

УДК 911.52:502.5

А. П. Гусев,кандидат геолого-минералогических наук,
декан геолого-географического факультета
ГГУ им. Ф. Скорины**ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ СУКЦЕССИИ
В ЛАНДШАФТАХ ЮГО-ВОСТОКА БЕЛАРУСИ,
НАРУШЕННЫХ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ ЧЕЛОВЕКА**

Введение. Изучение связи между сукцессиями растительности и ландшафтной структурой (ландшафтным паттерном) является одной из важных задач ландшафтной экологии [1]. Актуальность исследований сукцессионных процессов в природных и природно-антропогенных геосистемах определяется тем, что они дают информацию, необходимую для оценки устойчивости природных систем к антропогенному воздействию, для оценки и прогноза способности нарушенных природных геосистем к самовосстановлению.

Цель исследований – анализ и оценка ландшафтно-экологических факторов, влияющих на скорость протекания восстановительных сукцессий растительности в ландшафтах, нарушенных деятельностью человека. Решаемые задачи: изучение восстановительных сукцессий растительности в ландшафтах, имеющих различный уровень антропогенных нарушений; оценка связи между показателями восстановительных сукцессий и условиями субстрата; оценка связи между показателями восстановительных сукцессий и окружающим ландшафтом; выяснение значимости факторов субстрата и факторов окружающего ландшафта на основе модели множественной регрессии.

Методические подходы. Исследования проводились в природно-антропогенных геосистемах юго-востока Беларуси. Выборка была сформирована на основе повторных геоботанических съемок на 32 постоянных пробных площадках (ППП). Наблюдались восстановительные сукцессии растительности на землях, нарушенных строительными работами и разработкой полезных ископаемых. Исследования проводились в 2001–2014 гг.

Факторы ландшафтного окружения (коэффициент экологической стабильности, индекс хемеробности, ландшафтные метрики) определялись для квадрата 1x1 км (центр квадрата – ППП).

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 [2].

Индекс хемеробности определялся по формуле:

$$M = 100 * \sum (S_n / m) * h,$$

где

S_n – удельная площадь ареала со степенью хемеробности h ;

m – число степеней хемеробности;

h – степень хемеробности [3].

Для оценки ландшафтной структуры использовались метрики:

ландшафтного уровня – Largest Patch Index (LPI), Edge Density (ED), Landscape Shape Index (LSI), Interspersion & Juxtaposition Index (IJI), Effective Mesh Size (MESH), Splitting Index (SPLIT), индекс разнообразия Шеннона (SHDI), индекс разнообразия Симпсона (SIDI);

уровня класса (лесной покров) – PLAND (удельная площадь лесных экосистем), LPI, AREA (средняя площадь лесного массива), LSI, ENN (евклидово расстояние между ближайшими лесными массивами).

Подробное описание и ландшафтно-экологическая интерпретация данных метрик приводится в источнике [4]. Вычисления ландшафтных метрик выполнялись с помощью программы FRAGSTATS [4].

Для получения характеристик ландшафтного окружения использовались карты современного землепользования изучаемой территории, составленные на основе топографических карт масштаба 1:100000, материалов Google Earth (2006–2013 гг.). Привязка и оцифровка растров выполнялись в Quantum GIS 1.9.0,

Условия субстрата оценивались фитоиндикационным методом. Использовались фитоиндикационные шкалы Х. Элленберга [5], позволяющие определить влажность (шкала F), рН (шкала R), азотное богатство (шкала N). Значения шкал рассчитывались для пионерной стадии (начальные условия).

Для оценки скорости сукцессионного процесса нами были предложены следующие показатели [6–7]: Тдер – время появления естественного возобновления древесных видов (лет от начала сукцессии); Ттер – продолжительность доминирования в сообществе терофитов (лет); Тсин – продолжительность доминирования в сообществе синантропных видов (лет); Тлес – время появления в сообществе первых лесных видов (лет от начала сукцессии); Тfq – время появления в сообществе первых видов класса *Quercus-Fagetea* (широколиственные листопадные леса) эколого-флористической классификации Браун-Бланке [8] (лет от начала сукцессии).

Статистический анализ выполнялся с помощью программы STATISTICA 6.0.

Результаты и их обсуждение. В ходе исследований для выяснения связи между характеристиками восстановительных сукцессий и факторами экотопа (субстрата) и ландшафтного окружения был выполнен корреляционный анализ (с использованием коэффициента корреляции Спирмена).

Выявлено, что факторы субстрата (F, R, N) ни с одним из показателей скорости сукцессии достоверной корреляционной связи по коэффициенту Спирмена не имеют. И напротив,

с факторами ландшафтного окружения показатели скорости сукцессии обнаружили многочисленные достоверные корреляции (таблица 1).

Многие метрики ландшафтного уровня коррелируют с показателями скорости восстановительной сукцессии. Так, метрика LPI (удельная площадь наибольшего ареала землепользования в ландшафте) отрицательно коррелирует с Тдер (-0,39, $p < 0,05$), Тсин (-0,49, $p < 0,01$), Тлес (-0,43, $p < 0,01$), Тfq (-0,55, $p < 0,005$). Метрика ED (плотность краев – отношение общей длины краев или границ к площади) положительно коррелирует со всеми показателями – с Тдер (0,51, $p < 0,01$), Ттер (0,37, $p < 0,05$), Тсин (0,51, $p < 0,01$), Тлес (0,54, $p < 0,05$), Тfq (0,55, $p < 0,005$).

Достоверную корреляцию с показателями скорости сукцессии имеют метрики разнообразия – SHDI и SIDI. Например, SHDI положительно коррелирует с Тдер (0,68, $p < 0,001$), Тсин (0,64, $p < 0,001$), Тлес (0,61, $p < 0,001$), Тfq (0,65, $p < 0,0001$), но не имеет достоверной корреляции с Ттер. То есть при увеличении разнообразия окружающего ландшафта сукцессия замедляется: увеличивается время появления первых деревьев, лесных видов, неморальных видов, растет продолжительность доминирования синантропных сообществ на градиенте сукцессии.

Таблица 1 – Корреляционная связь показателей сукцессии с факторами ландшафтного окружения (коэффициент корреляции Спирмена, $p < 0,05$; н.д. – недостоверные значения, $p > 0,05$)

Факторы	Показатели скорости сукцессии				
	Тдер, лет	Ттер, лет	Тсин, лет	Тлес, лет	Тfq, лет
Метрики ландшафтного уровня					
LPI	-0,39*	Н. д.	-0,49	-0,43	-0,55
ED	0,51	0,37	0,51	0,54	0,55
LSI	0,56	Н. д.	0,57	0,60	0,61
IJI	Н. д.	Н. д.	Н. д.	Н. д.	Н. д.
MESH	-0,45	Н. д.	-0,51	-0,53	-0,63
SPLIT	0,46	Н. д.	0,56	0,54	0,64
SHDI	0,68	Н. д.	0,64	0,61	0,65
SIDI	0,69	Н. д.	0,62	0,62	0,65
Метрики лесных экосистем					
LPI	-0,46	Н. д.	-0,38	-0,38	-0,55
LSI	-0,35	Н. д.	-0,36	Н. д.	-0,58
AREA	-0,42	Н. д.	-0,36	-0,47	-0,65
ENN	0,53	Н. д.	0,40	0,59	0,65
Показатели антропогенной трансформации					
Kc	-0,45	Н. д.	Н. д.	-0,42	-0,56
M	0,50	Н. д.	Н. д.	0,45	0,62

Имеет место достоверная корреляция между скоростью сукцессии и структурой лесного покрова в окружающем ландшафте (метрики уровня класса). Метрика AREA (средняя площадь лесного массива) отрицательно коррелирует с Тдер (-0,42, $p < 0,05$), Тсин (-0,36, $p < 0,05$), Тлес (-0,47, $p < 0,01$), Тfq (-0,65, $p < 0,0001$). Метрика ENN (среднее расстояние между лесными массивами) положительно коррелирует с Тдер (0,53, $p < 0,01$), Тсин (0,40, $p < 0,05$), Тлес (0,59, $p < 0,001$), Тfq (0,65, $p < 0,0001$). Обе эти метрики не имеют достоверной связи с Ттер. Метрики AREA, ENN, MESH, SPLIT оценивают фрагментацию лесного покрова. Исходя из этого, сукцессия замедляется по мере роста фрагментации лесного покрова в окружающем ландшафте.

Полученные результаты подтверждают наши прежние выводы о достоверной связи между скоростью восстановительных сукцессий и структурой ландшафтного окружения [6–7; 9].

Видно, что имеется положительная корреляция между фрагментацией окружающего ландшафта и временем появления на градиенте сукцессии деревьев, лесных видов, неморальных видов, продолжительностью доминирования терофитов и продолжительностью доминирования синантропных видов. Наиболее хорошо это видно на примере метрики ED. Устанавливается связь между разнообразием ландшафта и показателями скорости сукцессии (за исключением Ттер). Чем больше разнообразие окружающего ландшафта, тем медленнее протекает восстановительная сукцессия. Это объясняется тем, что в данном случае разнообразие зависит от антропогенной трансформации ландшафта: чем выше антропогенная трансформация, тем выше разнообразие ландшафтного покрова: Кс и хемеробность имеют достоверную связь

с метриками разнообразия (коэффициент корреляции Спирмена составляет 0,79–0,82).

Для модели множественной регрессии в качестве факторов ландшафтного окружения нами были выбраны M и ED, в качестве факторов экотопа – влажность (шкала F), кислотно-щелочные условия (шкала R) и азотное богатство (шкала N). Видно, что для всех показателей восстановительной сукцессии получены уравнения множественной регрессии с достоверными коэффициентами (таблица 2). Индекс M вошел в 3 уравнения (Тдер, Ттер, Тлес), ED – в 3 уравнения (Тсин, Тлес, Тfq), F – в 4 уравнения (Тдер, Ттер, Тсин, Тлес), N – во все 5 уравнений. R – только в 1 уравнение (Ттер).

В данном случае на скорость восстановительной сукцессии влияют как факторы ландшафтного окружения, так и факторы субстрата. При этом из факторов субстрата наибольшее значение имеют азотное богатство и влажность, то есть при прочих равных условиях рост азотного богатства и влажности субстрата способствует ускорению сукцессионного процесса. Следует отметить, что и в случае применения непараметрического метода (коэффициент корреляции Спирмена), и в случае применения метода множественной регрессии, характеристики окружающего ландшафта достоверно коррелируют с показателями скорости восстановительной сукцессии.

Наличие достоверной корреляции между окружающим ландшафтом и показателями сукцессии требует объяснения. Для объяснения этой связи мы предлагаем дополнить имеющиеся четыре модели сукцессии (облегчения, толерантности, ингибирования и нейтралитета [10]) миграционной моделью и моделью внешнего торможения, которые учитывают горизонтальные связи.

Таблица 2 – Уравнения множественной регрессии и их параметры

Показатель	Регрессионное уравнение	R	R ²	F
Тдер	$0,63 - 0,39 * F + 0,98 * N - 11,2$	0,83	0,69	10,3 ($p < 0,0001$)
Ттер	$0,63M - 0,59 * F - 0,49 * R + 1,39 * N - 0,36$	0,72	0,51	4,9 ($p < 0,01$)
Тсин	$0,56 * ED - 0,42 * F + 0,75 * N - 13,0$	0,92	0,82	26,9 ($p < 0,0001$)
Тлес	$0,43 * ED + 0,44 * M - 0,44 * F + 0,95 * N - 12,0$	0,89	0,79	17,8 ($p < 0,0001$)
Тfq	$0,53 * ED + 0,55 * N + 0,25$	0,83	0,61	9,9 ($p < 0,0001$)

Примечание: R – коэффициент корреляции; R² – коэффициент детерминации; F – критерий Фишера.

Как было предложено ранее [7], суть миграционной модели – сукцессионные смены зависят от миграций видов из окружающего ландшафта; важную роль играют расстояние, на которое происходит перемещение, площадь заселяемой территории, различия видов в скорости миграции. Состав сообществ по градиенту сукцессии изменяется по мере прихода все новых и новых видов. Миграционная модель не отменяет, а дополняет модели облегчения, толерантности, ингибирования и нейтральности, действие которых ограничивается однородным ареалом, в котором развивается сукцессия.

Значительную роль играет увеличение расстояния до источников семян раннесукцессионных деревьев при росте фрагментации ландшафта в целом и лесного покрова в частности. Если на расстоянии в несколько сотен метров отсутствуют деревья, способные плодоносить, то вероятность появления подроста на субстрате резко падает.

Для задержки сукцессии важно отсутствие или угнетенное состояние ценопопуляций позднесукцессионных видов в сильно преобразованном ландшафте, как следствие, отсутствие источников семян позднесукцессионных видов вблизи участка, на котором развивается сукцессия (например, даже при наличии взрослых позднесукцессионных деревьев семенная их продуктивность может быть ослаблена).

Важно также наличие источников семян или путей поступления чужеродных инвазивных видов (такими источниками являются различные антропогенные объекты – насыпи железных и автомобильных дорог, свалки бытовых отходов, сады, клумбы и т. д.; чем выше плотность таких объектов в окружающем ландшафте, тем выше риск инвазии на участок, где развивается сукцессия). Некоторые инвазивные виды способны задерживать сукцессионные смены, формируя длительно существующие сообщества.

Модель внешнего торможения предполагает, что окружающий ландшафт может являться источником постоянных или эпизодических нарушений растительного покрова на участке, где развивается сукцессия. Так, в окружающем ландшафте могут возникать пожары, находиться источники химического загрязнения, места содержания домашних животных и т. д. Соответствующее воздействие, например загрязнение, будет передаваться с воздушными потоками от источника и оказывать влияние на растительность данного участка.

Таким образом, ландшафтное окружение влияет на скорость сукцессии, так как от

него зависят: 1) условия миграции раннесукцессионных и позднесукцессионных видов на участок, где развивается сукцессия; 2) имеющийся пул видов окружающего ландшафта (содержит виды, которые потенциально могут формировать сообщества разных стадий сукцессии); 3) условия инвазий чужеродных видов; 4) микроклимат и режим увлажнения участка, на котором развивается сукцессия (например, если участок расположен в подчиненных местоположениях); 5) источники нарушений, которые тормозят сукцессию на тех или иных стадиях, периодически омолаживая сообщество (пожары, химическое загрязнение, выпас и т. д.).

Заключение. Из полученных результатов корреляционного анализа следует, что чем выше антропогенная фрагментация окружающего ландшафта, тем медленнее протекают восстановительные сукцессии растительности: задерживается появление деревьев и лесных видов, растет продолжительность господства терофитов и т. д. Метод множественной регрессии показал, что из факторов субстрата наибольшее значение для сукцессии растительности имеют азотное богатство и влажность, то есть при прочих равных условиях рост азотного богатства и влажности субстрата способствует ускорению сукцессионного процесса.

Использованные методы – непараметрический метод (коэффициент корреляции Спирмена) и метод множественной регрессии – однозначно показали, что характеристики окружающего ландшафта достоверно коррелируют с параметрами скорости восстановительной сукцессии. Выявленные закономерности требуют разработки моделей сукцессий, которые учитывают ландшафтные (горизонтальные) связи.

Исследования выполнены при финансовой поддержке БРФФИ в рамках научного проекта № Б14Р-205.

ЛИТЕРАТУРА

1. Wu, J. Ecological Dynamics in Fragmented Landscapes / J. Wu // Princeton Guide to Ecology. Princeton University Press, 2009. – P. 438–444.
2. Агроэкология / под ред. В. А. Черникова, А. И. Чеке-реса. – М. : Колос, 2000. – 536 с.
3. Steinhart, U. Hemeroby index for landscape monitoring and evaluation / U. Steinhart, F. Herzog, A. Lausch, E. Muller, S. Lehmann // Environmental Induces – System Analysis Approach. – Oxford : EOLSS Publ., 1999. – P. 237–254.
4. McGarigal, K., Cushman, S.A., Neel, M.C., Ene, E. FRAG-STATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps, project homepage [Electronic resource] / University of Massachusetts. – Amherst, 2002. – Mode of access :

- <<http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>. – Date of access : 12.09.2012.
5. *Ellenberg, H.* Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas / H. Ellenberg. – Göttingen : Goltze, 1974. – 97 S.
 6. *Гусев, А. П.* Сукцессии растительности и ландшафтная структура (на примере юго-востока Беларуси) / А. П. Гусев // Вестник ВГУ. – 2013. – № 4. – С. 21–25.
 7. *Гусев, А. П.* Пространственно-временные изменения землепользования и динамика растительности в ландшафтах юго-востока Беларуси / А. П. Гусев // Природные ресурсы. – 2014. – № 1. – С. 42–50.
 8. *Braun-Blanquet, J.* Pflanzensociologie / J. Braun-Blanquet. – Wien – New York: Springer-Verlag, 1964. – 865 s.
 9. *Гусев, А. П.* Особенности сукцессий растительности в ландшафтах, нарушенных деятельностью человека (на примере юго-востока Белоруссии) / А. П. Гусев // Сибирский экологический журнал. – 2012. – № 2. – С. 231–236.
 10. *Миркин, Б. М.* Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М. : Логос, 2002. – 264 с.

SUMMARY

This paper work present the results of landscape-ecological researches of the plant successions in natural and anthropogenic ecosystems of the southeast of Belarus are resulted. The purpose of the researches is to estimate the landscape-ecological the factors influencing the speed of course regenerative plant successions in landscapes disturbed by anthropogenic activity. The correlation analysis of the landscape metrics describing fragmentation and transformation, as well as the indicators of plant succession is made. The importance of the factors of the substratum and surrounding landscape is established on the basis of model of multiple regression. Fragmentation and transformation of the surrounding landscape causes infringement of a normal course of succession processes. Researches have revealed the laws which cause necessity of working out the models of succession which consider landscape (horizontal) communications.

Поступила в редакцию 11.11.2014 г.