

Лекция 12.

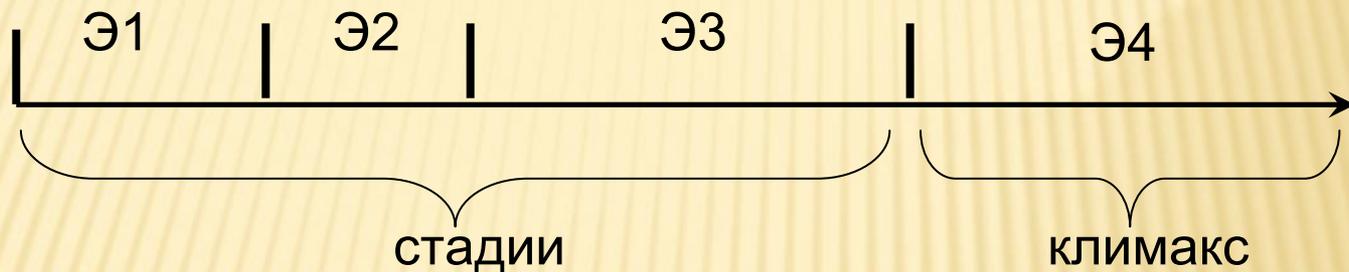
Тема 8. Сукцессии

ЭКОЛОГИЯ

Дмитрий Геннадьевич Замолодчиков

dzamolod@mail.ru

Сукцессия – процесс развития экосистемы, при котором имеет место смена одной экосистемы другой.



- ✘ Процесс смены, как правило, идет до образования устойчивой экосистемы, которая может существовать длительное время при отсутствии изменений внешней среды (постоянстве климата, отсутствии инвазий и нарушений). Эту конечную стадию называют климаксом.

Классификации сукцессий

- ✘ По стартовой точке сукцессии:
 - первичная сукцессия начинается с лишенных жизни территорий;
 - вторичная сукцессия возникает на месте разрушенных или нарушенных экосистем.
- ✘ По характеру движущих сил:
 - автогенная (эндогенная) – протекает под воздействием внутренних процессов;
 - аллогенная (экзогенная) – протекает под влиянием внешних сил

Второй уровень классификации сукцессий (Сукачев, 1954)

Автогенные сукцессии разделяют на:

сингенез – изменения происходят преимущественно в биоценозе;

эндоэкогенез - изменению подвержены все компоненты экосистемы, биотические и абиотические.

Аллогенные сукцессии разделяют на:

гейтогенез – локальные изменения;

гологенез – региональные изменения.

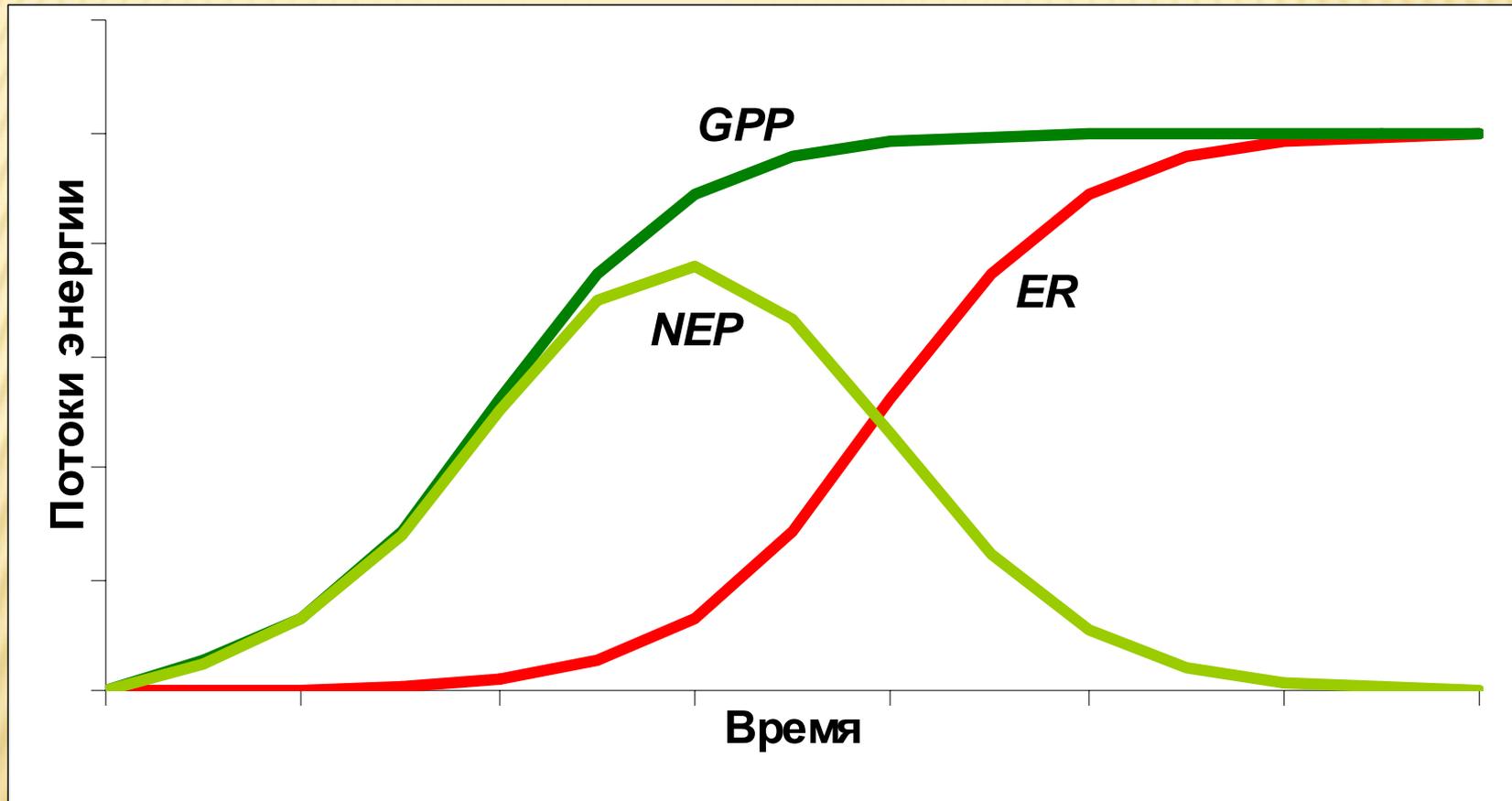
Другие категории деления сукцессий

- ✘ Автотрофные и гетеротрофные – по роли трофических уровней
- ✘ Обратимые и необратимые – по степени обратимости
- ✘ Прогрессивные и регрессивные – по характеру изменения видового богатства

По характеру условий местообитаний выделяют

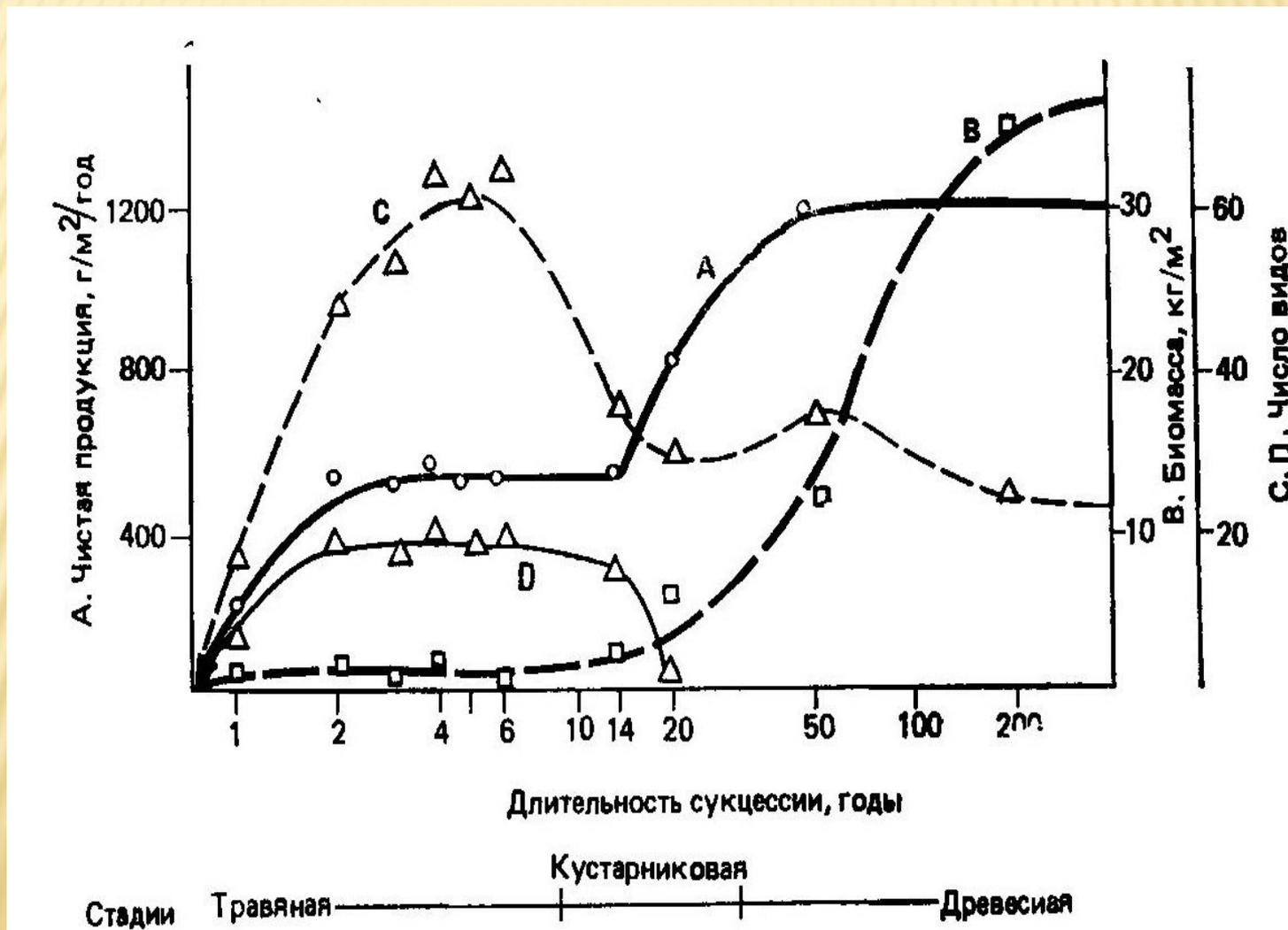
- ✘ Ксеросерии – в сухих местообитаниях
- ✘ Гидросерии – в увлажненных местообитаниях
- ✘ Мезосерии – на умеренно влажном субстрате
- ✘ Псаммосерии – в песчаных местообитаниях
- ✘ Литосерии – в каменистых местообитаниях
- ✘ Галосерии – в засоленных местообитаниях

Движущей силой эндогенной сукцессии является дисбаланс потоков вещества и энергии



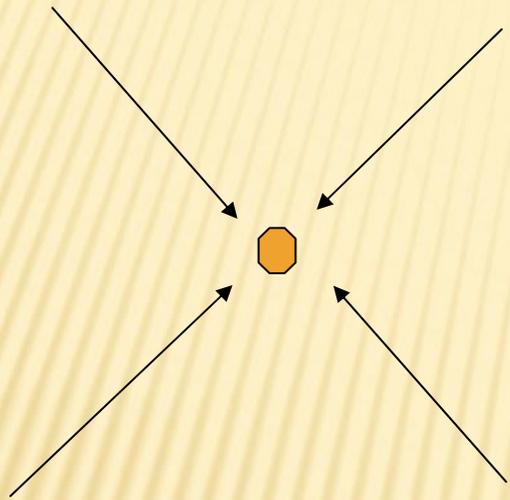
В климаксовой экосистеме $NEP=0!$

Динамика чистой первичной продукции (А), биомассы (Б), числа видов (С) и числа видов-интродуцентов (D) при вторичной сукцессии в дубово-сосновом лесу

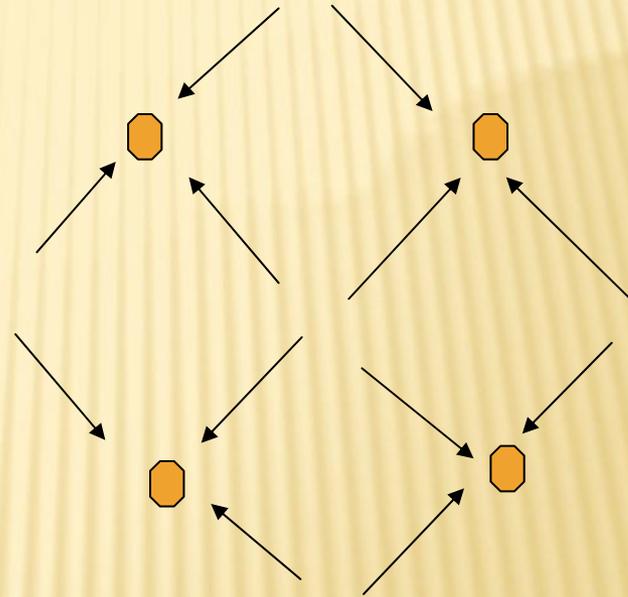


(Уиттекер, 1980)

Сколько имеется вариантов климатских экосистем в одном регионе?



концепция моноклиматса



концепция поликлиматса

Фредерик Клементс (1874-1945)



Американский ботаник,
эколог растений, миколог.

Автор терминов: климакс,
биом, экотон.

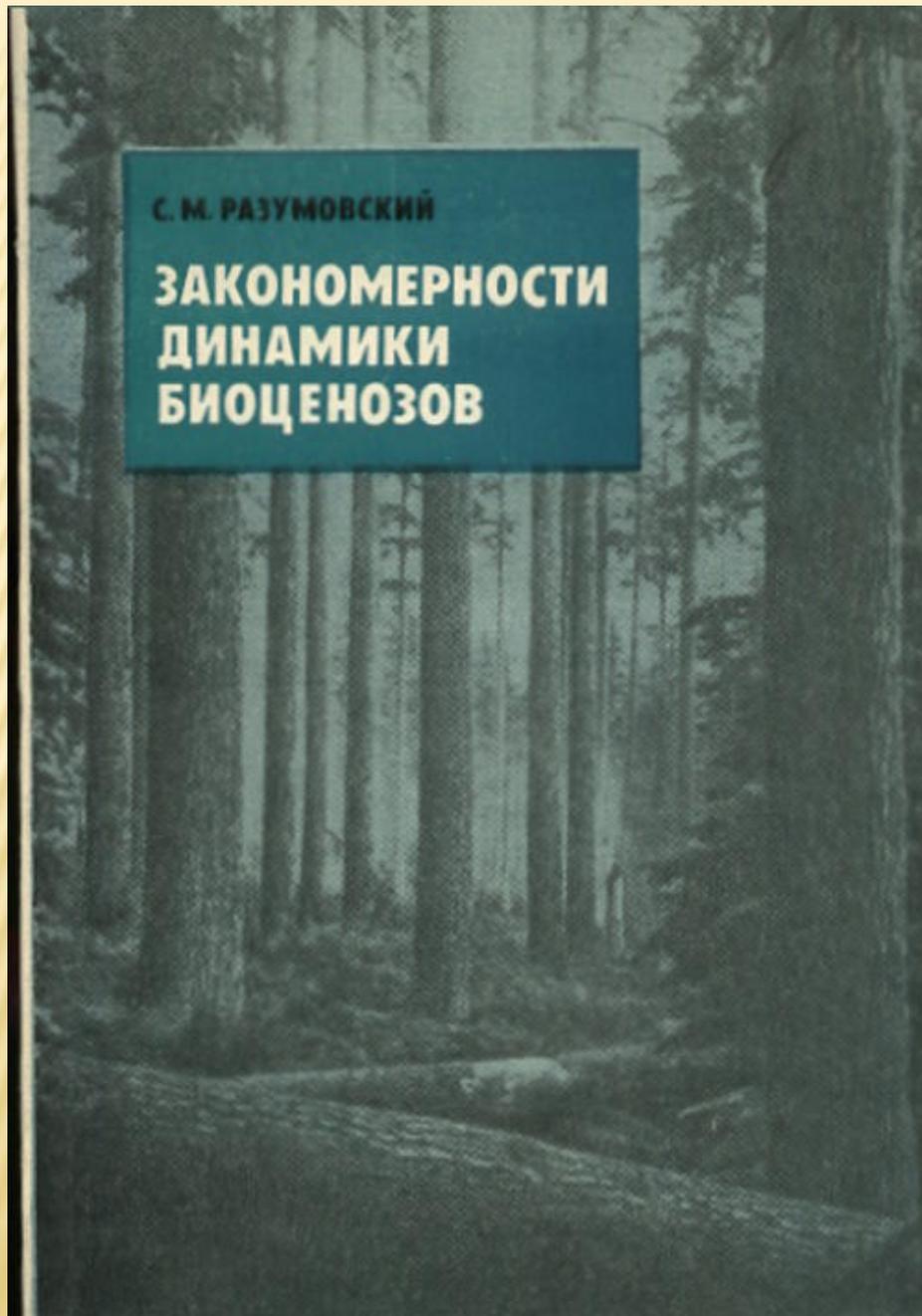
Предложил динамическую
концепцию растительных
сукцессий, включающую
обоснование моноклимакса.

Основные положения концепции Фредерика Клементса (1916)

- ✘ В каждом природном районе имеется одно климаксовое состояние, к которому в ходе сукцессии устремляются все экосистемы
- ✘ В ходе сукцессии происходит «мезофитизация» среды и растительности.
- ✘ Климакс является наиболее продуктивной экосистемой.
- ✘ Серии реализуются как цепочки жестко детерминированных последовательных стадий.

Дополнительные положения концепции Фредерика Клементса (1916)

- Специфические ситуации могут препятствовать достижению климакса, тогда могут образовываться:
- ✘ преклимакс и постклимакс на склонах соответственно северной и южной экспозиции;
 - ✘ дисклимакс при постоянном влиянии нарушающего фактора (выпас, выборочные рубки и т. д.)
 - ✘ субклимакс при сдерживании наступления климакса естественным фактором, например, паводком в пойме.



**С.М. Разумовский
(1929-1983) –
развивал
концепцию
моноклиматса в
применении к
Северной Евразии**

Сукцессионная схема Московского ботанико-географического региона по С.М. Разумовскому (1981)

ксеросерия

Mo

климакс

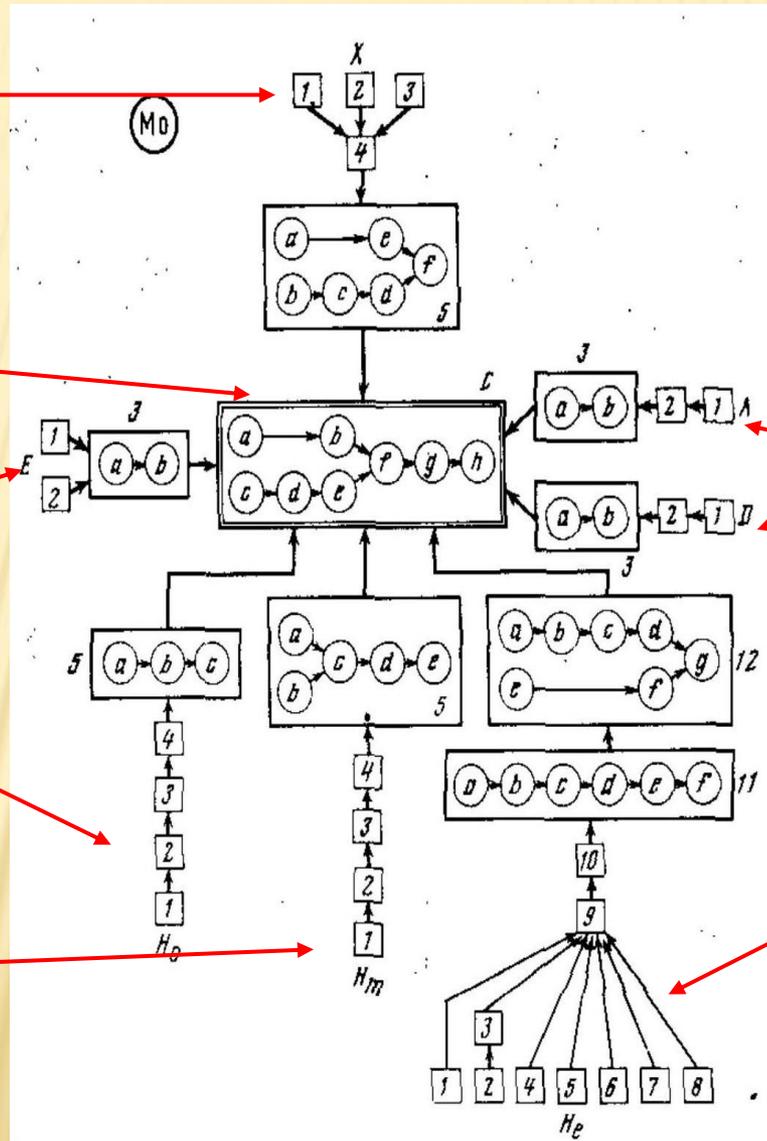
мезосерия

олиготрофная
гидросерия

мезотрофная
гидросерия

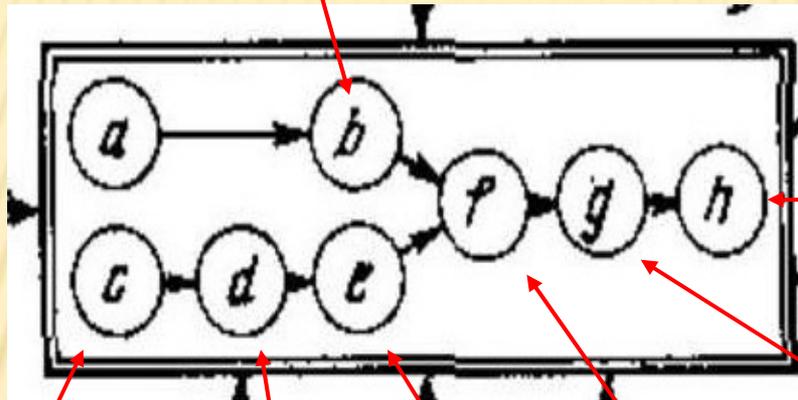
мезосерии

эвтрофная
гидросерия



Демутационная (восстановительная)
последовательность в зоне климакса Московского
региона по С.М. Разумовскому (1981).

Betula verrucosa – *Luzula pilosa*



Quercus robur - *Carex pilosa*

Picea excelsa - *Carex pilosa*

Picea excelsa – *Oxalis acetosella*

Picea excelsa – *Carex digitata*

Picea excelsa – *Vaccinium myrtillis*

Betula verrucosa – *Calamagrostis arundinacea*

Так ли выглядел доисторический растительный покров Подмосковья?



Пример карты сукцессионных стадий согласно С.М.Разумовскому (1981)

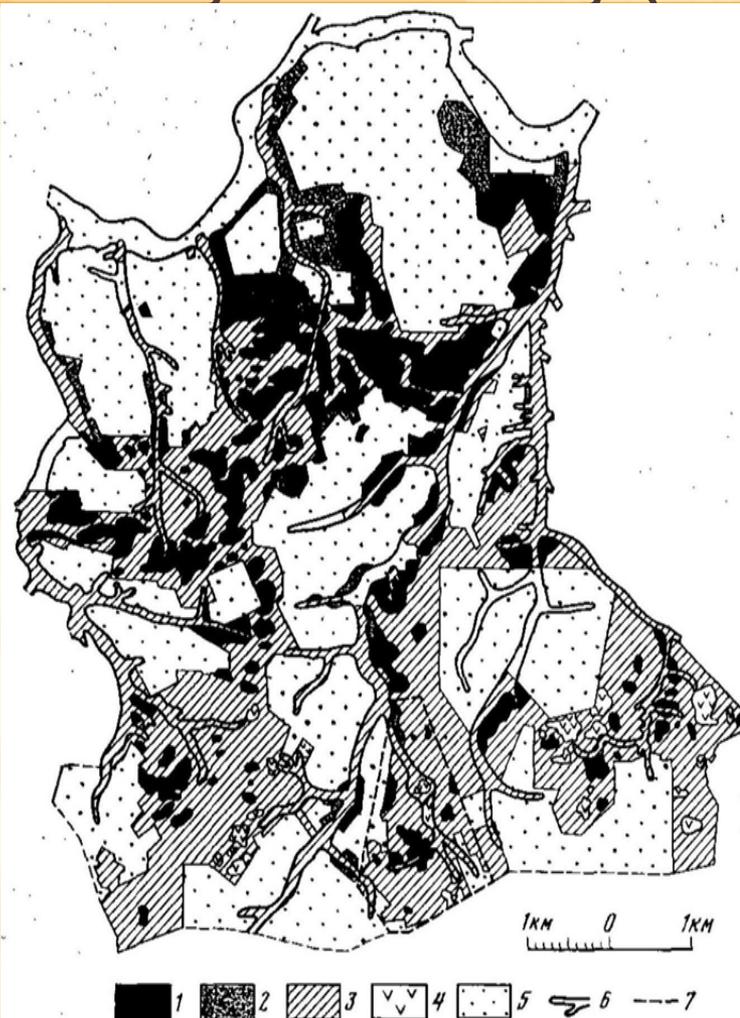


Рис. 51. Пример карты растительности, основанной на экогенетических комплексах (Подмосковье)

1 – климакс; 2 – ксеросерия; 3 – евтрофная гидросерия; 4 – мезотрофная гидросерия; 5 – участки, лишённые растительности или занятые культурной и сорной флорой; 6 – речные долины; 7 – территория, изображённая на рис. 48

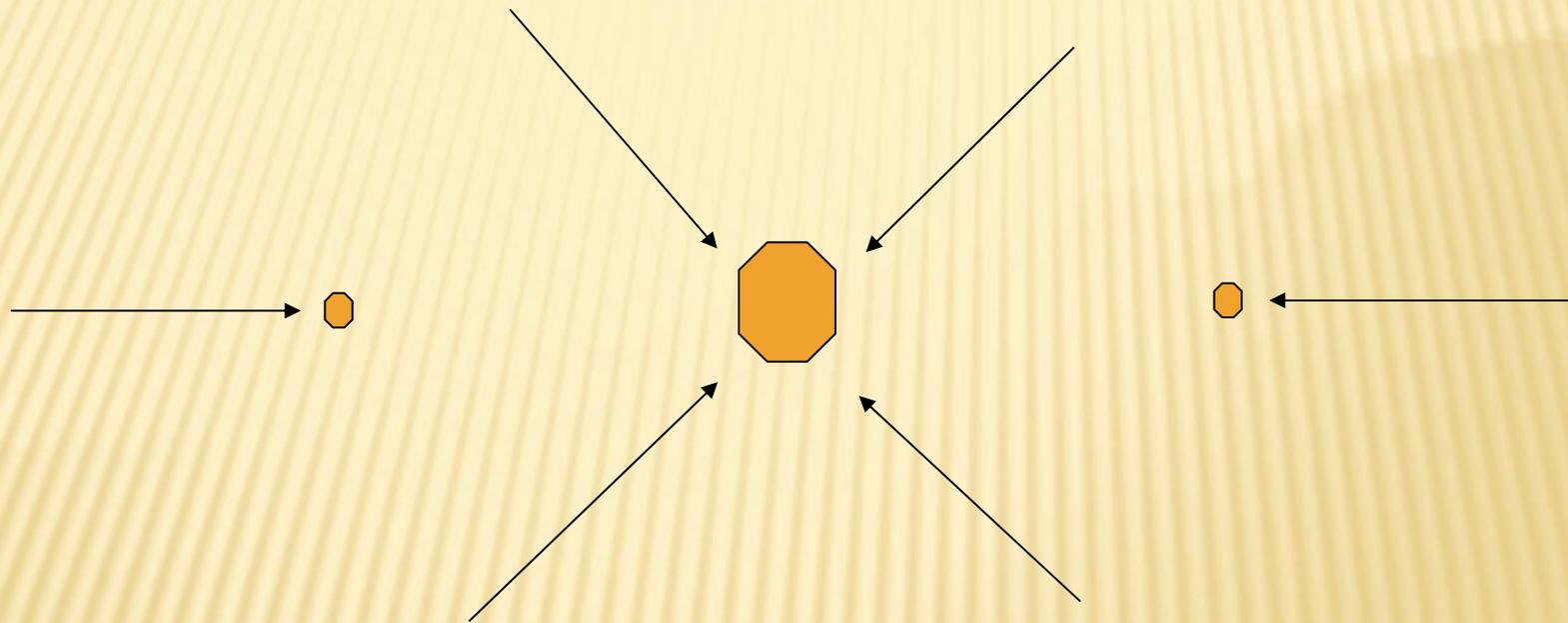
Представления о сукцессии Ф. Клементса и его оппонентов

Аспект	Ф. Клементс	Оппоненты
Характер сукцессии	Детерминированный процесс дискретной смены стадий	Стохастический процесс континуальной смены видов
Климакс	Моноклимакс	Сукцессионная схема поликлимакса
Изменение условий	Улучшаются	Улучшаются, ухудшаются, сохраняются
Видовое богатство	Максимально в климаксе	Максимально в предклимаксовых стадиях
Продуктивность и биомасса	Максимальны в климаксе	Могут быть максимальны в предклимаксовых стадиях

Система климаксов Р. Уиттекера (1974)

- ✘ Аклимакс – время генерации доминантов меньше, чем цикл изменения условий среды (планктон).
- ✘ Циклоклимакс – время генерации доминантов совпадает с циклом условий среды (пустыни).
- ✘ Катаклимакс – генерация доминантов происходит в период между повторяющимися нарушениями (пожары, смывы)
- ✘ Суперклимакс – генерация доминантов длительна, изменения среды незначительны (тундры)
- ✘ Эуклимакс – генерация доминантов длительна, условия среды меняются существенно (леса)

Синтез концепций – иерархический поликлимакс



концепция климатического и эдафического климакса

Механизмы (модели) смены видов в процессе сукцессии (Дж. Коннел, Р. Слейтьер)

- ✘ Модель стимуляции – организмы предшествующих стадий создают условия для организмов последующих стадий.
- ✘ Модель толерантности – ухудшение условий, в связи с чем остаются более толерантные виды.
- ✘ Модель ингибирования – появление вида, задерживающего сукцессию.

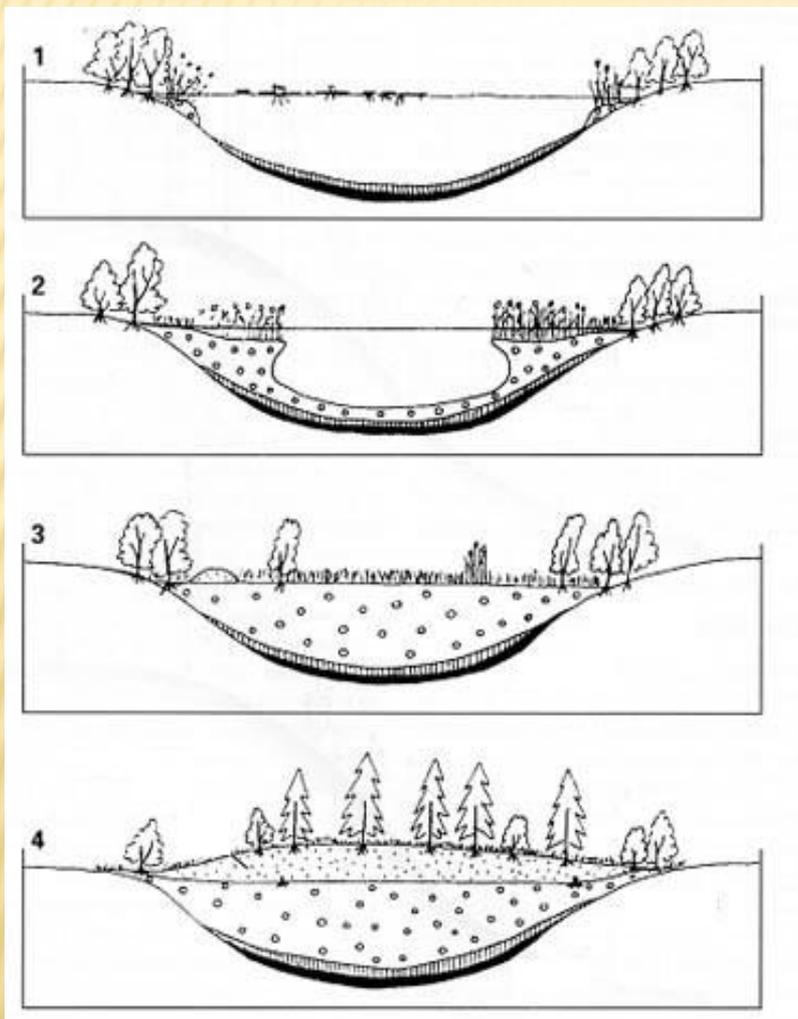
Обзор сукцессий.

Первичные автогенные сукцессии

- ✘ 1. На застывших лавовых потоках.
- ✘ 2. На субстратах, образующихся при таянии ледников
- ✘ 3. На приморских и речных песчаных отложениях.
- ✘ 4. На обнаженных техногенных субстратах



Послеледниковая сукцессия: заращение озера



1. Озеро, образовавшееся после таяния ледника.
2. Озеро со сплавиной.
3. Торфяное необлесенное болото.
4. Хвойный лес на верховом болоте.

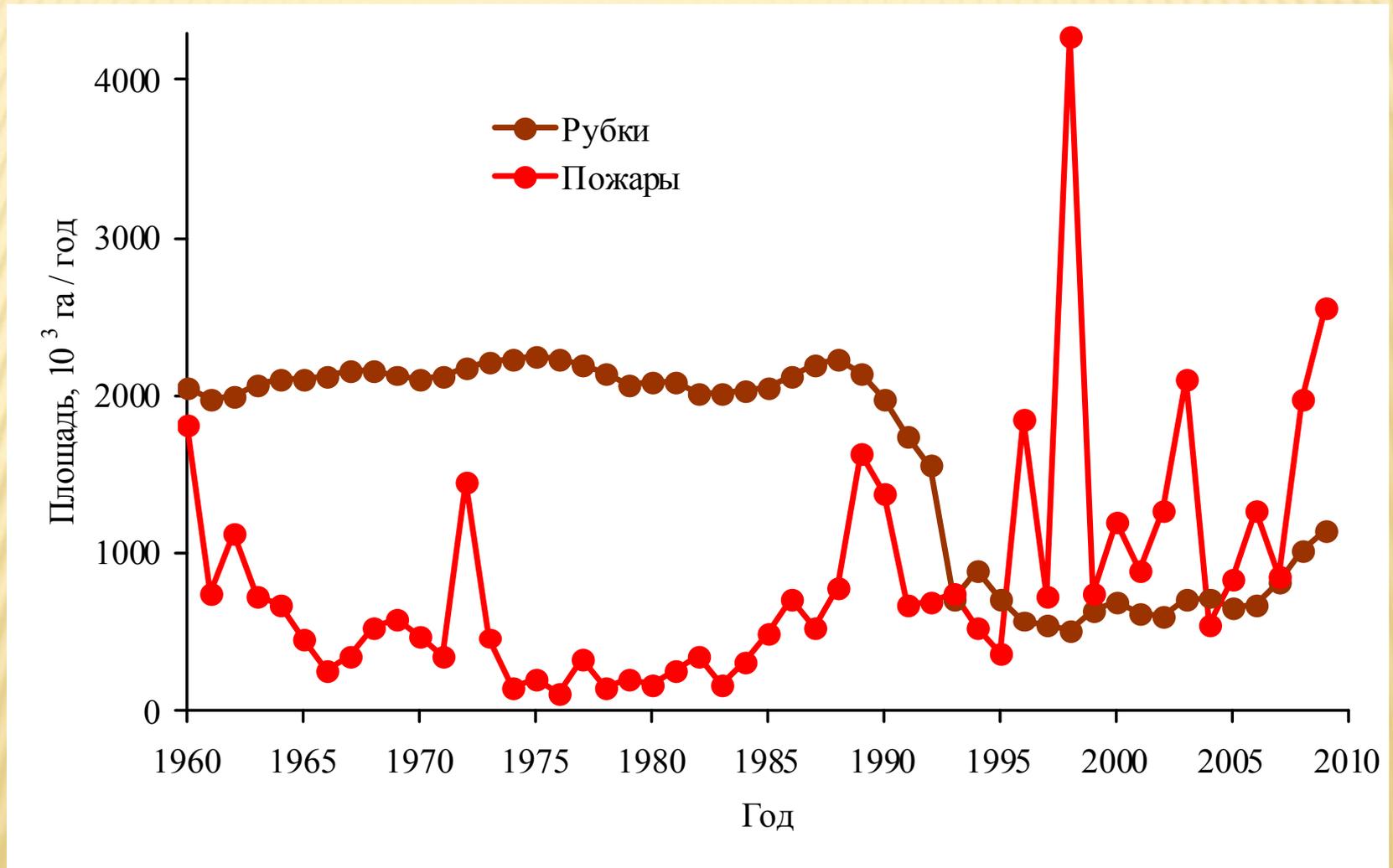


Вторичные автогенные сукцессии

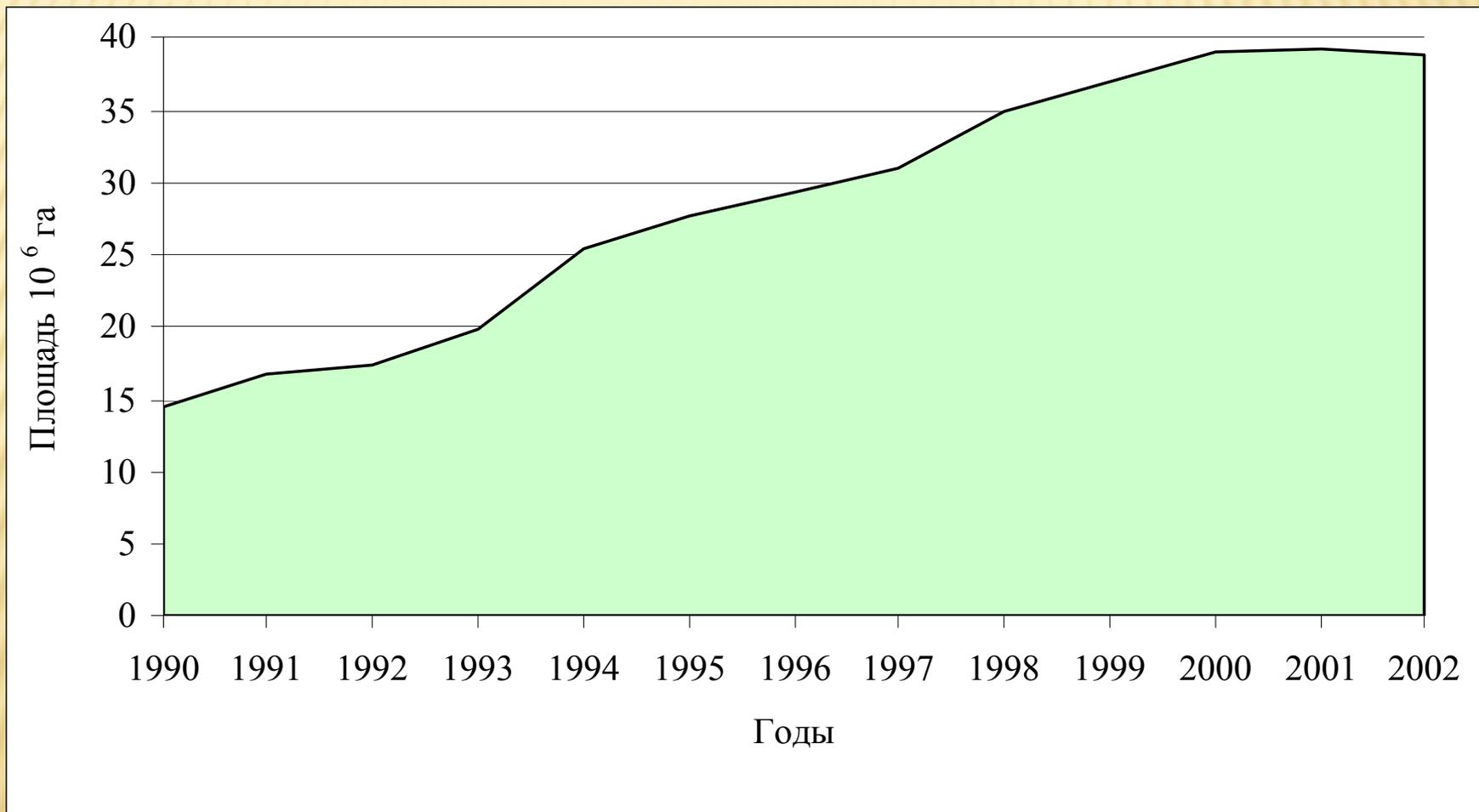
- ✘ 1. Сукцессии после рубок и пожаров в лесах.
- ✘ 2. Сукцессии на выведенных из оборота пахотных землях.
- ✘ 3. Постпастбищная демутационная сукцессия.



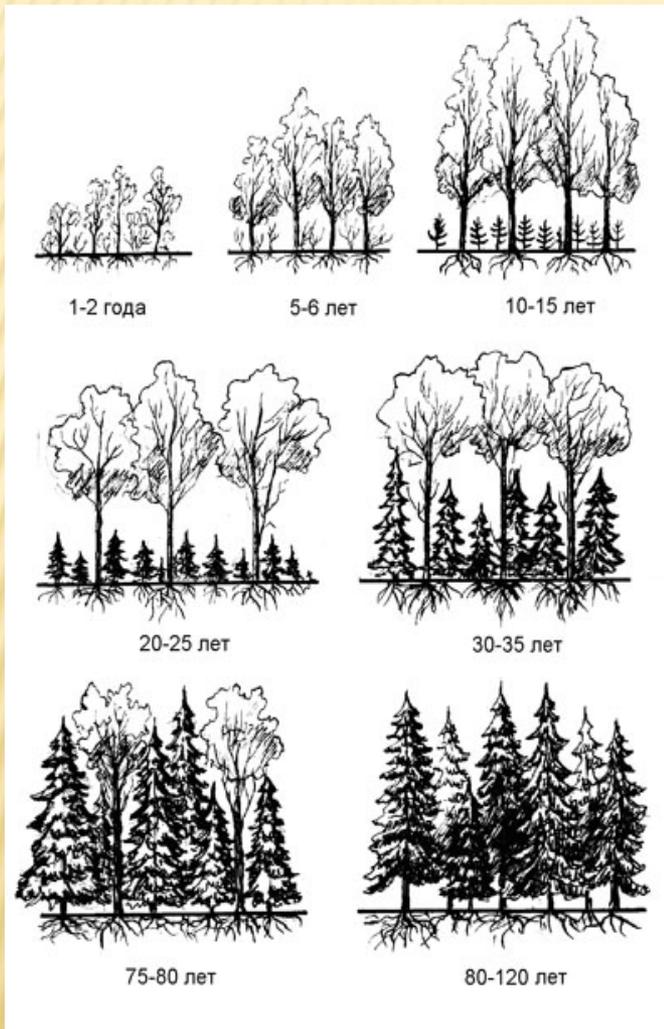
Площади сплошных рубок и деструктивных пожаров в лесах России



Динамика площадей залежных земель в России



Вторичная сукцессия: зарастание таежной вырубki



1-5 лет - кустарниковая стадия

5-30 лет – лиственный
молодняк

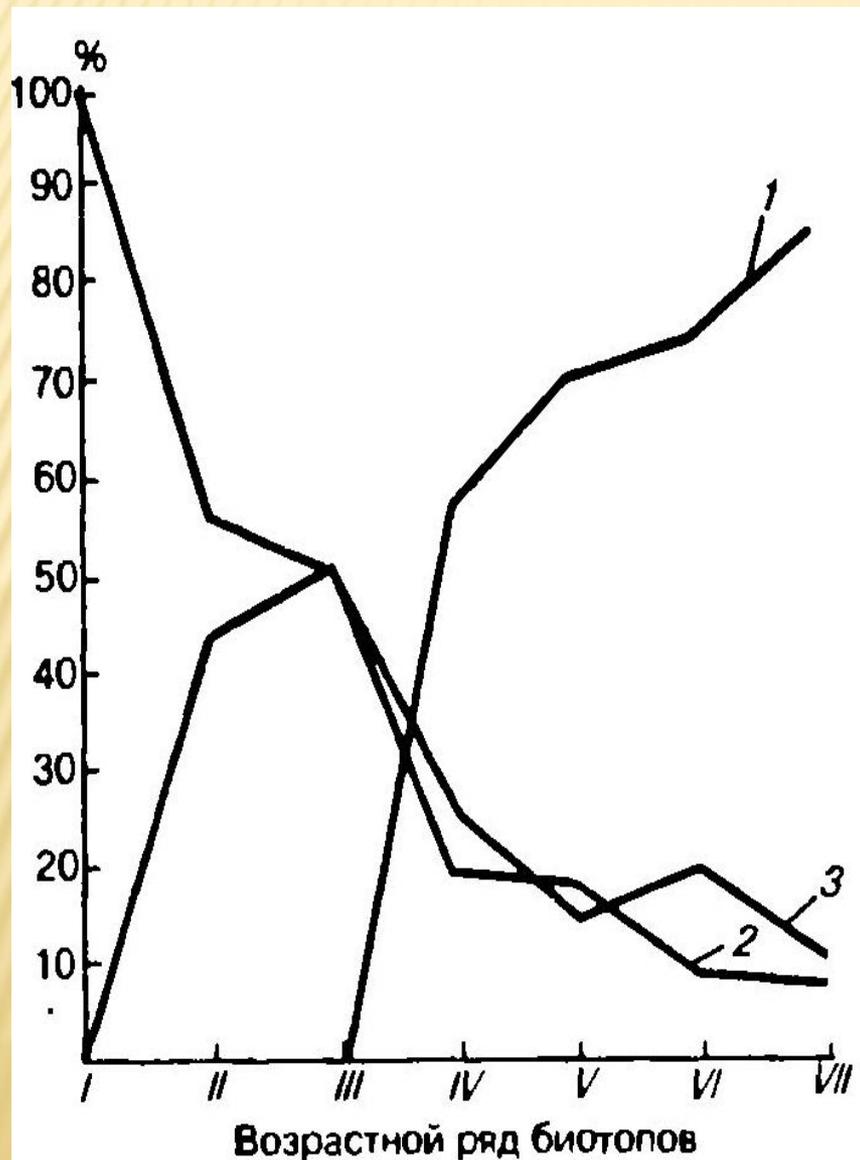
30-50 лет – лиственный лес с
подростом ели

50-80 лет – смешанный лес

80-150 лет – одновозрастный
ельник

>150 лет – разновозрастный
ельник

Встречаемость разных групп птиц на разных стадиях восстановления дубрав (Белгородская обл.)



1 – гнездование на деревьях,

2 – гнездование на кустарниках,

3 – гнездование на земле.

I – свежая вырубка,

II – молодая поросль

III – сомкнутая поросль

IV – жердняк

V – средневозрастный лес

VI – спелый лес

VII – старовозрастный лес

Антропогенные сукцессии: пастбищная дигрессия

Деградация экосистемы при высокой интенсивности выпаса.

Пастбищная дигрессия в степях: проективное покрытие уменьшается в 2 раза, высота травостоя – в 2 раза, чистая первичная продукция – в 4 раза.



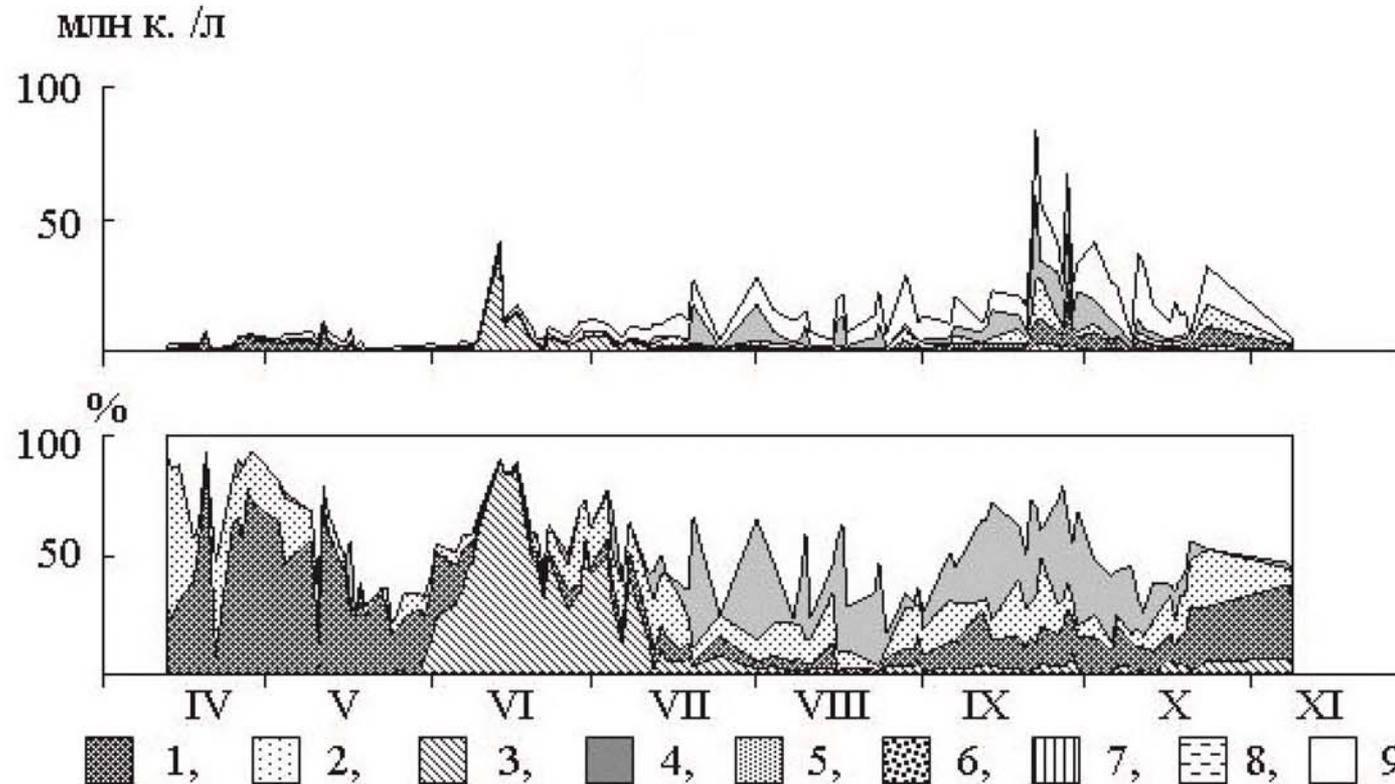
Управление сукцессиями

- ✘ 1. Посев и посадка леса.
- ✘ 2. Содействие естественному лесовосстановлению.
- ✘ 3. Восстановление степей.
- ✘ 4. Рекультивация.



Сезонные сукцессии планктонных сообществ

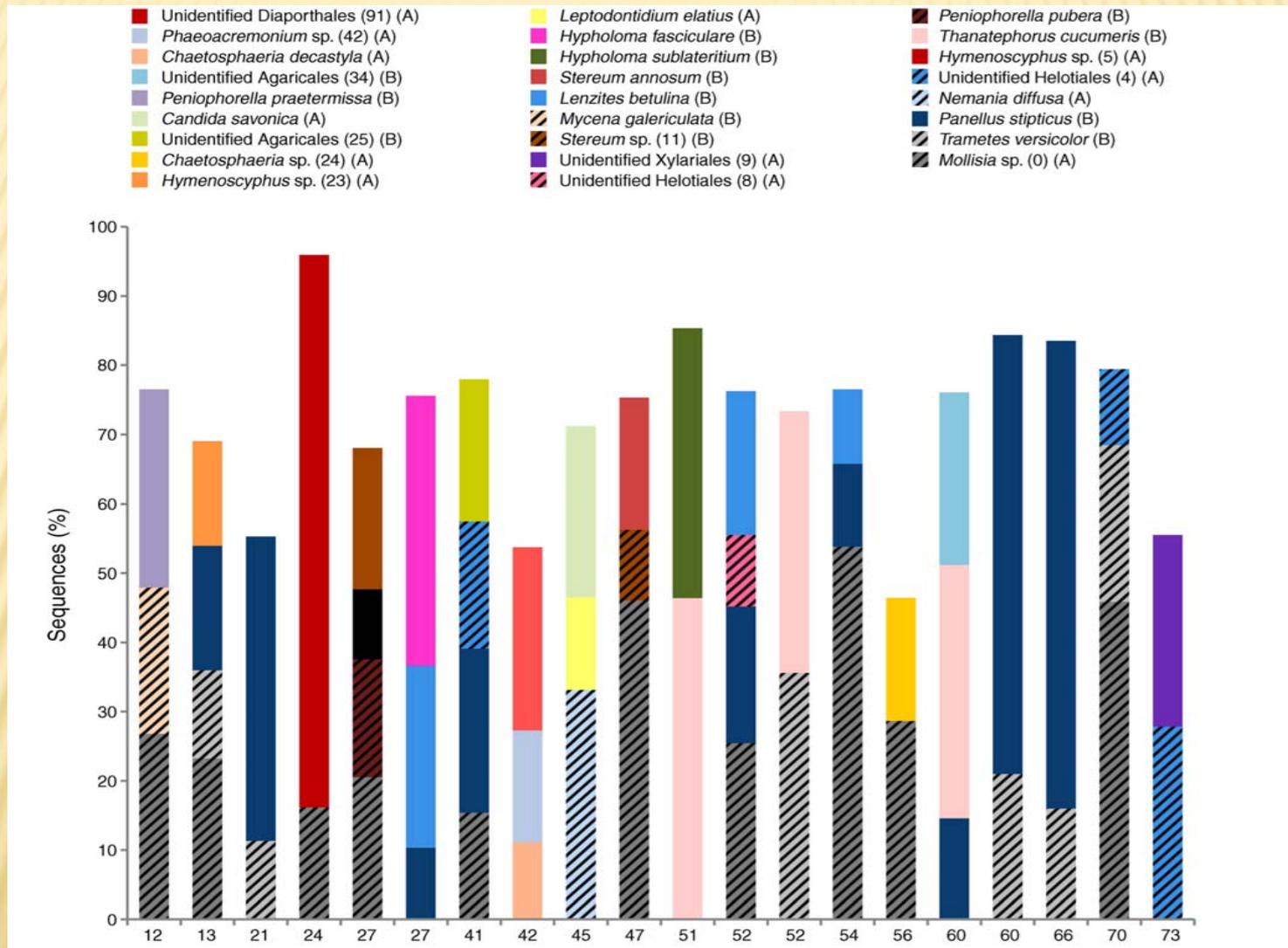
Смена доминирующих видов водорослей в низовьях р. Ока



Виды: 1 – *Stephanodiscus hanzschii*, 2 – *Stephanodiscus sp. sp.*, 3 – *Skeletonema subsalsum*, 4 – *Microcystis pulverea*, 5 – *Discostella stelligera*, 6 – *Cyclotella meneghiniana*, 7 – *Aulacoseira granulata*, 8 – *Melosira varians*, 9 – прочие.

Гетеротрофная сукцессия

Смена видов грибов при разложении древесины дуба



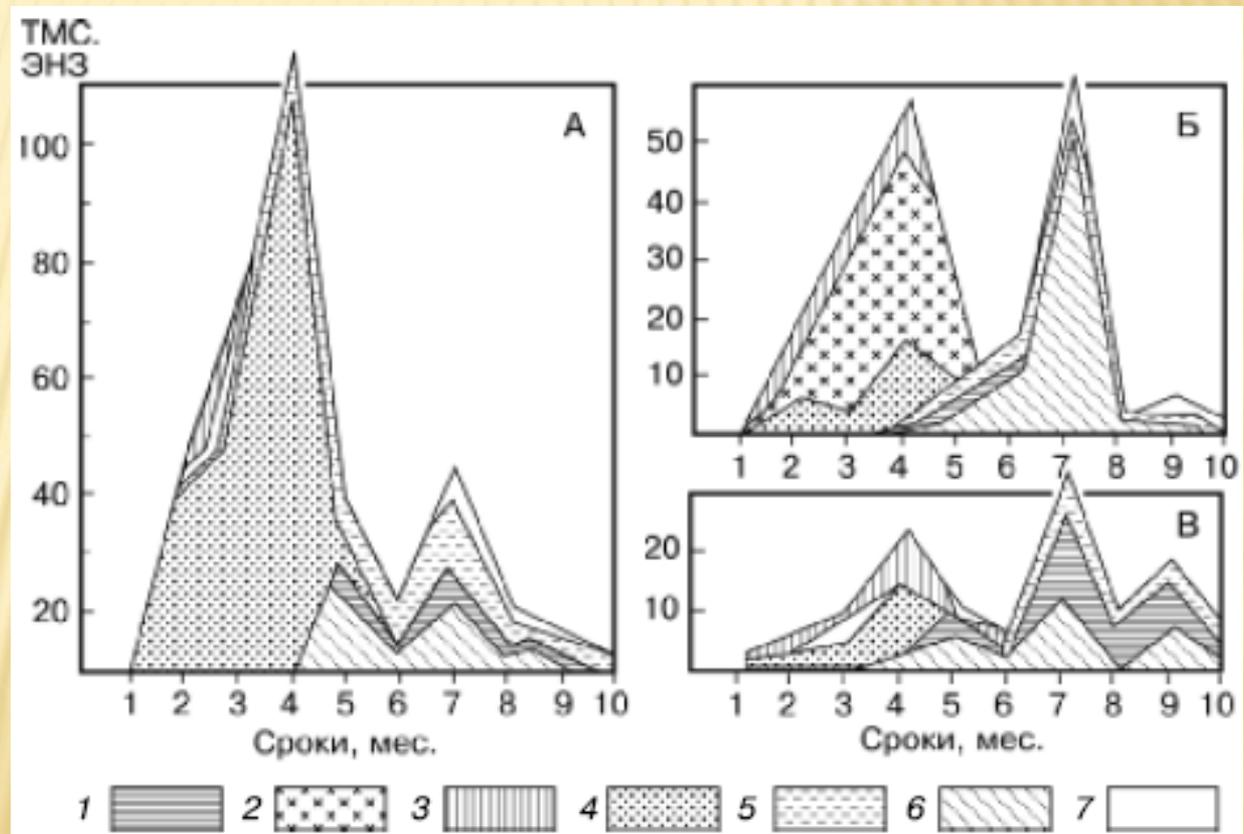
Потеря массы древесины, %

van der Val et al., 2015

Гетеротрофная сукцессия

Изменение численности разных групп микроартропод в ходе сукцессии при разложении растительных остатков клевера (А), картофельной ботвы (Б), ячменя (В).

- 1 – панцирные клещи;
- 2 – клещи-аноетиды;
- 3 – гипопусы аноетид;
- 4 – тироглифоидные клещи;
- 5 – их гипопусы;
- 6 – коллемболы;
- 7 – прочие группы



Сравнительная характеристика стадий и климакса

Параметр	Стадии	Климакс
Диапазоны толерантности видов		
Жизненные стратегии по Мак-Артуру		
Жизненные стратегии по Раменскому		
Популяционные взаимодействия		
Потоки энергии		
Видовое богатство		

Сравнительная характеристика стадий и климакса

Параметр	Стадии	Климакс
Диапазоны толерантности видов	Широкие	Узкие
Жизненные стратегии по Мак-Артуру		
Жизненные стратегии по Раменскому		
Популяционные взаимодействия		
Потоки энергии		
Видовое богатство		

Сравнительная характеристика стадий и климакса

Параметр	Стадии	Климакс
Диапазоны толерантности видов	Широкие	Узкие
Жизненные стратегии по Мак-Артуру	r-виды	K-виды
Жизненные стратегии по Раменскому		
Популяционные взаимодействия		
Потоки энергии		
Видовое богатство		

Сравнительная характеристика стадий и климакса

Параметр	Стадии	Климакс
Диапазоны толерантности видов	Широкие	Узкие
Жизненные стратегии по Мак-Артуру	r-виды	K-виды
Жизненные стратегии по Раменскому	Эксплеренты	Виоленты Пациенты
Популяционные взаимодействия		
Потоки энергии		
Видовое богатство		

Сравнительная характеристика стадий и климакса

Параметр	Стадии	Климакс
Диапазоны толерантности видов	Широкие	Узкие
Жизненные стратегии по Мак-Артуру	r-виды	K-виды
Жизненные стратегии по Раменскому	Эксплеренты	Виоленты Патиенты
Популяционные взаимодействия	Конкуренция	Симбиоз
Потоки энергии		
Видовое богатство		

Сравнительная характеристика стадий и климакса

Параметр	Стадии	Климакс
Диапазоны толерантности видов	Широкие	Узкие
Жизненные стратегии по Мак-Артуру	r-виды	K-виды
Жизненные стратегии по Раменскому	Эксплеренты	Виоленты Патиенты
Популяционные взаимодействия	Конкуренция	Симбиоз
Потоки энергии	$NEP > 0$ ($NEP < 0$)	$NEP = 0$
Видовое богатство		

Сравнительная характеристика стадий и климакса

Параметр	Стадии	Климакс
Диапазоны толерантности видов	Широкие	Узкие
Жизненные стратегии по Мак-Артуру	r-виды	K-виды
Жизненные стратегии по Раменскому	Эксплеренты	Виоленты Патиенты
Популяционные взаимодействия	Конкуренция	Симбиоз
Потоки энергии	$NEP > 0$ ($NEP < 0$)	$NEP = 0$
Видовое богатство	Малое на ранних стадиях, высокое на средних	Среднее или высокое