

УДК 574.2+581.2

**ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ СУКЦЕССИЯ В ЛЕСНОМ ЛАНДШАФТЕ,  
ПОДВЕРГШЕМСЯ АНТРОПОГЕННУМУ НАРУШЕНИЮ  
(на примере Белорусского Полесья)**

**А.П. Гусев**

*Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины  
Республика Беларусь, 246699, Гомель, Советская, 104*

Поступила в редакцию 25.03.05 г.

**Восстановительная сукцессия в лесном ландшафте, подвергшемся антропогенному нарушению (на примере Белорусского Полесья).** – Гусев А.П. – Рассмотрены результаты изучения процесса посткатастрофической сукцессии в лесном ландшафте Белорусского Полесья. Прослеживаются изменения различных характеристик растительного покрова (видового состава, экологической структуры, спектра жизненных форм и т.д.) по временному градиенту сукцессии. Выделены и описаны стадии сукцессии, наблюдающейся в плакорных условиях.

*Ключевые слова:* растительное сообщество, флористический состав, экологическая структура, антропогенные нарушения, стадии сукцессии.

**Restoration succession in a forest landscape affected by anthropogenic impact (with Byelorussian Polesye as an example).** – Gusev A.P. – The paper studies the secondary succession process in forest ecosystems (with Byelorussian Polesye landscapes as an example). The succession stages are characterized. The dynamics of the vegetation cover (its specific structure, ecological structure, diversity etc.) is followed by the temporal secondary succession gradient. Characteristics of the vegetation cover to be used as indicators of succession stages are established.

*Key words:* plant community, floristic structure, ecological structure, anthropogenic disturbances, succession stages.

**ВВЕДЕНИЕ**

Природные системы, подвергшиеся антропогенному воздействию, способны самовосстанавливаться. Время их восстановления зависит от степени нарушенности. Продолжительность и успешность восстановительных процессов связана с тем, какие именно компоненты изменены. Компоненты экосистем имеют различную скорость восстановления: относительно быстро восстанавливаются лабильные (в том числе биота), медленнее – почва, еще медленнее – рельеф. Соответственно восстановление экосистемы будет протекать быстрее, если изменения коснулись лишь биоты, и медленнее при трансформации экотопа. Так, нарушения биоты при сохранившемся экотопе восстанавливаются за годы – десятилетия; нарушения экотопа – от первых десятков до нескольких тысяч лет (Исаков и др., 1980).

В ряде же случаев полного и даже частичного восстановления исходной экосистемы не происходит. Например, при коренном преобразовании эдафотопы, при активизации водной эрозии и других негативных геологических процессов, из-за уничтожения на обширной территории растительности, способной быть источником диаспор растений, и т.д. (Работнов, 1983).

Восстановительная сукцессия, возникающая после прекращения действия тех или иных антропогенных факторов, относится к посткатастрофическим (постдизруптивным) сукцессиям, под которыми понимают любые смены, начинающиеся на участках, лишенных климаксовых растительных сообществ (Василевич, 1983). В ходе такой сукцессии смены растительности идут в направлении от неустойчивых сообществ к устойчивым, находящимся в равновесии со средой. Неустойчивые сообщества сменяются до тех пор, пока не появится сообщество, способное существовать длительное время (Василевич, 1983).

Сукцессии растительности часто рассматриваются в качестве индикаторов тех или иных процессов (Миркин, 1985). Так, например, посткатастрофические сукцессии могут нести ценную информацию о процессе, вызвавшем нарушение, а также о способности нарушенных экосистем и ландшафтов к самовосстановлению.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории Белорусского Полесья, для которого типичны низинные аллювиальные террасированные (42.5% территории), вторичные водно-ледниковые, озерно-болотные, пойменные ландшафты. Климат – умеренноконтинентальный. Среднегодовая температура воздуха – +6.2°C. Годовая сумма осадков – 610 мм. Коэффициент увлажнения составляет 1.1 – 1.2. Растительный покров в значительной степени нарушен человеком. Лесные земли занимают около 40% территории и представлены в основном производными сосновыми (55% всех лесов) и мелколиственными лесами. Сохранившиеся коренные широколиственные леса занимают небольшую площадь (до 5%).

В ходе исследований изучался сукцессионный процесс, развивающийся в плакорных условиях типичного ландшафта Полесья (надпойменные террасы, сложенные древнеаллювиальными песками) на месте климаксовой дубравы кисличной на дерново-слабоподзолистых песчаных почвах, практически полностью уничтоженной в ходе оборудования строительных площадок и подъездных путей. Литогенная основа представлена песками, подстилаемыми с глубины 1.5 – 2 м супесями. Уровень грунтовых вод залегает на глубине 1.5 – 2 м.

Исследования выполнялись в пределах разновозрастных участков (однородных по увлажнению и литологии), представляющих ряд от пустошей до лесных насаждений более чем 100-летнего возраста. Полевые работы включали: геоботаническую съемку травянистой растительности; учет естественного возобновления древесных и кустарниковых видов (на пробных площадках 10×10 м); изучение древесного яруса (на пробных площадях 20×20 м), изучение почвенного профиля и литогенной основы по общеизвестным методикам.

Описания группировались по возрасту, что дает возможность создать модель временных изменений в изучаемых экосистемах. Построенный ряд является хроноклином: возраст первых стадий определялся непосредственными наблюдениями, возраст лесных стадий – по хроноиндикаторам, роль которых играют деревья (Миркин, 1974).

Каждая стадия сукцессии (и соответствующее ей сообщество) характеризуется специфическим видовым составом, спектром жизненных форм и особенностями ярусности. Эти три показателя являлись основными при выделении стадий. До-

## ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ СУКЦЕССИЯ В ЛЕСНОМ ЛАНДШАФТЕ

полнительно использовались такие показатели, как средняя высота, средний диаметр, численность, сомкнутость и видовое разнообразие древостоя, средняя высота, численность, сомкнутость и видовое разнообразие подлесочного яруса, общее проективное покрытие и высота травяного яруса.

В ходе исследований решались следующие задачи: выявлялись основные закономерности посткатастрофической сукцессии в плакорных условиях ландшафта Белорусского Полесья, реконструировалась типичная для данных условий сукцессионная серия, изучался механизм сукцессии.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На основе видового состава, спектра жизненных форм и ярусности сообществ достаточно четко выделяются стадии развивающейся сукцессии: 1) пионерная стадия – группировка однолетников; 2) «бурьянная» стадия – сообщество рудеральных многолетников; 3) «луговая» стадия – сообщество многолетних злаков; 4) «кустарниковая» стадия – березово-осиново-ивовые заросли; 5) стадия мелколиственного леса – березняк орляково-кисличный; 6) климакс – дубрава грабово-кисличная. Основные характеристики указанных стадий сукцессии приведены в табл. 1. По градиенту сукцессии можно проследить изменения ценофлоры, видовой и экологической структуры растительности, спектра жизненных форм, видового разнообразия и т.д. (табл. 2, 3).

**Таблица 1**

Основные характеристики стадий сукцессии

Показатель	Стадия					
	1 (20)*	2 (23)	3 (14)	4 (10)	5 (10)	6 (25)
<b>Травяной ярус</b>						
Общее покрытие, %	55.8	88.7	93.0	47.5	46.7	25.0
Число видов	42	66	50	15	24	24
Видовое богатство, число видов на 100 м <sup>2</sup>	11.8	15.7	12.6	6.9	12.5	12.2
<b>Ярус подлеска</b>						
Сомкнутость, %	до 1	до 10	30	90	50	50
Плотность, шт./га	80	830	5160	167600	9500	20480
Число видов	2	5	7	8	11	13
<b>Древесный ярус</b>						
Сомкнутость, %	0	0	0	10	70	90
Число видов	0	0	0	2	7	11
<b>Общие показатели</b>						
Мощность подстилки, см	0	0	1.0	2.8	3.0	3.5
Число ярусов	1	1	2	3	5	5
Общее число видов	44	71	57	23	35	37
Видовое богатство, видов на 100 м <sup>2</sup>	11.9	16.9	15.6	13.0	16.0	18.1

\* В скобках указано число пробных площадок.

В первый год на месте уничтоженной лесной экосистемы развивается растительность пионерной стадии, представленная, главным образом, терофитами. В покрове доминируют *Chenopodium album* L. (проективное покрытие – до 30%), *Polygonum scabrum* Moench. (5 – 35%), *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. (5 – 50%),

*Crepis tectorum* L. (до 5%), *Erigeron canadensis* L. (до 5%). Постоянство этих видов в описаниях – 60 – 100%. Встречаются также *Polygonum convolvulus* L., *Sisymbrium officinale* (L.) Scop., *Setaria glauca* (L.) P. B., *Erysimum cheiranthoides* L., *Atriplex patula* L. Всего в описаниях первой стадии отмечено 44 вида, из которых 67.8% относятся к терофитам (см. табл. 2). По способу распространения семян анемохоры составляют 18.2%, автохоры – 75.0%, зоохоры – 6.9%. Это указывает на то, что только 25% видов заносится на субстрат с относительно удаленных участков, остальные же прорастают из имеющегося банка семян (т.е. источник первых поселенцев – в основном банк семян в почвогрунтах).

Таблица 2

Спектр жизненных форм в ходе посткатастрофической сукцессии, %

Жизненная форма	Стадия					
	1	2	3	4	5	6
Терофиты	67.8	13.3	4.9	0	0	0
Гемитерофиты	3.9	12.7	3.4	0	0	0
Геофиты	14.6	14.7	17.2	3.5	14.8	12.5
Гемикриптофиты	12.4	51.9	52.7	32.8	40.7	34.0
Хамефиты	0	0.3	2.0	5.8	11.1	2.0
Фанерофиты	1.3	7.1	19.8	57.9	33.4	51.5

На второй год терофиты снижают свое участие в покрове, в котором начинают преобладать гемикриптофиты (*Artemisia vulgaris* L., *Artemisia absinthium* L.), геофиты (*Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Cirsium arvense* (L.) Scop.) и гемитерофиты (*Oenothera biennis* L.). На 3 – 4-й годы терофиты практически полностью исчезают, появляются многолетние злаки. Вторая стадия сукцессии длится до 5 лет и характеризуется доминированием полыней с участием *Tanacetum vulgare* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, а местами – *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Urtica dioica* L. и т.д. Формируется достаточно сомкнутый травостой, имеющий высоту до 1.5 м. Естественное возобновление на этой стадии протекает крайне неравномерно, но в целом его численность возрастает до 500 – 1000 шт./га (см. табл. 1).

Таблица 3

Экологическая структура растительности в ходе посткатастрофической сукцессии, %

Экологическая группа	Стадии сукцессии					
	1	2	3	4	5	6
Светолюбивые	90.0	87.3	82.5	31.3	13.5	10.2
Теньвыносливые	9.1	12.1	17.5	62.4	75.7	77.6
Тенелюбивые	0	0	0	6.3	10.8	12.2
Ксерофиты	0	0	1.3	3.1	0	2.0
Мезоксерофиты	9.1	4.2	5.0	6.3	5.4	0
Ксеромезофиты	11.4	18.3	16.3	12.5	13.5	6.1
Мезофиты	75.0	74.7	72.4	71.8	73.0	83.7
Гигромезофиты	4.5	2.8	5.0	6.3	8.1	8.2
Олиготрофы	9.1	8.5	11.3	21.9	18.9	8.2
Мезотрофы	52.3	64.7	68.7	59.3	51.4	59.2
Мегатрофы	38.6	26.8	20.0	18.8	29.7	32.6

## ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ СУКЦЕССИЯ В ЛЕСНОМ ЛАНДШАФТЕ

Третья стадия (наступает на 5 – 6 год, иногда позже, после начала сукцессии) характеризуется доминированием многолетних злаков (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Dactylis glomerata* L., *Phleum pratense* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Poa pratensis* L.), доля которых в общем проективном покрытии составляет уже 50 – 80%. Характерными видами для этой стадии, кроме перечисленных злаков, также являются *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. и *Achillea millefolium* L. Могут появляться также в небольшом количестве лесные виды – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Convallaria majalis* L., *Fragaria vesca* L. Травяной ярус, как правило, имеет общее покрытие 90 – 100%. Естественное возобновление (представлено преимущественно *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth., *Salix* sp.) протекает достаточно интенсивно: численность его достигает 6 – 7 тысяч шт./га, а высота – 2 м и более.

Четвертая стадия сукцессии (наступает на 8 – 12 год с момента начала сукцессии) характеризуется сформированным древесно-кустарниковым ярусом, проективное покрытие которого составляет 50 – 80%. Высокая сомкнутость древесно-кустарникового яруса обуславливает значительное снижение освещенности поверхности почв и соответственно исчезновение светолюбивых злаков, которые вытесняются теневыносливыми лесными видами. Общее проективное покрытие травяного яруса снижается до 40 – 60%. В нем преобладают *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Vaccinium myrtillis* L., *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt. Встречаются также зеленые мхи, *Trientalis europaea* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Fragaria vesca* L., *Melampyrum nemorosum* L. Увеличение количества ежегодно опадающей листвы постепенно ведет к накоплению лесной подстилки (см. табл. 1).

Пятая стадия представлена мелколистным березово-осиновым лесом, который формируется через 20 – 30 лет с момента начала сукцессии. Сомкнутость древостоя может достигать 0.8 – 0.9. В подросте преобладают дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.), липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.). Подлесок формируют лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.). Наиболее характерные виды (постоянство более 60%): *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt., *Vaccinium myrtillis* L., *Oxalis acetosella* L., *Convallaria majalis* L., *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt, *Polygonatum officinale* All.

Завершающая сукцессию стадия представлена дубравой кисличной, которая характеризуется сложной вертикальной структурой из двух древесных ярусов. Первый формируется из дуба черешчатого с примесью березы, осины, клена, второй – из граба, клена, липы (сомкнутость – 0.7 – 0.9). Такое развитие древостоя ведет к угнетению подлеска и травяного яруса. Подрост достигает максимальных значений в местах снижения сомкнутости древостоя. Его численность составляет от 5 до 30 тысяч шт./га. Численность подлеска, как правило, не превышает 5 тысяч шт./га (преобладают лещина – 45% и бересклет бородавчатый – 25%). Травяной ярус слабо развит, его покрытие – не более 30%. Предполагается, что климаксовая дубрава формируется не менее чем через 100 – 120 лет после начала сукцессии.

По градиенту сукцессии наблюдается закономерное изменение видового состава растительности. Максимум постоянства (и обилия) каждого вида соответствует, как правило, какой-либо одной стадии. Исключение составляют лишь неко-

торые виды, которые встречаются на нескольких стадиях – *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth., *Vaccinium myrtillis* L. и т.д. Изменения видового состава обуславливают смену синтаксонов растительности классификационной системы Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Так, например, синтаксономический диагноз описаний, представляющих стадии сукцессии, показывает, что наблюдается закономерная смена классов растительности. Описания 1-й стадии сукцессии относятся к классу *Chenopodietea albi* Br.-Bl. in Br.-Bl., Rouss. et Negre 1952 em Lohm., J. et R. Tx. ex Mat. 1962; в описаниях 2-й стадии наибольшую представленность имеют диагностические виды класса *Artemisietea vulgaris* Lohm., Prsg. et Tx. in Tx. 1950 em Kopecky in Hejny et al. 1979 (в меньшей степени – класса *Agropyreteea repentis* Oberd., Th. Muller et Gors in Oberd. et al. 1967). В описаниях 3-й стадии высокую представленность имеют диагностические виды двух классов – *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em 1970 и *Epilobietea angustifolii* Tx. et Prag. in Tx. 1950. Описания последних стадий характеризуются значительной представленностью диагностических видов лесных классов – *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 em Klika 1939 и *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. 1939.

Следует отметить, что на лесных стадиях наблюдается стабилизация видового состава и спектра жизненных форм. Дубрава кисличная и березняк кислично-орляковый имеют близкий видовой состав (коэффициент сходства Серенсена составил для травяного яруса 0.86, для подроста и подлеска – 0.69, для древесных ярусов – 0.67, для всей растительности – 0.76). Наиболее существенные изменения в видовом составе и спектре жизненных форм имеют место на начальных стадиях (см. табл. 2).

Изучение экологической структуры растительности позволяет выявить закономерности изменения факторов абиотической среды (света, влажности и трофности почв) в ходе сукцессии (Гусев, 2001). Экологический спектр по отношению к влажности (см. табл. 3) показывает, что влажность экотопа в ходе серии изменяется слабо: небольшое увеличение доли гигромезофитов (в 1.8 раза) и уменьшение доли ксерофитных групп (в 2.5 раза). Трофность экотопа изменяется более сложным образом: уменьшается с 1-й по 4-ю стадии, а затем начинает увеличиваться с 4-й по 6-ю стадии (вероятно, за счет развивающегося процесса почвообразования); в то же время в течение всей серии доминируют мезотрофные виды, доля которых составляет 50 – 70% от всех видов.

Наиболее существенные по сравнению с другими факторами среды изменения претерпевает освещенность, которая падает с каждой стадией, достигая минимума в климаксе (в ходе сукцессии доля светолюбивых видов уменьшается в 9 раз, доля теневыносливых и тенелюбивых видов увеличивается в 10 раз). Видно, что резкая ломка экологической структуры наблюдается на 4-й стадии, когда доминирование древесно-кустарниковой растительности приводит к значительному ухудшению условий обитания и все последующие поселенцы должны быть приспособлены к недостатку света. Начиная с этого периода механизм сукцессии может описываться моделью толерантности (Connell, Slatyer, 1977). В течение первых трёх стадий условия экотопа существенно не меняются, сукцессионный процесс идет за счет смены видов, различающихся своими жизненными циклами (стратегиями), т.е. может быть описан моделью Боткина (Botkin, 1981). На это указывает интенсивная смена доминирующих жизненных форм, наблюдающаяся до 4-й стадии (см. табл. 2).

## ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ СУКЦЕССИЯ В ЛЕСНОМ ЛАНДШАФТЕ

Таким образом, мы наблюдаем смену механизма сукцессии, для полного описания которой следует применять две модели: модель Боткина (1 – 3-я стадии) и модель толерантности (4 – 6-я стадии).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассматривая изменения растительного покрова в ходе сукцессии, следует выделить следующие закономерности: 1) постепенное увеличение общей мощности покрова (от первых десятков сантиметров до 20 – 30 м) и сложности его вертикальной структуры (с одного до пяти ярусов); 2) последовательную смену «господствующего» яруса: травяной (1 – 3-я стадии), кустарниковый (4-я стадия), древесный (5 – 6-я стадии); 3) закономерное изменение спектра жизненных форм – от доминирования терофитов до господства фанерофитов; 4) рост видового разнообразия древесно-кустарниковой растительности (с двух видов до семнадцати); 5) рост мощности подстилки – от полного ее отсутствия на пионерных стадиях до 3 – 3.5 см на лесных стадиях; 6) смену механизма сукцессии, для полного описания которой следует применять две существенно различающиеся модели – модель Боткина (1 – 3-я стадии) и модель толерантности (4 – 6-я стадии).

Описываемая выше схема сукцессионного процесса, происходящего в лесных ландшафтах Полесья, – лишь одна из возможных в данных условиях: она может протекать при слабом уровне антропогенного воздействия или при его отсутствии. Естественный ход лесной сукцессии нарушается воздействием антропогенных факторов, что, в свою очередь, отражается на скорости и направленности протекания восстановительных процессов. Так, например, в случае появления угнетающего воздействия антропогенных факторов сукцессия может задерживаться на неопределенно долгое время или идти в обратном направлении.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 248 с.
- Гусев А.П.* Лесные экосистемы в условиях антропогенного воздействия (ландшафтно-экологические исследования). Гомель: Изд-во Гомельск. гос. ун-та, 2001. 64 с.
- Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Панфилов Д.В.* Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем. М.: Наука, 1980. 226 с.
- Миркин Б.М.* Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 174 с.
- Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Braun-Blanquet J.* Pflanzensociologie. Wien; N. Y.: Springer-Verlag, 1964. 865 s.
- Botkin D.B.* Causality and succession // Forest succession: Concepts and application. N. Y.: Springer-Verlag, 1981. P. 36 – 55.
- Connel J.H., Slatyer R.O.* Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. Vol. 111, №982. P. 1119 – 1144.