

ИЗМЕНЕНИЕ СУКЦЕССИОННЫХ СИСТЕМ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ: ЛАНДШАФТНО-ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ (НА ПРИМЕРЕ ТЕРРИТОРИИ БЕЛАРУСИ)

А.П. Гусев

*Гомельский
государственный
университет
им. Ф. Скорины*

*Беларусь, 246019, г. Гомель,
ул. Советская, 104*

E-mail: gusev@gsu.by

На примере межледниковий плейстоцена рассматривается ландшафтно-экологическая модель сукцессионной системы растительности как основы палеоэкосистемных реконструкций в экостратиграфии. Приводятся результаты палеоэкосистемного анализа беловежского (мучкапского), 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 эдификаторами и прослежены их изменения во времени. Рассмотрены общие и индивидуальные черты сукцессионных систем растительности ландшафтов межледниковий. Установлено, что наиболее пригодны для решения задач экостратиграфии климаксовые экосистемы.

Ключевые слова: плейстоцен, межледниковье, растительность, сукцессионная система, палеоландшафт, климаксовые экосистемы.

Введение

Экостратиграфический метод – это метод, который базируется на этапах изменения биоты и абиотических компонентов среды. В основе экостратиграфического метода лежит палеоэкосистемный анализ. К перспективным задачам экостратиграфии относят: 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 реакции 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]. Под сукцессионной системой понимается закономерно организованная система автогенных и автогенно-аллогенных сукцессионных рядов растительных сообществ, привязанных к типам местоположений, в границах территории, характеризующейся относительно однородными климатическими условиями. 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 или эдификаторами (т.е. средообразующими), они также наиболее информативные индикаторы. Предполагается, что блок деревьев коррелятивно связан с другими видами биоты, которые слабо поддаются непосредственному учету.

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.

Целью представляемой работы является оценка параметров сукцессионных систем растительности, существовавших на территории Беларуси в беловежское (мучкапское), александрийское (лихвинское) и муравинское (микулинское) межледниковья плейстоцена. Изучение СС палеоландшафтов плейстоценовых межледниковий важно для прогнозов изменения климата и их экологических последствий, для выяснения особенностей макросукцессионных процессов, фиксирующих сдвиги экологического равновесия в региональных геосистемах, для уточнения представлений о климаксовых экосистемах.

Материалы и методы

В ходе исследований проводился сопряженный анализ данных палинологических и палеокарпологических исследований, с учетом палеонтологических, литологических, палеогеоморфологических данных. Для характеристики эдификаторов, составляющих «ядро» сукцессионной системы, использовались следующие показатели: максимальная доля пыльцы вида в спорово-пыльцевом спектре (СПС), %; 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 эдификаторов 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 СПС представлено большинство эдификаторов); изучение сопряженности между эдификаторами. Ареал СС рассматривался как территория, в пределах которой наблюдается схожий состав эдификаторов.

В работе использован анализ результатов палинологических и палеокарпологических исследований беловежского (мучкапского), александрийского (лихвинского) и муравинского (микулинского) межледниковий, опубликованных в научной литературе [6, 7, 8, 9, 10, 11, 12 и др.].

Выделение географических элементов дендрофлоры произведено по В.П. Гричуку [7]. Статическая обработка выполнялась с помощью программного пакета STATISTICA 6.0 (методы непараметрической статистики, кластерный и факторный анализы).

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 поздне-сукцессионных эдификаторов до предклимаксовых стадий); 2) демутиационные серии в климаксовых экосистемах (включая, так называемые микросукцессии); 3) аллогенные сукцессии, вызванные изменением внешних условий (макроклимата) и ведущие к смене климакса и сукцессионной системы в целом (клисерии).

Климаксовыми экосистемами следует считать экосистемы с доминированием позднесукцессионных эдификаторов. По мере становления сукцессионной системы площади таких экосистем в ландшафте возрастают. Продолжительность существования сукцессионной системы можно косвенно определить по устойчивому присутствию на территории набора позднесукцессионных эдификаторов. Значительное их участие в СПС указывает на широкое распространение климаксовых экосистем в ландшафте.

В тоже время, даже зрелая сукцессионная система будет включать субклимаксовые (квазиклимаксовые) экосистемы, занимающие экстремальные экотопы.

Ландшафт представляет собой мозаику серийных, субклимаксовых и климаксовых экосистем, пространственное распределение которых обуславливает особенности СПС в конкретном местонахождении. Наличие вблизи бассейна седиментации серийных экосистем, доминантами которых выступают раннесукцессионные виды (береза, сосна), обуславливает присутствие (или доминирование) последних в СПС. Распространение субклимаксовых сосновых лесов ксеросерии (на сухих и бедных питательными веществами субстратах) или гидросерии (на олиготрофных болотах) обуславливает высокое содержание пыльцы сосны в течение всего межледниковья. Климаксовые экосистемы, завершающие мезосерии (т. е. сукцессии в «нормальных» условиях), характеризуются доминированием позднесукцессионных эдификаторов (ель, пихта, дуб, граб, липа и т. д.).

Территориальное соотношение и конфигурация указанных экосистем в окружающем бассейн седиментации ландшафте определяет состав СПС.

Так, преобладание в СПС пыльцы сосны может интерпретироваться как признак значительного распространения в ландшафте субклимаксовых сосновых лесов, формирующихся в ходе ксеросерий (на сухих песчаных субстратах) и гидросерий (в олиготрофных водоемах). Присутствие сфагновых мхов сопряженное с доминированием сосны может интерпретироваться как наличие в ландшафте сосняков сфагновых. Ландшафты, с широким распространением эвтрофных низинных болот, индицируются СПС с доминированием ольхи (при участии пыльцы крапивы и осоковых). Присутствие березы (*Betula alba* L.) указывает на существование в ландшафте периодически нарушаемых участков.

Рассмотрим полученные характеристики сукцессионных систем межледниковий. Ядро беловежской сукцессионной системы составляли (постоянство более 80%): *Pinus* sp. (вероятно с преобладанием *Pinus sylvestris* L.), ель (вероятно *Picea abies* (L.) Karst.), ольха (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Alnus incana* (L.) Moench), дуб (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus pubescens* Willd.), липа (*Tilia tomentosa* Moench., *Tilia platyphyllos* Scop., *Tilia cordata* Mill.), вяз (*Ulmus laevis* Pall., *Ulmus minor* Mill., *Ulmus campestris* L.). С несколько меньшим постоянством (60-80%) – *Larix* sp., *Carpinus betulus* L., *Fraxinus* sp.; еще реже (40-60%) – *Acer* sp. (*A. campestre* L., *A. platanoides* L.), *Abies* sp. С низким постоянством (менее 30%) – *Picea sect. Omorica* Bolle, *Taxus* sp., *Plex* sp., *Junglas* sp., *Zelcova* sp., *Castanea* sp. и другие. Ландшафты характеризуются преобладанием лесных сообществ (доля травянистой растительности в СПС – не более 10-20%).

Ландшафты беловежского межледниковья представлены мозаикой экосистем, включающей: широколиственные (доминируют дуб, вяз, липа, граб; встречаются ель, тис, клен, ясень, пихта) леса – климаксовые, завершающие мезосерии; сосновые леса (доминирует сосна; встречаются береза, лиственница) – субклимаксовые, формирующиеся в ходе ксеросерии на сухих песчаных субстратах (длительно существующие за счет пирогенного фактора); сосновые болотные леса (доминирует сосна; встречаются береза, ель) – субклимаксовые, формирующиеся в ходе гидросерии на верховых болотах (в том числе сосновые сфагновые леса); ольховые болотные леса (доминирует ольха; встречаются ясень, дуб, ель) – субклимаксовые, формирующиеся в ходе гидросерии на низинных болотах; березовые, сосновые, ольховые леса – серийные, представляющие начальные стадии сукцессий после нарушений, вызывающих уничтожение древостоя (ветровалы, верховые пожары, массовое размножение вредителей и т. д.).

Продолжительность существования климаксовых широколиственных и широколиственно-сосновых лесов изменятся от 800 (Нижнинский Ров) до 12000 (Борки) лет; ольхово-широколиственных и ольховых – до 1000 лет. Продолжительность клисерии, которая выражается в элиминации климаксовых (широколиственных) лесов из ландшафта, составляет от 200 (Нижнинский Ров, Костеша) до 1000 (Пиваши, Борки) лет.

Ядро александрийской сукцессионной системы формировали: сосна (*Pinus sylvestris* L.), ель (*Picea abies* (L.) Karst), ольха (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Alnus incana* (L.) Moench), граб (*Carpinus betulus* L.), пихта (*Abies alba* Mill.), дуб (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus pubescens* Willd.), липа (*Tilia tomentosa* Moench., *Tilia platyphyllos* Scop., *Tilia cordata* Mill.), вяз (*Ulmus laevis* Pall., *Ulmus minor* Mill.). Указанные виды имеют постоянство более 80% и характеризуются существенным вкладом в СПС. С постоянством 60-80% в разрезах александрийского межледниковья встречаются лиственница (*Larix deciduas* Mill.), *Picea sect. Omorica* Bolle. В небольшом количестве с низким постоянством (менее 20%) присутствуют клен (*Acer campestre* L., *Acer platanoides* L.), *Fraxinus excelsior* L., *Taxus baccata* L., *Ilex* sp., *Ostrya* sp., *Fagus* sp., *Junglas* sp., *Zelcova* sp., *Carya* sp., *Pterocarya* sp., *Vixus* sp. и другие. СПС показывают явное преобладание в ландшафте лесных сообществ – доля травянистых растений не превышает 20% (в половине рассматриваемых пунктов – до 10%).

Анализ палинологических и палеокарпологических данных по александрийскому межледниковью позволяет выделить два основных типа палеоландшафтов: смешанные леса с доминированием сосны и елово-грабово-пихтовые леса.

Характерной чертой климаксовых экосистем александрийского межледниковья является их полидоминантность, выражающаяся в одновременном присутствии как хвойных (сосна, ель, пихта), так и широколиственных (граб, дуб, липа, вяз, клен) пород. Предположительно экосистемы смешанных лесов с доминированием сосны представляют собой климакс в ландшафтах с песчаной и супесчаной, а елово-грабово-пихтовые леса – с суглинистой литогенной основой.

Александрийский ландшафт представлен следующими экосистемами: темнохвойно-широколиственные (елово-грабово-пихтовые) леса (доминанты – ель, пихта, граб; встречаются – липа, дуб, вяз, клен, ясень) – климаксовые, завершающие мезосерии; сосновые леса (доминирует сосна; встречаются – береза, лиственница) – субклимаксовые, формирующиеся в ходе ксеросерии на сухих песчаных субстратах (длительно существующие за счет пирогенного фактора); сосновые болотные леса (доминирует сосна; встречаются береза, ольха, ель) – субклимаксовые, формирующиеся в ходе гидросерии на верховых болотах (в том числе сосновые сфагновые леса); ольховые болотные леса (доминирует ольха; встречаются ель, дуб, ясень) – субклимаксовые, формирующиеся в ходе гидросерии на низинных болотах; березовые, сосновые, ольховые леса – серийные, представляющие начальные стадии сукцессий после нарушений.

Средняя продолжительность существования ландшафтов с климаксовыми экосистемами александрийского межледниковья составляет около 5 тысяч лет; в наиболее полных разрезах – более 15 тысяч лет (Новые Беличи, Заборье).

Клисерия выражается в смене климаксовых полидоминантных (темнохвойно-широколиственных) экосистем олигодоминантными сосновыми и березовыми лесами. Продолжительность такой смены составляет 300-1000 лет (Лаперовичи, Малая Александрия, Старый Стайки, Саковичи). Так, например, в разрезе Старый Стайки продолжительность клисерии составляет 500 лет, в разрезе Саковичи – 300-400 лет (при скорости накопления торфа – 1 мм/год).

Ключевыми видами муравинской сукцессионной системы являются (постоянство более 80%): сосна (*Pinus sylvestris* L.), ель (*Picea abies* (L.) Karst), ольха (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Alnus incana* (L.) Moench), граб (*Carpinus betulus* L.), дуб (*Quercus robur* L.), липа (*Tilia tomentosa* Moench., *Tilia platyphyllos* Scop., *Tilia cordata* Mill.), вяз (*Ulmus laevis* Pall.). С постоянством 40-60% - клен (*Acer campestre* L., *Acer platanoides* L., *Acer tataricum* L., *Acer pseudoplatanus* L.) и ясень (*Fraxinus excelsior* L.). В небольшом количестве и с низким постоянством (менее 20%) - пихта (*Abies alba* Mill.), лиственница (*Larix deciduas* Mill.), бук (*Fagus sylvatica* L.) и другие. Доля травянистых растений в СПС в большинстве (более 80%) пунктов не превышает 10%.



Муравинские ландшафты Беларуси характеризуются мозаикой экосистем, представляющих: грабовые леса (доминант – граб; встречаются – ель, липа, дуб, вяз, клен, ясень) – климаксовые, завершающие мезосерии; сосново-дубовые леса (доминанты – сосна, дуб; встречаются – вяз, липа) – среднесукцессионные, предклимаксовые или субклимаксовые (на песчаных субстратах); сосновые леса (доминирует сосна; встречается – береза) – субклимаксовые, формирующиеся в ходе ксеросерии на сухих песчаных субстратах (длительно существующие за счет пирогенного фактора); сосновые болотные леса (доминирует сосна; встречаются береза, ольха, ель) – субклимаксовые, формирующиеся в ходе гидросерии на верховых болотах (в том числе сосновые сфагновые леса); ольховые болотные леса (доминирует ольха; встречаются дуб, ель, ясень) – субклимаксовые, формирующиеся в ходе гидросерии на низинных болотах; березовые, сосновые, ольховые леса – серийные, представляющие начальные стадии сукцессий после нарушений.

Продолжительность существования ландшафтов с доминированием грабовых лесов составляет несколько тысяч лет (от 1000 до 9000 лет; при скорости накопления торфа и гиттии – 1 мм/год). Климаксовая стадия грабовых лесов предваряется стадией с доминированием сосново-дубовых лесов. Для нее характерны СПС с доминированием сосны (20-80%) и дуба (20-60%). Встречаются береза, ольха, вяз, реже липа, ель, ясень. Продолжительность этой стадии составляет в среднем около 1000 лет.

В наиболее полных разрезах (Прялица, Авдеевичи-Кашино, Любязь, Малые Новоселки, Зельва) продолжительность существования муравинской сукцессионной системы составляет 3.5-18 тысяч лет, в среднем – 8.1 тысяч лет.

Изменение климата, вызванное поозерском оледенением, вызывало клисерию, которая четко отражается в палинологических и карпологических характеристиках, а также в осадконакоплении. Такая клисерия наблюдается в большинстве рассматриваемых разрезов (Светлогорск, Боровики, Зельва, Козья, Жары и другие). Продолжительность клисерии (т.е. переходного периода от широколиственных к сосново-березовым лесам), вызванной похолоданием климата изменяется от 200-500 (Козья, Любязь, Прялица, Жары) до 1500-3000 (Светлогорск, Боровики, Зельва) лет (в среднем около 1000 лет).

Из табл. 1 видно, что различия в составе доминирующих родов дендрофлоры в рассматриваемом отрезке плейстоцена крайне небольшие. Более существенные изменения касаются редко встречающихся родов (постоянство ниже 20%), что отражается в спектре групп географических элементов. Так к муравинскому времени из растительности были элиминированы американско-восточноазиатские элементы (*Carua*, *Tsuga*) и почти все американско-средиземноморско-азиатские (*Zelcova*, *Junglas*, *Pterocaria*, *Buxus*, *Castanea*).

Анализ показывает, что для каждого межледниковья характерны свои специфические климаксовые экосистемы. С другой стороны, субклимаксовые экосистемы, формирующиеся в экстремальных условиях, и серийные экосистемы различаются слабо. Так, в ландшафтах всех трех межледниковий присутствуют сосновые болотные леса (сосняки сфагновые). Основой такого предположения является увеличение в СПС пыльцы сосны, которое коррелирует с появлением спор сфагновых мхов (беловежское межледниковье – Нижнинский Ров, Смоленский Брод; александрийское межледниковье – Сейловичи, Ишкольд; муравинское межледниковье – Зельва, Козья, Любязь)

Для изучения пространственно-временной структуры сукцессионных систем плейстоцена (на уровне эдификаторов – деревьев) был выполнен статистический анализ опубликованных палинологических данных. Для изучения особенностей динамики эдификаторов муравинской СС использовано 14 разрезов; александрийской – 9 разрезов; беловежской – 7 разрезов. Каждый разрез разбивался на интервалы 0.5 м (что соответствует в зависимости от типа отложений временному отрезку 200-500 лет; при условии одинаковой скорости осадконакопления, при отсутствии перерывов в осадконакоплении). Для каждого интервала определялся состав эдификаторов и средние значения их участия в СПС. Можно предположить, что эти характеристики отражают состояние сукцессионной системы в течение времени накопления осадков (т.е. в

масштабе 10^2 лет), а изменение интервальных характеристик – смену состояний сукцессионной системы.

Таблица 1

**Изменение дендрофлоры на территории Беларуси в плейстоцене
(указаны только таксоны, имеющие постоянство II-V)**

Род	Межледниковье		
	Беловежское	Александрийское	Муравинская
Раннесукцессионные			
Pinus	V	V/V*	V/V
Betula	V	V/V	V/V
Alnus	V	V/IV	V/V
Larix	IV	III/V	II/-
Позднесукцессионные			
Abies	III	V/IV	I/-
Picea	V	V/V	V/IV
Carpinus	V	V/I	V/IV
Quercus	V	V/II	V/I
Acer	III	II/II	III/IV
Tilia	V	V/I	V/IV
Ulmus	V	V/-	V/-
Fraxinus	IV	I/I	IV/I
Taxus	I	II/II	-
Соотношение групп географических элементов дендрофлоры. % от общего числа родов			
Панголарктические	30.0	26.1	40.0
Американо-евро-азиатские	50.0	39.1	53.3
Американо-восточноазиатские	5.0	8.7	0
Американо-средиземноморско-азиатские	15.0	26.1	6.7
Соотношение групп географических элементов и субэлементов дендрофлоры. % от числа видов			
Европейско-средиземноморско-кавказский	50.0	50.0	64.0
Европейско-западносибирский	7.9	8.3	12.0
Восточноазиатский	10.5	8.3	0
Евросибирский	15.2	16.7	16.0
Балкано-колхидский	10.5	11.1	4.0
Собственно евроазиатский	5.3	2.8	4.0

* – палинологические/палеокарпологические данные

Сукцессионная система обладает достаточно высокой инерционностью – смена ее состояний не может происходить быстрее смены поколений эдификаторов, 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 (пожар), отбором проб и т.д. Как указано выше, динамика, связанная с клисериями (т.е. сменами сукцессионных систем), имеет временной масштаб 10^3 лет; продолжительность существования сукцессионной системы – 10^3 - 10^4 лет.

Корреляционный анализ показывает наличие устойчивых положительных и отрицательных связей между эдификаторами (табл. 2). Причем, в ряде случаев имеет место смена знака корреляции, указывающая на различные взаимоотношения между таксонами в разные межледниковья. Устойчивая достоверная положительная связь в течение всех трех межледниковий фиксируется для следующих пар видов: ольха-дуб, ольха-вяз, ольха-липа, ольха-граб, ольха-ясень, ольха-клен, дуб-вяз, дуб-липа, дуб-



ясень, дуб-клен, вяз-липа, вяз-ясень, вяз-клен, липа-граб, ясень-клен, граб-клен. Устойчивая достоверная отрицательная связь фиксируется в парах: сосна-дуб, сосна-липа, сосна-клен, береза-липа, береза-ясень, береза-клен. Можно предложить, что эколого-фитоценотическая роль указанных эдификаторов друг относительно друга в ландшафтах межледниковий в течение рассматриваемого интервала плейстоцена сохраняется. Установлена смена знака корреляции в парах ель-сосна, ель-дуб, ель-липа, ель-граб, ель-вяз, сосна-пихта, сосна-береза.

Обращает на себя сходство корреляционных связей между эдификаторами беловежского и муравинского межледниковья: широколиственные деревья положительно коррелируют между собой и отрицательно с елью и пихтой. В александрийском межледниковье широколиственные виды имеют положительную связь темнохвойными. Это обусловлено особенностями александрийских климатических экосистем, представленных темнохвойно-широколиственными лесами. В беловежское и муравинское межледниковья темнохвойные и широколиственные породы имеют различные пространственно-временные ниши. Климатические экосистемы представлены широколиственными лесами, в которых ель и пихта присутствуют, но не играют существенной роли (или распространяются только в особых условиях, например, тяготеют к влажным экотопам).

Кластерный анализ (метод полной связи; расстояние объединения – 1-г Пирсона) эдификаторов позволяет выделить группы видов, характеризующихся схожим поведением (положительно коррелирующих друг с другом). Для беловежского межледниковья характерно наличие трех кластеров: 1) береза, лиственница, пихта, сосна, ель; 2) тис, вяз, дуб; 3) граб, клен, липа, ясень и ольха. Для александрийского – также три кластера: 1) сосна, лиственница; 2) береза; 3) пихта, граб, вяз, дуб, липа, ольха, ель. В муравинское время снова произошла перегруппировка эдификаторов: 1) сосна, пихта, ель; 2) береза; 3) дуб, вяз, липа, ольха, клен, ясень, граб.

Факторный анализ (методом главных компонент) установил, что для беловежского межледниковья пространственно-временное поведение эдификаторов контролируется тремя виртуальными факторами (в совокупности описывают 59% дисперсии). Фактор 1 положительно влияет на березу, сосну, ель, лиственницу; отрицательно – на дуб, вяз, тис, липу, клен, ясень, ольху. Интерпретируется как климатический градиент «холодно-тепло». Фактор 2 положительно влияет на дуб, вяз, тис, лиственницу; отрицательно – на ольху, ясень, ель. Интерпретируется как градиент влажности «сухо-влажно».

Поведение эдификаторов в александрийском межледниковье контролирует четыре фактора (66% дисперсии), из которых только один может получить интерпретацию с позиций современных знаний об экологии рассматриваемых таксонов. Этот фактор отрицательно воздействует на сосну, березу, лиственницу; положительно – на все остальные виды. Может рассматриваться как комплексный климатический градиент: от «холодно» и «сухо» до «тепло» и «влажно».

Таблица 2

Корреляционная связь между эдификаторами беловежского, александрийского и муравинского межледниковий (коэффициент корреляции Спирмена; указаны значения при $p < 0.05$)

Род	Picea	Pinus	Betula	Alnus	Quercus	Ulmus	Tilia	Carpinus	Abies
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Picea	XX	0.30*	Н.д.	Н.д.	-0.53	-0.52	-0.15	-0.21	0.38
	XX	-0.36**	-0.30	0.52	0.35	Н.д.	0.33	0.23	0.33
	XX	0.42***	Н.д.	Н.д.	-0.45	-0.48	-0.23	0.28	Н.д.
Pinus		XX	0.14	-0.65	-0.36	-0.49	-0.50	-0.54	0.26
		XX	-0.18	-0.51	-0.30	Н.д.	-0.21	-0.23	-0.17
		XX	Н.д.	Н.д.	-0.59	-0.49	-0.48	Н.д.	Н.д.
Betula			XX	-0.31	Н.д.	Н.д.	-0.19	-0.15	Н.д.
			XX	Н.д.	-0.31	-0.30	-0.26	-0.27	-0.28
			XX	-0.53	-0.61	-0.69	-0.57	Н.д.	Н.д.

Окончание таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Alnus				XX	0.39	0.54	0.63	0.29	-0.14
				XX	0.57	0.28	0.46	0.43	0.20
				XX	0.34	0.36.	0.45	0.30	Н.д.
Quercus					XX	0.76	0.19	Н.д.	-0.19
					XX	0.52	0.54	0.68	0.46
					XX	0.87	0.79	Н.д.	Н.д.
Ulmus						XX	0.47	Н.д.	-0.26
						XX	0.37	0.33	Н.д.
						XX	0.73	Н.д.	Н.д.
Tilia							XX	0.27	Н.д.
							XX	0.31	Н.д.
							XX	0.26	Н.д.
Carpinus								XX	Н.д.
								XX	0.67
								XX	Н.д.

Примечание: * – муравинское (Жары, Борхов, Светлогорск, Боровики, Малое Уланово, Зельва, Мурава, Любязь, Чериков, Козья, Прялица, Порсы-Маковье, Малые Новоселки, Авдеевичи-Кашино); ** – александрийское (Ишкольд, Малая Александрия, Саковичи, Руба, Лапоровичи, Старые Стайки, Новые Беличи, Заборье, Принима́нская); *** – беловежское (Борки, Пиваши, Красная Дуброва, Костеша, Смоленский Брод, Нижнинский Ров, Пушкари). Н.д. – недостоверные значения.

Факторный анализ ключевых видов муравинского межледниковья позволил выделить 3 фактора (56.5% 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 – эдификаторы широколиственных лесов. Данный фактор представляет собой климатический градиент «холодно-тепло». Фактор 2 (16.2% дисперсии) положительно влияет на сосну, березу, дуб, вяз; отрицательно – на ель, ольху, липу, пихту, граб, клен. В первую группу – светолюбивые раннесукцессионные (сосна, береза) и среднесукцессионные (дуб, вяз) виды; во вторую группу попали теневыносливые поздне-сукцессионные виды, формирующие климаксовые леса. Фактор 2 может интерпретироваться как сукцессионный (градиент от пионерных до климаксовых экосистем).

Заключение

Таким образом, в ходе исследований установлено: 1) имеют место отличия в пространственно-временном поведении эдификаторов сукцессионных систем растительности межледниковий; причем изменения касаются поведения ели и пихты, а взаимоотношения эдификаторов широколиственных лесов (дуб, вяз, липа, граб, ольха) относительно устойчивы; 2) изменяются корреляционные взаимоотношения ели и пихты с сосной, березой и видами широколиственных лесов; данный факт может объясняться: различным видовым составом муравинской, александрийской и беловежской СС; различными климатическими условиями в течение указанных межледниковий.

Выполненный анализ показывает, что для каждого межледниковья характерны свои специфические климаксовые экосистемы, а субклимаксовые экосистемы, формирующиеся в экстремальных условиях, и серийные экосистемы различаются слабо. Исходя из этого, диагностировать принадлежность тех или иных отложений к конкретному интергляциалу плейстоцена можно лишь реконструировав характерные для него климаксовые экосистемы. Только климаксовые экосистемы и их характеристики (состав эдификаторов и их соотношение в СПС, сопряженность эдификаторов во времени и пространстве, динамика доминирования и т.д.) могут служить относительно надежным диагностическим признаком, и наиболее пригодны для решения задач экостратиграфии.



Список литературы

1. Гладенков Ю.Б. Биосферная стратиграфия. Проблемы стратиграфии начала XXI века. – М.: Геос, 2004. – 120 с.
2. Мейен С.В. Введение в теорию стратиграфии. – М.: Наука, 1989. – 216 с.
3. Гусев А.П. Сукцессионная система как основа фитоиндикации динамики ландшафтов (на примере Полесской ландшафтной провинции) // Природные ресурсы. – 2008. – №2. – С. 51-62.
4. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. – М.: Т-во научн. изданий КМК, 2003. – 542 с.
5. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
6. Величкевич Ф.Ю. Плейстоценовые флоры ледниковых областей Восточно-Европейской равнины. – Мн.: Наука и техника, 1982. – 239 с.
7. Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. – М.: Наука, 1989. – 183 с.
8. Еловичева Я.К. Эволюция природной среды антропогена Беларуси. – Мн.: Белсэнс, 2001. – 292 с.
9. Махнач Н.А. Этапы развития растительности Белоруссии в антропогене. – Мн.: Наука и техника, 1971. – 212 с.
10. Хурсевич Г.К., Рылова Т.Б., Феденя С.А. Биостратиграфия верхнего плейстоцена по опорным разрезам юго-восточной Беларуси // Литосфера. – 1995. – №2. – С. 57-67.
11. Якубовская Т.В., Литвинюк Г.И., Савченко И.Е., Жуковская Т.В. Палеоботанические метки геологической летописи в отложениях неогена и плейстоцена у п.г.т. Зельва Гродненской области // Литосфера. – 2007. – №1 (26). – С. 40-54.
12. Якубовская, Т.В. Геологические и палеокарпологические характеристики местонахождения ископаемой фауны Уручье в Минске // Литосфера – 2007. – №2 (27). – С. 50-58.

CHANGES OF SUCCESSION SYSTEMS OF VEGETATION IN PLEISTOCENE: LANDSCAPE-PALEOECOLOGICAL ANALYSIS (FROM THE EXAMPLE OF BELARUS)

A.P. Gusev

*Francisk Skorina Gomel State
University*

*Sovetskaya St., 104, Gomel,
246019, Belarus,*

E-mail: gusev@gsu.by

From the example of Pleistocene interglacials the landscape-ecological model of succession systems of vegetation as the basis of reconstruction of paleoecosystems in ecostratigraphy is considered. The results of the analysis of Pleistocene paleoecosystems of Belovezh (Muchkapskoye), Alexandrian (Likhvin) and Muravian (Mikulino) interglacials in Belarus (on the basis of palynological and paleocarpological data) are presented. The duration of formation of succession systems, existence of climax ecosystems, successions of vegetation, klierii related to the impact of glaciation is estimated. Statistical methods were used to investigate the correlation between key species and their change over time. The general and individual features of succession systems of vegetation of interglacial landscapes are established. It is established that climax ecosystems are the most suitable for ecostratigraphy.

Key words: Pleistocene, interglacial, vegetation, succession system, paleolandscape, climax ecosystem.