта видовое богатство растительных сообществ достоверно снижается, увеличивает-

ся доля терофитов и синантропных видов, уменьшается доля фанерофитов и лесных видов. Чувствительны к ландшафтному окружению показатели адвентизации растительности: чем выше фрагментация ландшафтного покрова, тем большую роль в растительных сообществах играют адвентивные виды. Таким образом, имеет место влияние ландшафтного окружения на восстановительную сукцессию на ранних ее стадиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Wu, J. Ecological Dynamics in Fragmented Landscapes / J. Wu // Princeton Guide to Ecology. Princeton University Press. – 2009. – P. 438–444.
2. Turner, M. Landscape ecology: The Effect of Pattern on process / M. Turner // Annual Review of Ecology and Systematic. – 1989. – Vol. 20. – P. 171–197.
3. With, K.A. The landscape ecology of invasive spread / K.A. With // Conservation Biology. – 2002. – Vol. 16. – P. 1192–1203.
4. Syrbe, R.-U. Spatial indicators for the assessment of ecosystem services: Providing, benefiting and connecting areas and landscape metrics / R.-U. Syrbe, U. Walz // Ecological Indicators. – 2012. – Vol. 21. – P. 80–88.
5. Гусев, А.П. Потенциал самовосстановления геосистем и его оценка на основе фитоиндикации / А.П. Гусев // Вестн. Белорус. гос. ун-та. – Сер. 2. – 2010. – № 1. – С. 77–81.
6. Braun-Blanquet, J. Pflanzensociologie / J. Braun-Blanquet. – Wien–N. Y.: Springer-Verlag, 1964. – 865 s.
7. McGarigal, K. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps, project homepage [Electronic resource] / K. McGarigal. – Mode of access: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>.
8. Cushman, S.A. Parsimony in landscape metrics: Strength, universality, and consistency / S.A. Cushman, K. McGarigal, M.C. Neel // Ecological Indicators. – 2008. – Vol. 8. – P. 691–703.

Поступила в редакцию 29.05.2013. Принята в печать 22.08.2013
Адрес для корреспонденции: e-mail: gusev@gsu.by – Гусев А.П.