

# Сукцессионные системы растительности ландшафтов плейстоцена: палеоэкосистемные реконструкции

А.П. Гусев

Учреждение образования «Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины»

*На примере интергляциалов плейстоцена рассматривается ландшафтно-экологическая модель сукцессионной системы растительности как основы палеоэкосистемных реконструкций в экостратиграфии. Приводятся результаты палеоэкосистемного анализа александрийского (лихвинского) и муравинского (микулинского) межледниковий на территории Беларуси (на основе палинологических и палеокарполологических данных). Оценена продолжительность формирования сукцессионной системы, существования климаксовых экосистем, клисерий, связанных с воздействием оледенения. Статистическими методами изучены корреляционные связи между ключевыми видами. Установлены общие и индивидуальные черты сукцессионных систем растительности ландшафтов межледниковий.*

**Ключевые слова:** сукцессионная система растительности, плейстоцен, палеоэкосистемные реконструкции, ключевые виды, корреляционные связи.

## Succession systems of vegetation of Pleistocene landscapes: reconstruction of paleoecosystem

A.P. Gusev

Educational establishment «Francisk Skorina Gomel State University»

*On the example of Pleistocene interglacials the landscape-ecological model of succession system of vegetation as basis for the reconstruction of paleoecosystems in ecostratigraphy is considered. Results of the paleoecosystem analysis of Alexandria (Likhvin) and Muravinski (Mikulinski) interglacials on the territory of Belarus (on the basis of palynological and paleocarpological data) are presented. Duration of the formation of a succession system, existence of climax ecosystem and clyserries connected with the impact of glaciations are evaluated. Statistical methods investigate correlation connections between key species. The general and individual features of succession systems of vegetation of interglacial landscapes are established.*

**Key words:** succession system of vegetation, Pleistocene, paleoecosystem reconstructions, key species, correlation links.

Экостратиграфия и лежащий в ее основе палеоэкосистемный анализ призваны решать целый ряд актуальных для современной науки задач: уточнение границ стратиграфических подразделений на основе выявления экосистемных перестроек; детализация стратиграфических шкал (наибольшее значение имеют экостратиграфические исследования континентальных отложений); обоснование экологических прогнозов регионального и глобального уровней [1–2]. Анализ экосистем в геологическом прошлом позволяет получать сведения о возможных реакциях современных экосистем на воздействия различного рода без постановки экспериментов над реальными экосистемами или длительного мониторинга. В то же время применение экостратиграфического метода ограничивается отсутствием адекватных моделей для палеоэкосистемных реконструкций. В качестве таковой можно рассматривать ландшафтно-экологическую модель сукцессионной системы растительности [3].

Понятие сукцессионной системы (СС) сформировалось на стыке биологии и наук о Земле,

оно представляет собой результат синтеза и переосмысления ряда теорий, развивавшихся в рамках геоботаники, экологии, ландшафтоведения, палеоэкологии [4–5]. С позиций ландшафтно-экологического подхода, СС является неотъемлемой частью ландшафта, его инвариантной составляющей, отражает долговременное состояние территории, а смена СС (клисерия) диагностирует эволюционные изменения ландшафтов. Пул видов сукцессионной системы – виды, жизнедеятельность которых формирует сообщества сукцессионной системы – от пионерных до климаксовых. «Ядро» пула видов сукцессионной системы в лесных ландшафтах формируют деревья (дендрофлора). Помимо того, что деревья являются ключевыми видами (т.е. средообразующими), они также наиболее информативные индикаторы. Предполагается, что блок деревьев коррелятивно связан с другими видами биоты, которые слабо поддаются непосредственному учету.

Длительность существования определенной СС зависит от стабильности климата. Неста-

бильному климату плейстоцена соответствуют «короткоживущие» СС, существующие только в эпохи межледниковий. Стабильному климату соответствуют «долгоживущие» сукцессионные системы (десятки-сотни тысяч лет и более). К ним следует отнести неогеновые и неморские палеогеновые СС на территории Беларуси. Величина ареалов СС зависит от пространственной неоднородности климата. Резкая пространственная дифференциация климата в плейстоцене обуславливает относительно малые ареалы сукцессионных систем, большее их разнообразие.

Палеоландшафт рассматривается как мозаика палеоэкосистем, характеризующаяся определенной пространственно-временной структурой. Сукцессионная система ландшафта – все входящие в него сообщества (серийные и климаксовые), ординированные во времени и пространстве. Осадочный слой, сформированный в данном ландшафте, содержит следы сообществ его сукцессионной системы.

Изучение СС ландшафтов интергляциалов плейстоцена важно для: 1) прогнозов изменения климата и их экологических последствий; 2) выяснения особенностей макросукцессионных процессов, фиксирующих сдвиги экологического равновесия в региональных геосистемах; 3) уточнения представлений о климаксовых экосистемах.

Целью представляемой работы является оценка параметров сукцессионных систем растительности, существовавших на территории Беларуси в александрийское (лихвинское) и муравинское (микулинское) межледниковья.

**Материал и методы.** Палеоэкосистемные реконструкции предусматривали сопряженный анализ данных палинологических и палеокарпологических исследований, с учетом палеонтологических, литологических, палеогеоморфологических данных. Спорово-пыльцевые спектры (СПС) и спорово-пыльцевые комплексы (СПК) отражают состав растительности ландшафта в радиусе от первых километров до первых десятков километров ( $n \cdot 10^0 - 10^1$  км) от точки опробования. Палеокарпологические данные характеризуют растительность, как правило, в непосредственной близости места захоронения остатков.

Для характеристики видов, составляющих «ядро» сукцессионной системы, использовались следующие показатели: максимальная доля пыльцы вида в СПС (в данном интервале), в %; ПД – постоянство доминирования – число разрезов (с данным интервалом), в которых доля пыльцы вида в СПС более 5% к общему числу

изученных разрезов, в %; П – постоянство – число разрезов (с данным интервалом), в которых встречается вид к общему числу разрезов, в % (причем основным показателем следует считать П, как меньше всего подверженный случайности). В геоботанике принято выделять классы постоянства: I – до 20%; II – 20–40%; III – 40–60%; IV – 60–80%; V – более 80%.

В задачи исследований входило определение временных параметров сукцессионных систем: продолжительности перехода от раннесукцессионных лесов к поздне-сукцессионным (климаксовым) – время с момента появления поздне-сукцессионных ключевых видов (ПСВ) до момента их доминирования; продолжительности существования климаксовых экосистем; продолжительности клисерии – смены сукцессионной системы другой сукцессионной системой; продолжительности существования сукцессионной системы (время, в течение которого в СПК представлено большинство ключевых видов); изучение сопряженности между ключевыми видами. Ареал СС рассматривался как территория, в пределах которой наблюдается схожий состав ключевых видов.

В работе использован анализ результатов палинологических и палеокарпологических исследований александрийского (лихвинского) и муравинского (микулинского) межледниковий, опубликованных в научной литературе [6–11 и др.].

**Результаты и их обсуждение.** Данные палинологических и палеокарпологических исследований зависят от площадного соотношения и взаимного расположения сообществ различного сукцессионного статуса в окружающей точку опробования ландшафте. Соответственно сукцессионные смены, проявляющиеся в окружающих геосистемах, будут фиксироваться в СПС. К таким сукцессиям следует отнести: 1) серии, направленные на достижение климакса (от момента появления на данной территории ПСВ до предклимаксовых стадий); 2) демулационные серии в климаксовых экосистемах (включая так называемые микросукцессии); 3) аллогенные сукцессии, вызванные изменением внешних условий (макроклимата) и ведущие к смене климакса (клисерии).

Климаксовыми экосистемами следует считать экосистемы с доминированием поздне-сукцессионных ключевых видов. По мере становления сукцессионной системы площади таких экосистем в ландшафте возрастают. В то же время даже зрелая сукцессионная система будет включать субклимаксовые (квазиклимаксовые) экосистемы, занимающие экстремальные эко-

топы. Продолжительность существования сукцессионной системы можно косвенно определить по устойчивому присутствию на территории набора поздне-сукцессионных ключевых видов. Значительное участие этих видов в СПС указывает на широкое распространение климаксовых экосистем.

Александрийская сукцессионная система растительности на территории Беларуси имеет следующие особенности. На основе анализа палинологических данных установлено, что «ядро» александрийской сукцессионной системы составляют (П = 80–100%): ель (*Picea abies* (L.) Karst.), пихта (*Abies alba* Mill.), сосна (*Pinus sylvestris* L.), береза (*Betula alba* L.), ольха (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Alnus incana* (L.) Moench), граб (*Carpinus betulus* L.), дуб (*Quercus robur* L.), вяз (*Ulmus minor* Mill., *Ulmus laevis* Pall.), липа (*Tilia tomentosa* Moench, *Tilia platyphyllos* Scop., *Tilia cordata* Mill.). В небольшом количестве (до 5% в СПС) встречаются *Taxus baccata* L., *Picea sect. Omorica*, *Larix* sp. (П=20–50%), *Acer* sp., *Fraxinus* sp., *Tsuga* sp., *Fagus* sp., *Buxus* sp., *Carya* sp., *Ilex* sp. и другие (ПВ<20%).

Схожие результаты показывает анализ палеокарпологических исследований (табл.). Достаточно четко прослеживается пространственная смена сукцессионных систем с запада (Беларусь) на восток (Смоленская область).

Александрийские экосистемы характеризуются полидоминантностью и значительным участием хвойных деревьев. Представлены: пихтово-елово-дубово-грабовыми лесами (моренные равнины); пихтово-елово-грабово-дубово-сосновыми лесами (водно-ледниковые и озерно-аллювиальные равнины); ольховыми, ольхово-еловыми, ольхово-вязовыми лесами (низины, поймы); ольховыми, сосновыми, березовыми лесами на болотах. Сравнительный анализ показывает, что по составу экосистемы александрийского межледниковья, а также, вероятно, по структуре, особенностям функционирования и динамики, наиболее близки к современным экосистемам дальневосточных и северо-американских суббореальных гумидных ландшафтов, формирующихся в условиях субокеанического климата.

Таблица

**Сравнительная характеристика постоянства ключевых видов муравинских и александрийских палеоэкосистем (палеокарпологические данные)**

Ключевые виды	Муравинские (микулинские)		Александрийские (лихвинские)	
	1 (n=25)*	2 (n=12)	1 (n=8)	2 (n=9)
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	IV	III	V	V
<i>Pinus sylvestris</i> L.	V	IV	V	V
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	IV	IV	III	III
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	I	I	–	II
<i>Betula alba</i> L.	V	V	V	V
<i>Betula humilis</i> Schranr	–	III	III	III
<i>Quercus robur</i> L.	I	I	II	I
<i>Carpinus betulus</i> L.	IV	III	I	–
<i>Acer platanoides</i> L.	II	–	II	–
<i>Acer campestre</i> L.	III	I	II	–
<i>Acer tataricum</i> L.	II	I	–	–
<i>Tilia tomentosa</i> Moench	IV	II	I	–
<i>T. platyphyllos</i> Scop.	II	II	I	–
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	II	I	I	I
<i>Taxus baccata</i> L.	–	–	II	II
<i>Abies alba</i> Mill.	–	–	IV	II
<i>Picea sect. Omorica</i>	–	–	I	II
<i>Larix cf. deciduas</i> Mill.	–	–	V	IV

Примечание. 1 – территория Беларуси; 2 – Смоленская область; \* – число точек опробования (по данным [9–11]). Указаны только виды, имеющие постоянство II–V классов.

Предпринята попытка оценить временные параметры александрийской сукцессионной системы на основе анализа палинологических исследований и мощностей осадков по наиболее репрезентативным разрезам александрийского межледникового (Малая Александрия, Новые Беличи, Старые Стайки, Лаперовичи, Ишкольд, Саковичи). Установлено, что продолжительность существования суббореальной (бореально-суббореальной) сукцессионной системы составляет до 20 тысяч лет, в среднем – 8,4 тысячи лет (при средней скорости накопления осадков 1 мм/год). Продолжительность существования климаксовых и субклимаксовых хвойно-широколиственных лесов составляет 1–20 тысяч лет. Изменение климата, вызванное припятским оледенением, вызывало клисерию, продолжительность которой (т.е. переходного периода от бореально-суббореальной сукцессионной системы к бореальной) оценивается в 0,5–1,0 тысячу лет (в среднем 0,8 тысячи лет).

На основе палинологических данных «ядро» муравинской сукцессионной системы составляет (П=80–100%): сосна (*Pinus sylvestris* L.), береза (*Betula alba* L. – *Betula pendula* Roth., *Betula pubescens* Ehrh.), ольха (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Alnus incana* (L.) Moench), дуб (*Quercus robur* L.), граб (*Carpinus betulus* L.), вяз (*Ulmus minor* Mill., *U. laevis* Pall.), липа (*Tilia tomentosa* Moench, *Tilia platyphyllos* Scop., *Tilia cordata* Mill.), ель (*Picea abies* (L.) Karst.). В небольшом количестве (до 5% в СПС) встречаются *Acer* sp., *Fraxinus* sp., *Fagus* sp. и другие. Палеокарпологические исследования указывают на схожий состав ключевых видов (табл.).

Климаксовые экосистемы муравинского межледникового представляют собой «теневые» леса (липово-грабовые, липово-кленово-грабовые, елово-грабовые и т.д.). Присутствие светолюбивых видов (сосны, березы, ольхи) в периоды преобладания «теневых» лесов может объясняться наличием субклимаксовых экосистем – сосновых лесов на сухих мощных песках или верховых болотах; ольховых лесов – на низинных болотах и т.д.

Продолжительность существования суббореальной сукцессионной системы (от момента появления большинства ее ПСВ на территории до момента их исчезновения из СПК) составляет 3,5–18 тысяч лет, в среднем – 8,1 тысячи лет ( $10^3$ – $10^4$ ). Продолжительность существования климаксовых (широколиственных) экосистем составляет 1500–9000 лет, в среднем – 4,3 тысячи лет ( $10^3$ ), причем максимальная продолжительность отмечается в разрезах юга Беларуси

(Боровики, Светлогорск). Продолжительность смены раннесукцессионных лесов (сосновых и березовых) климаксовыми широколиственными лесами составляет около 1000 ( $10^2$ – $10^3$ ) лет (с момента появления на территории первых широколиственных видов). В большинстве разрезов четко выражена клисерия – смена экосистем широколиственных лесов суббореального ландшафта бореальными и перигляциальными экосистемами, т.е. другой сукцессионной системой; продолжительность перехода от суббореальной сукцессионной системы к бореальной системе составляет 500–3000 ( $10^2$ – $10^3$ ) лет.

Для изучения пространственно-временной структуры сукцессионных систем плейстоцена (на уровне ключевых видов – деревьев) был выполнен статистический анализ (корреляционный, кластерный, факторный) опубликованных палинологических данных. Для изучения особенностей динамики ключевых видов муравинской СС использовано 14 разрезов (Жары, Борхов, Светлогорск, Боровики, Зельва и другие); александрийской СС – 8 разрезов (Новые Беличи, Старые Стайки, Руба, Лаперовичи, Ишкольд, Малая Александрия, Саковичи). Каждый разрез разбивался на интервалы 0,5 м. Для каждого интервала определялись состав ключевых видов (СПК) и средние значения их участия в СПС. Можно предположить, что эти характеристики отражают состояние сукцессионной системы в течение времени накопления 0,5 м осадков (т.е. во временном масштабе  $10^2$  лет), а изменение интервальных СПК и СПС – смену состояний сукцессионной системы.

Сукцессионная система обладает достаточно высокой инерционностью – смена ее состояний не может происходить быстрее смены поколений ключевых видов, продолжительность которой зависит от долголетия последних. Продолжительность смены поколений составляет от 100 (относительно короткоживущие береза, ольха, граб) до 400–500 и более (долгоживущие – дуб, сосна), т.е. также  $10^2$  лет. Колебания СПС в пределах одного интервала обусловлены случайными факторами, связанными с захоронением пыльцы, локальными событиями (пожары и т.д.), отбором проб и т.д.

При изучении александрийской СС корреляционный анализ показал, что ель отрицательно коррелирует с сосной; положительно – с ольхой, дубом, липой, грабом, пихтой. Сосна положительно коррелирует с березой и лиственницей, отрицательно – с елью, ольхой, дубом. Ольха отрицательно связана с сосной; положительно – с елью, дубом, вязом, липой, грабом,

пихтой и т.д. Факторный анализ ключевых видов александрийской СС позволил выделить 3 фактора (в сумме описывают 56% общей дисперсии). Фактор 1 (24,6% общей дисперсии) положительно влияет на сосну, березу, лиственницу; отрицательно – на ель, ольху, дуб, вяз, липу, граб, пихту. Фактор 2 (18,1% общей дисперсии) положительно влияет на сосну, тсугу, липу, лиственницу; отрицательно – на березу, дуб, граб. Фактор 3 (13,1% общей дисперсии) положительно влияет на березу, ольху, дуб, вяз, липу; отрицательно – на граб, пихту, ель, сосну. Предполагается, что фактор 1 – климатический комплексный градиент от относительно сухого и холодного климата до влажного и теплого климата.

Корреляционный анализ муравинской СС показал, что ель имеет достоверную положительную связь с пихтой и сосной; отрицательную – с дубом, вязом, липой, ясенем, грабом. Сосна положительно коррелирует с елью, березой и пихтой; отрицательно – с ольхой, дубом, вязом, липой, ясенем, кленом и грабом. Ольха отрицательно связана с сосной, березой и пихтой; положительно – с дубом, вязом, липой, ясенем, кленом и грабом. Дуб положительно коррелирует с ольхой, вязом, липой, ясенем, кленом и т.д. Факторный анализ ключевых видов муравинской СС позволил выделить 3 фактора, контролирующих их пространственно-временное поведение (в сумме эти факторы описывают 56,5% общей дисперсии). Фактор 1 (вклад в общую дисперсию – 28,9%) положительно влияет на ель, сосну, пихту, березу и отрицательно на все остальные виды. В первую группу попали бореальные виды, во вторую – виды широколиственных лесов. Фактор 1 интерпретируется как климатический (градиент «холодно–тепло» или «север–юг»; при этом похолодание сопровождается увеличением континентальности климата). Фактор 2 (вклад в общую дисперсию – 16,2%) положительно влияет на сосну, березу, дуб, вяз; отрицательно – на ель, ольху, липу, граб, клен. В первую группу – светолюбивые раннесукцессионные (сосна, береза) и среднесукцессионные (дуб, вяз, ясень) виды; во вторую группу попали теневыносливые поздне-сукцессионные виды, формирующие климаксовые леса. Фактор 2 может интерпретироваться как сукцессионный (градиент от пионерных до климаксовых экосистем). Фактор 3 (11,4% общей дисперсии) положительно влияет на березу и липу; отрицательно на дуб, ель, ясень, клен, пихту; слабо влияет на вяз, ольху, граб, сосну. Интерпретации на основе пред-

ставлений о современной экологии рассматриваемых таксонов не поддается.

Сравнение корреляционных связей между ключевыми видами в муравинской и александрийской СС показывает некоторые отличия. Так, изменился знак корреляции в парах сосна–ель, дуб–ель, липа–ель, граб–ель, ольха–пихта, дуб–пихта. Сохранилась достоверная положительная связь в парах ольха–дуб, ольха–вяз, ольха–липа, ольха–граб, дуб–вяз, липа–вяз, граб–липа. Достоверная отрицательная связь сохранилась также в парах сосна–ольха, сосна–дуб, береза–граб. Очевидно, что изменения касаются взаимоотношений ели и пихты с широколиственными видами.

Таким образом, в ходе исследований установлено: 1) имеют место отличия в пространственно-временном поведении ключевых видов муравинской и александрийской сукцессионных систем; причем изменения касаются поведения ели и пихты, а поведение видов широколиственных лесов (дуб, вяз, липа, граб, ольха) не изменяется; 2) изменяются корреляционные взаимоотношения ели и пихты с сосной, березой и видами широколиственных лесов. Это может объясняться: а) различным видовым составом муравинской и александрийской СС (для последней характерно присутствие тсуги, лиственницы и других экзотических видов); б) различными климатическими условиями муравинского и александрийского интергляциалов.

**Заключение.** Анализ палинологических, палеокарпологических и других исследований ландшафтов александрийского (лихвинского) и муравинского (микулинского) времени позволяет предположить следующее: 1. Каждому межледниковью в пределах Беларуси соответствует определенная СС, характеризующаяся набором индивидуальных черт, проявляющихся в палинологических и палеокарпологических показателях. 2. Каждой СС присущи: а) определенный набор ключевых видов (т.е. наиболее часто встречающихся и доминирующих в составе СПС видов деревьев); б) определенное соотношение ключевых видов в СПС (соответственно соотношению тех или иных лесных экосистем, в которых данные ключевые виды доминируют) и динамика этого соотношения; в) специфические взаимоотношения ключевых видов между собой в пространстве и времени, что проявляется в дифференциации их по территории, в последовательности и выраженности максимумов участия в СПС, положительной или отрицательной сопряженности одних видов с другими и т.д.

Индивидуальные черты каждой СС определяются рядом факторов: 1) различия климатических условий, в том числе особенности колебаний климата «внутри» межледниковий; 2) особенности морфолитогенной основы, которая в большей или меньшей степени трансформируется в ходе оледенений; 3) особенности фаунистических комплексов (прежде всего ключевых видов – крупных фитофагов); 4) продолжительность межледниковий (чем больше продолжительность, тем больше времени на миграцию термофильных видов, экзотов и т.д.); 5) развитие флоры в ходе плейстоценовых оледенений (своего рода кумулятивный эффект оледенений), выражающееся в ее обеднении, вымирании неогеновых экзотов и т.д.

*ЛИТЕРАТУРА*

1. Гладенков, Ю.Б. Биосферная стратиграфия. Проблемы стратиграфии начала XXI века / Ю.Б. Гладенков. – М.: Геос, 2004. – 120 с.
2. Мейен, С.В. Введение в теорию стратиграфии / С.В. Мейен. – М.: Наука, 1989. – 216 с.
3. Гусев, А.П. Сукцессионная система как основа фитоиндикации динамики ландшафтов (на примере Полесской ландшафтной провинции) / А.П. Гусев // Природные ресурсы. – 2008. – № 2. – С. 51–62.
4. Жерихин, В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике / В.В. Жерихин. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. – 542 с.
5. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов / С.М. Разумовский. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
6. Еловичева, Я.К. Эволюция природной среды антропогена Беларуси / Я.К. Еловичева. – Мн.: Белсэкс, 2001. – 292 с.
7. Махнач, Н.А. Этапы развития растительности Белоруссии в антропогене / Н.А. Махнач. – Мн.: Наука и техника, 1971. – 212 с.
8. Хурсевич, Г.К. Биостратиграфия верхнего плейстоцена по опорным разрезам юго-восточной Беларуси / Г.К. Хурсевич, Т.Б. Рылова, С.А. Феденя // Литосфера. – 1995. – № 2. – С. 57–67.
9. Якубовская, Т.В. Палеоботанические метки геологической летописи в отложениях неогена и плейстоцена у п.г.т. Зельва Гродненской области / Т.В. Якубовская, Г.И. Литвинюк, И.Е. Савченко, Т.В. Жуковская // Литосфера. – 2007. – № 1(26). – С. 40–54.
10. Величквич, Ф.Ю. Плейстоценовые флоры ледниковых областей Восточно-Европейской равнины / Ф.Ю. Величквич. – Минск: Наука и техника, 1982. – 239 с.
11. Якубовская, Т.В. Геологические и палеокарпологические характеристики местонахождения ископаемой фауны Уручье в Минске / Т.В. Якубовская // Литосфера. – 2007. – № 2(27). – С. 50–58.

*Поступила в редакцию 24.01.2011. Принята в печать 26.02.2011*

*Адрес для корреспонденции:* 246019, г. Гомель, ул. Советская, 104, УО «ГГУ им. Ф. Скорины», геолого-географический факультет, e-mail: gusev@gsu.by – Гусев А.П.