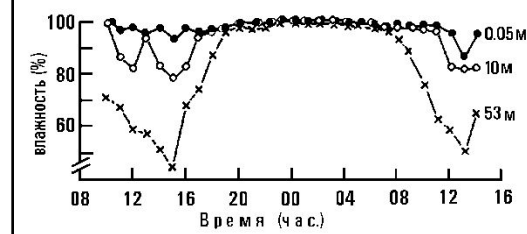
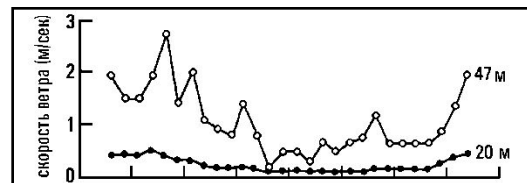
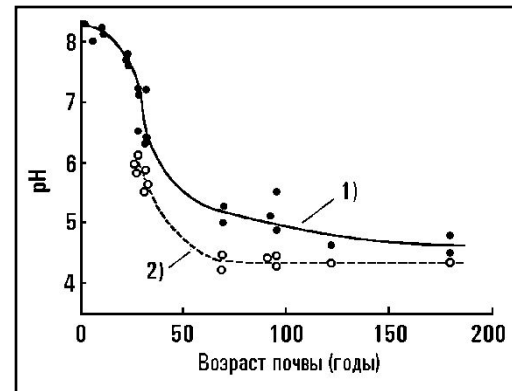
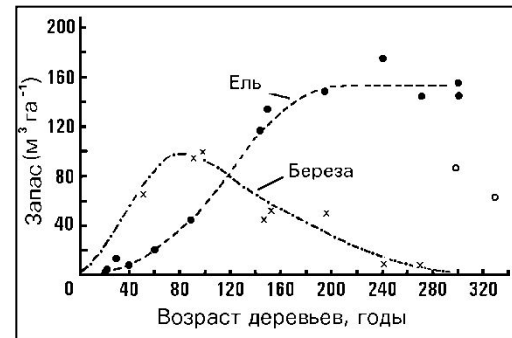
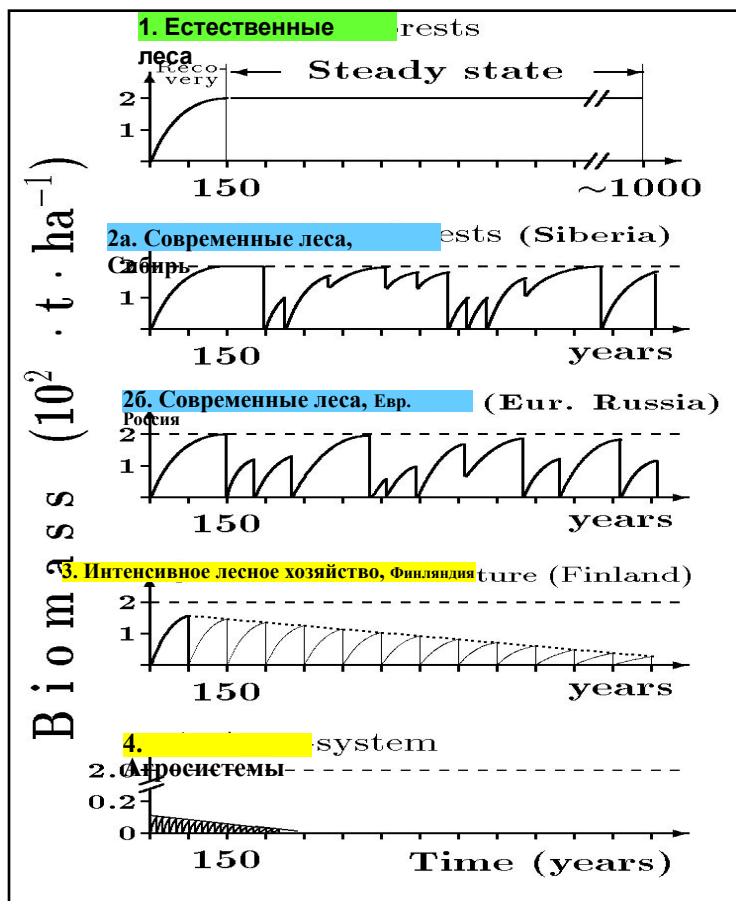


# Экология

## Лекция 10.

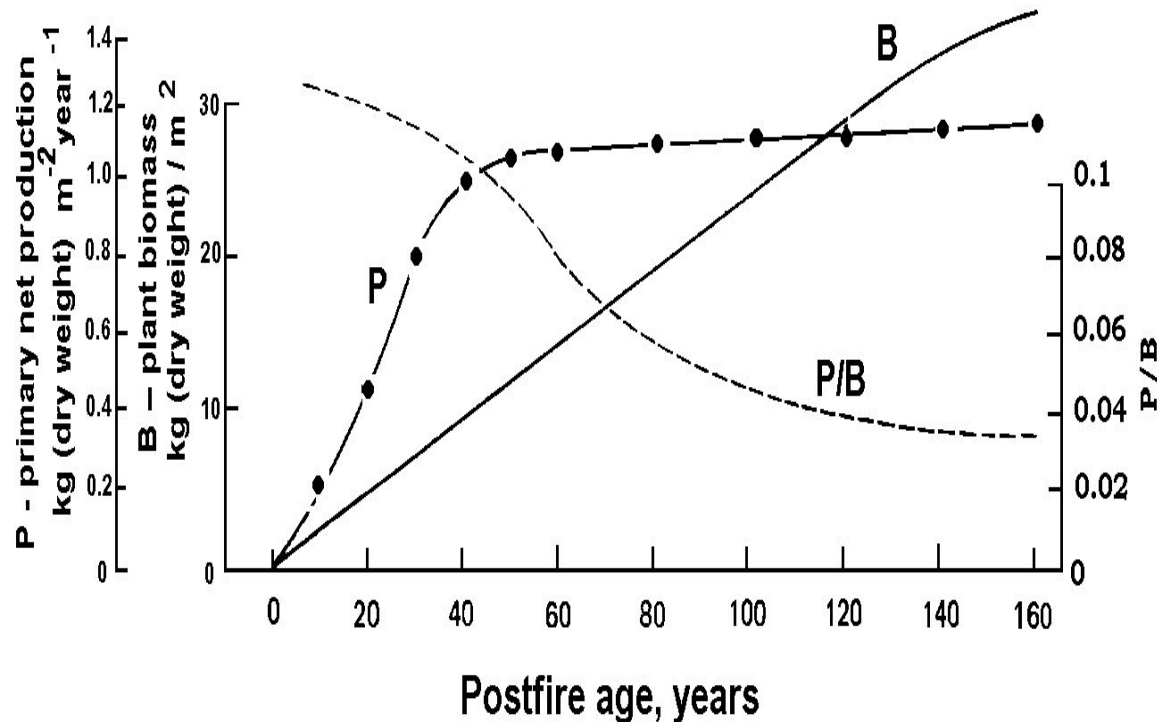
### Восстановительная динамика (продолжение), средообразующая роль. Деградация сообществ

13-04-17



Динамика характеристик  
**бореальных лесов** в целом в  
процессе восстановления  
(формирования)

# Восстановление характеристик сообществ после пожаров



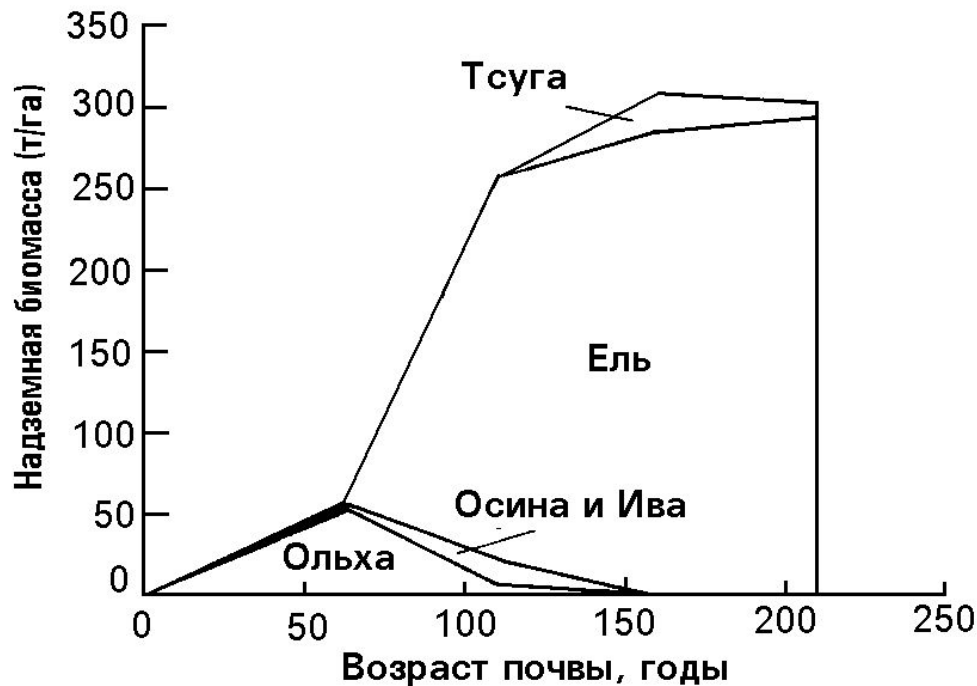
Годовая надземная чистая первичная продукция (P), биомасса (B) и отношение P/B в ходе восстановления дубравы после пожара на о. Лонг Айленд, штат Нью-Йорк (по данным Whittaker, Woodwell, 1968, 1969)

**Время восстановления**

**Продуктивности ~ 60 лет**

**Биомассы ~ 200 лет**

# Динамика участия видов в формировании сообществ в процессе **первичных** сукцессий

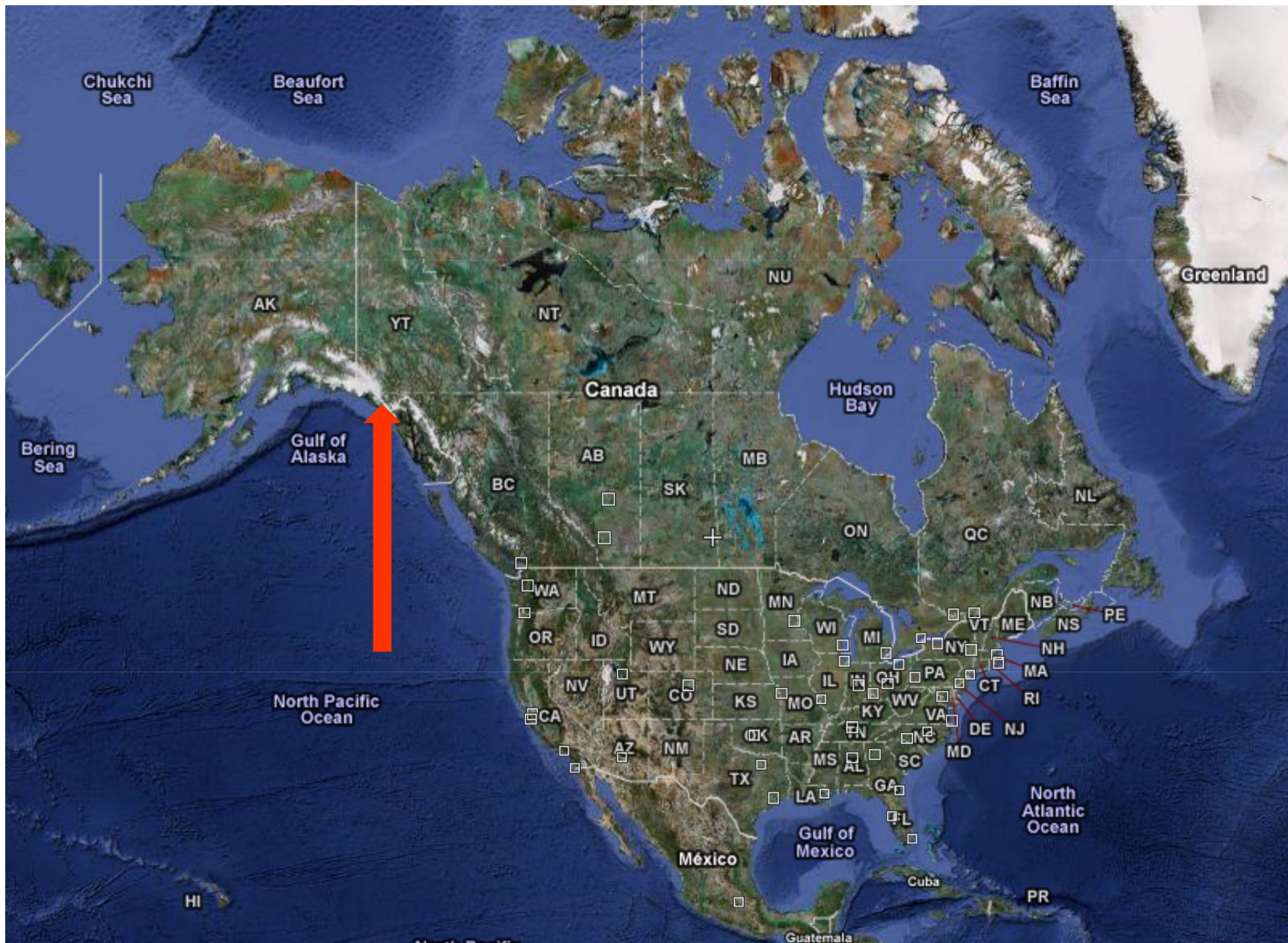


- Распределение надземной биомассы видов древесных растений в ходе сукцессии после отступления ледника (**Глейчер Бей, Аляска**) (по: Bormann, Sidle, 1990).

**Время восстановления структуры и биомассы древесного яруса ~ 150 – 200 лет**



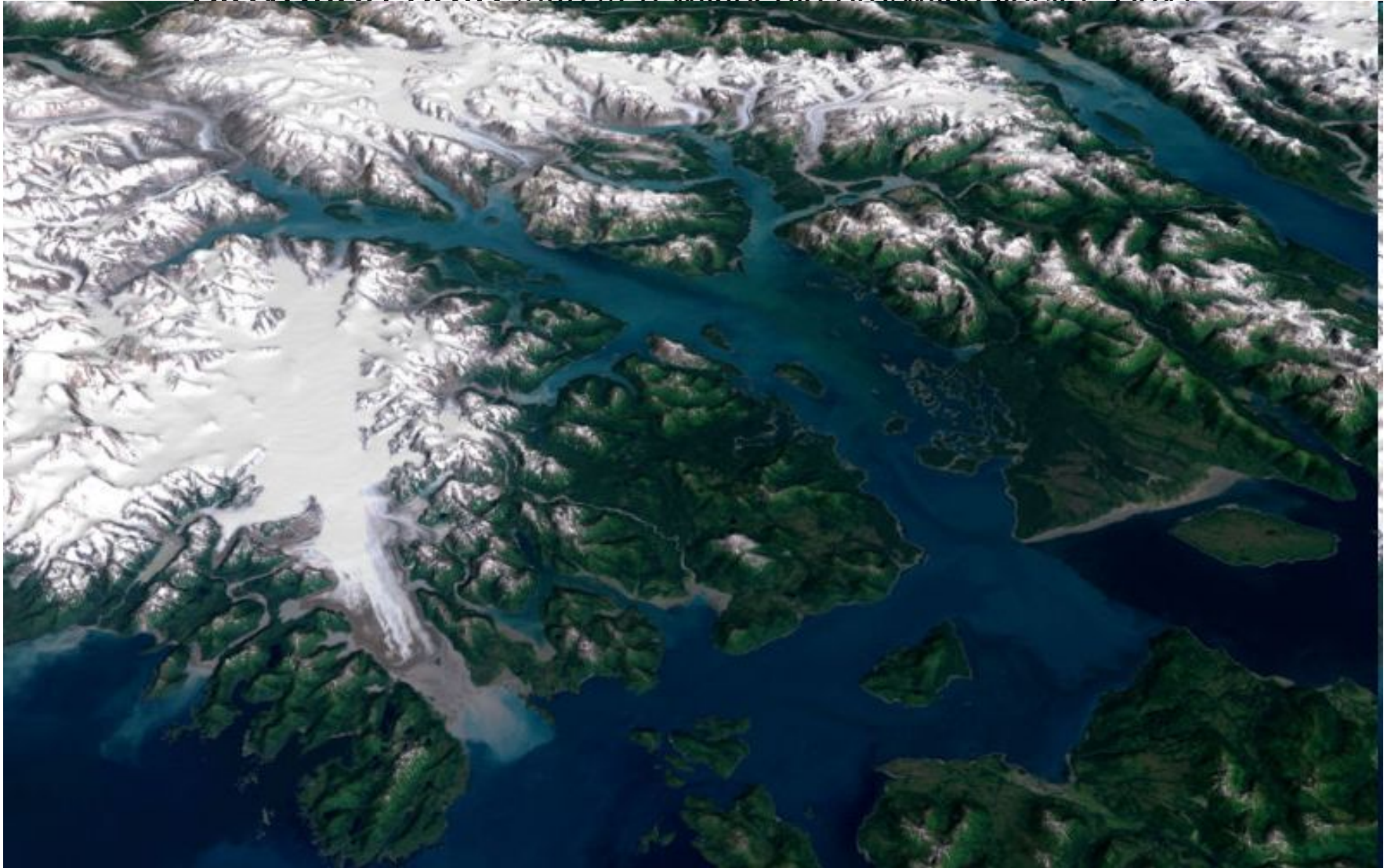
# Расположение залива Глейчер Бэй





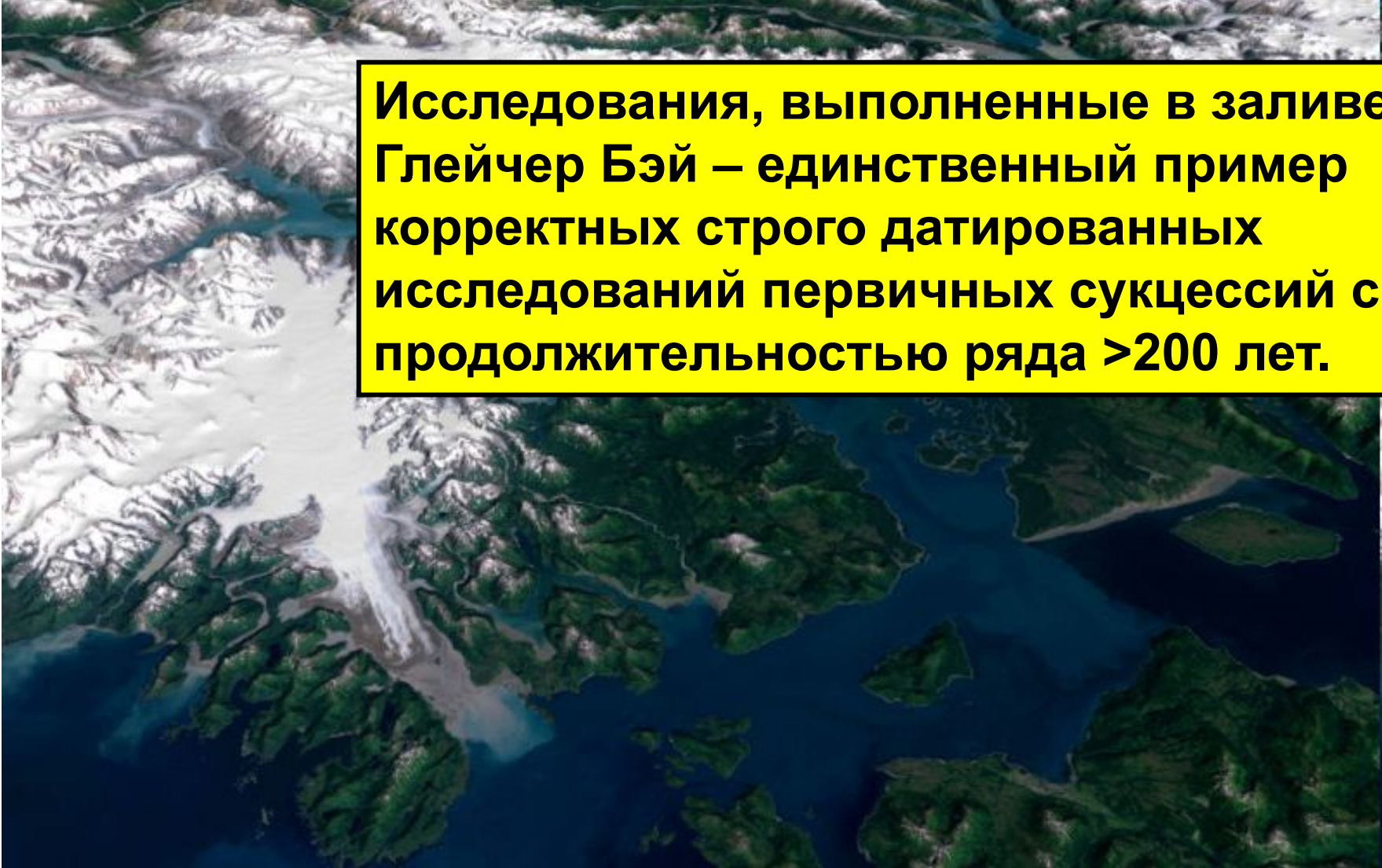
# Глейчер Бэй, Аляска

Visualization of Glacier Bay, based on [Landsat](#) Visualization of Glacier Bay, based on Landsat imagery and [USGS](#) elevation data ([http://en.wikipedia.org/wiki/Glacier\\_Bay](http://en.wikipedia.org/wiki/Glacier_Bay))



# Глейчер Бэй, Аляска

Visualization of Glacier Bay, based on [Landsat](#) Visualization of Glacier Bay, based on Landsat imagery and [USGS](#) elevation data ([http://en.wikipedia.org/wiki/Glacier\\_Bay](http://en.wikipedia.org/wiki/Glacier_Bay))

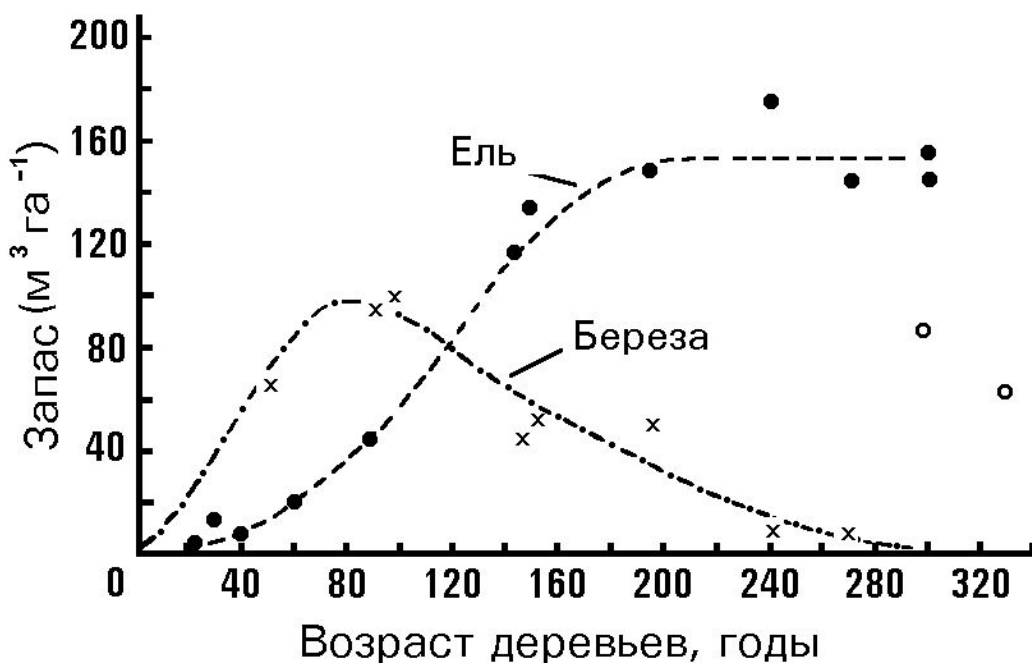


**Исследования, выполненные в заливе Глейчер Бэй – единственный пример корректных строго датированных исследований первичных сукцессий с продолжительностью ряда >200 лет.**

# Динамика участия видов в формировании сообществ в процессе восстановительных сукцессий

Изменение запаса древесины в древесном ярусе лесных сообществ сформировавшихся после пожаров. Северная Финляндия.

Незалитые кружки – сообщества, нарушенные массовыми ветровалами (по: Siren, 1955).



**Время восстановления структуры и биомассы древесного яруса ~ 200 лет**



# Основные этапы восстановительной динамики бореальных лесных сообществ являются общими

- **30 лет** - восстановление основного набора видов бореальных лесных сообществ
- **60 лет** - восстановление продуктивности сообществ
- **150—200 лет** - восстановление биомассы, характеристик верхних горизонтов почвы, восстановление большинства компонентов сообществ
- **300—500 лет** - полное восстановление сообществ (возрастная структура древесного яруса)

## **Время восстановления подчиненных компонентов**

- Травяно-кустарничковый ярус**
- Подстилка**
- Мохово-лишайниковый ярус**

**существенно различается в разных типах  
лесных сообществ**



# Средообразующая функция лесов

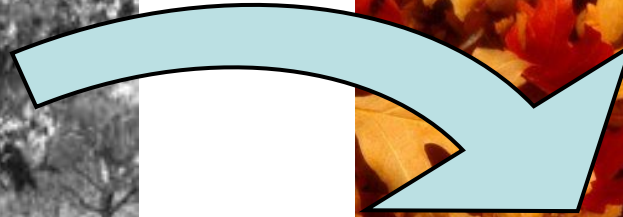
- **Световой и температурный режимы**
- **Водный режим**
- **Физико - химические характеристики  
почвы**

# Лесная подстилка один из важнейших биогенных горизонтов [Al-Fe подзолистых грубогумусовых] ПОЧВ таежных лесов





# Формирование среды в биогеоценозах

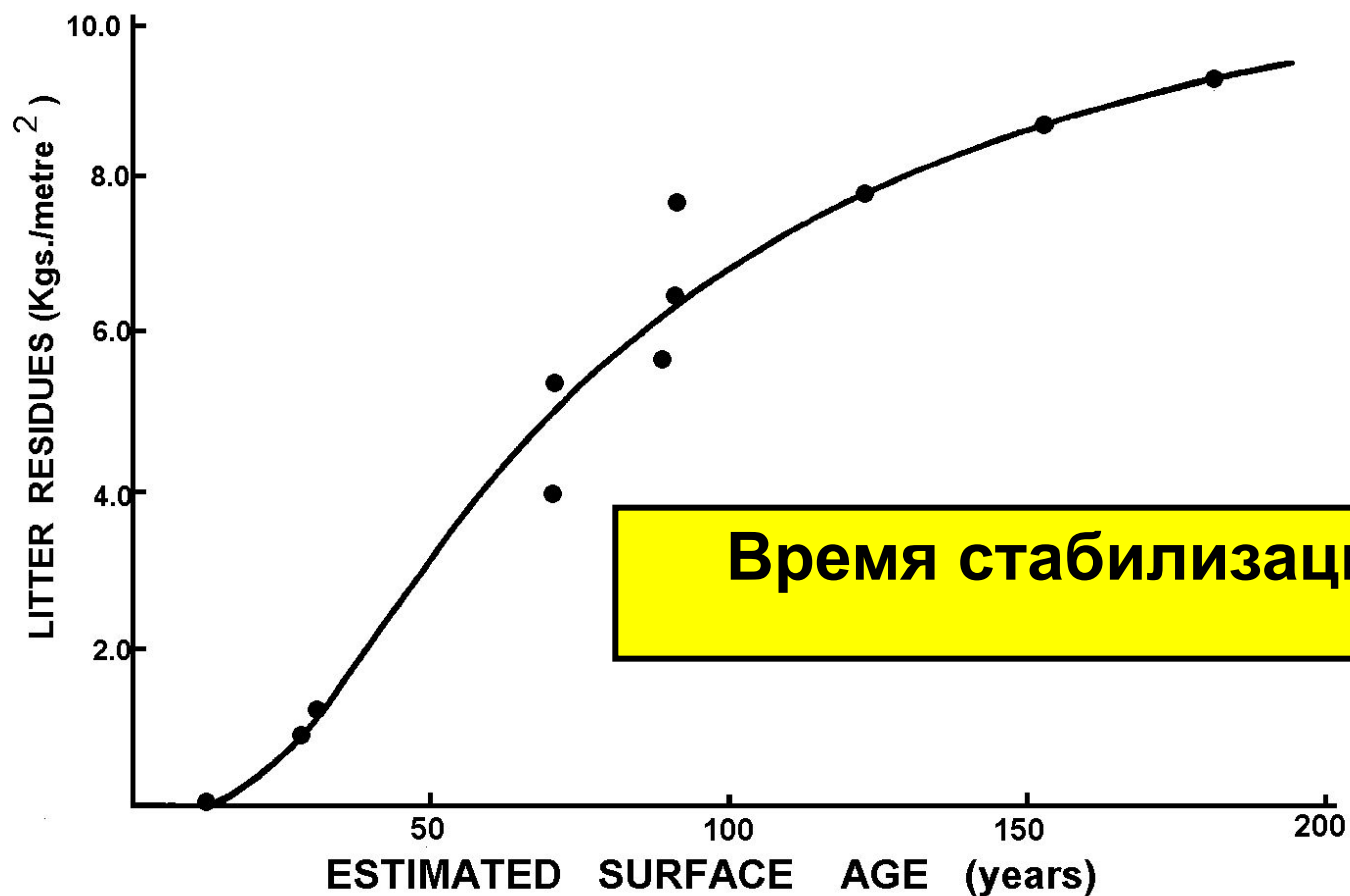


**Область концентрации питательных веществ, поступающих с опадом**

**Область сбора питательных веществ корнями растений**

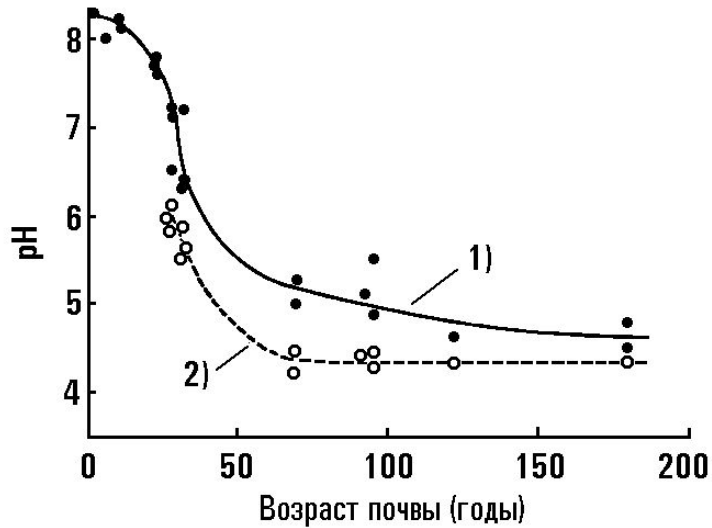
# Трансформация характеристик исходных местообитаний в процессе формирования (восстановления) лесных экосистем

Изменение запасов лесной подстилки в ходе первичных сукцессий в зависимости от давности отступления ледника (по R.L.Crocker,



**Время стабилизации ~ 200 ЛЕТ**

# Трансформация характеристик исходных местообитаний в процессе формирования (восстановления) лесных экосистем (2)



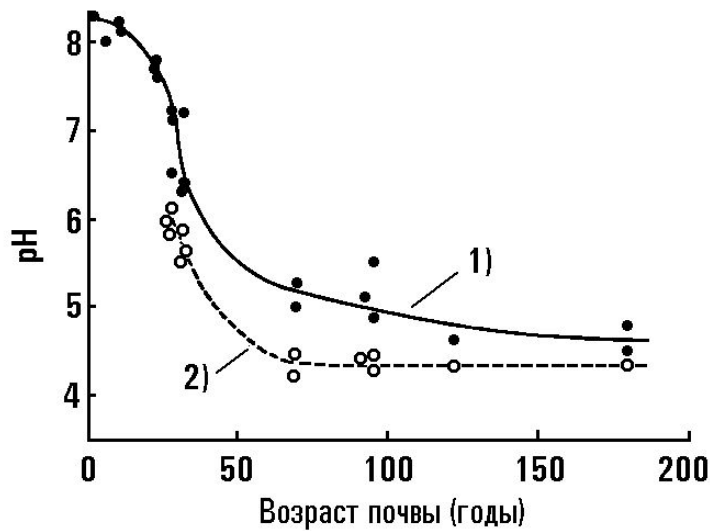
**Изменение pH верхних минеральных горизонтов почвы и лесной подстилки** в зависимости от давности освобождения территории от ледника (Глейчер Бэй, Аляска) (по: Crocker, Major, 1955):

- 1) - минеральные горизонты;
- 2) - подстилка.



**pH верхних почвенных горизонтов** в бореальных смешанных лесах при различной давности пожара; северная тайга, Квебек, Канада (по: Brais et al., 1993; с изменениями).

# Трансформация характеристик исходных местообитаний в процессе формирования (восстановления) лесных экосистем (2)



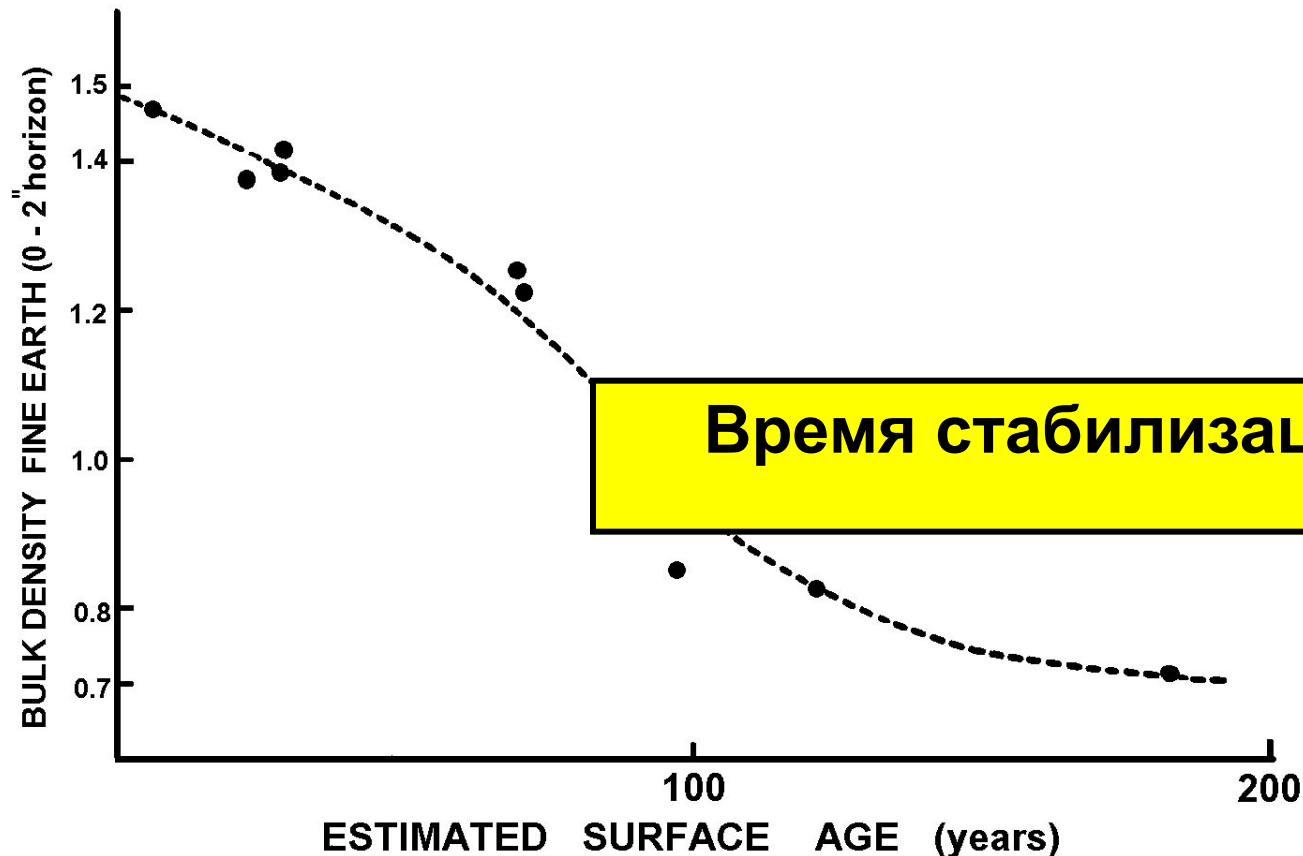
**Время стабилизации химических характеристик верхних горизонтов почвы в ходе первичных и вторичных сукцессий ~ 150 ЛЕТ**

Квебек, Канада (по: Brais et al., 1993; с изменениями).



# Трансформация характеристик исходных местообитаний в процессе формирования лесных экосистем (3)

**Объемная плотность верхних минеральных горизонтов почвы** [в пересчете на содержание частиц размером меньше 2 мм] в зависимости от давности отступления ледника (по R.L.Crocker, J.Major, 1955).



Сообщества за счет формирования лесной подстилки существенно [в 2—5 раз] увеличивают количество влаги, аккумулируемой в верхних горизонтах почвы.  
( Молчанов, 1952; 1960)

Следствие: уменьшение поверхностного стока. Лесные сообщества снижают коэффициент поверхностного стока в 3-11 раз по сравнению со сплошными гарями, дорогами, пашнями и существенно уменьшают вероятность наводнений. (Китредж, 1951; Молчанов, 1952; 1960; Miller, 1976; Горбатенко и др., 1977; Vormann, Likens, 1979 1995; Паулюкявичус, 1989; Jarvis et all, 1989)

# Формирование верхних (органогенных) – главных для функционирования биогеоценоза – горизонтов почв

- В результате, в процессе первичных (или вторичных) сукцессий формируются верхние органические или органо-минеральные горизонты почв, в которых концентрации доступных питательных веществ ~ в 100 раз превышают их концентрации в нижележащих горизонтах.

# Следствие этого процесса:

Вертикальное распределение всасывающих корней (<2 мм) изменяется в процессе сукцессий:

- на ранних стадиях (до 100 лет) корни распределены по всей доступной толще почвы (50 и более см)
- в стационарных (климаксовых) лесах, основная масса всасывающих корней распределена в верхних 10 – 20 см

- **Это явление имеет уровень эмпирического закона и выполняется во всех лесных сообществах: как бореальных, так и тропических.**
- **Реализуется это правило 2-мя способами:**
  - **сменой видов древесных растений с глубоко распределенной корневой системой (осина, береза, сосна) на виды с поверхностной корневой системой → ель**
  - **перераспределением основной массы всасывающих корней (сосна)**

***Формирование  
микроклимата***



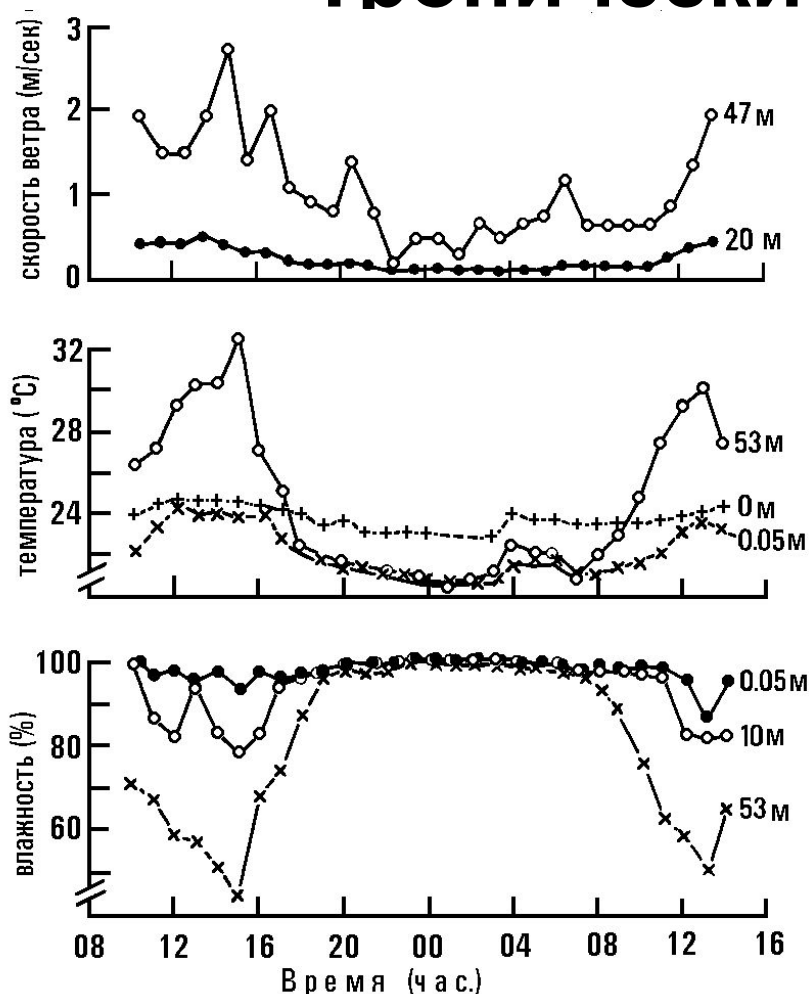


**Тропические дождевые леса**



# Средообразующая функция лесов – климат(1)

## Тропические дождевые леса



Суточные изменения скорости ветра, температуры воздуха, относительной влажности воздуха на различной высоте в пологе древесного яруса. Равнинные дождевые леса. Пасо, Малайя. 21- 22 ноября 1973 г. (Aoki, Yabuki and Koyama, 1978.).

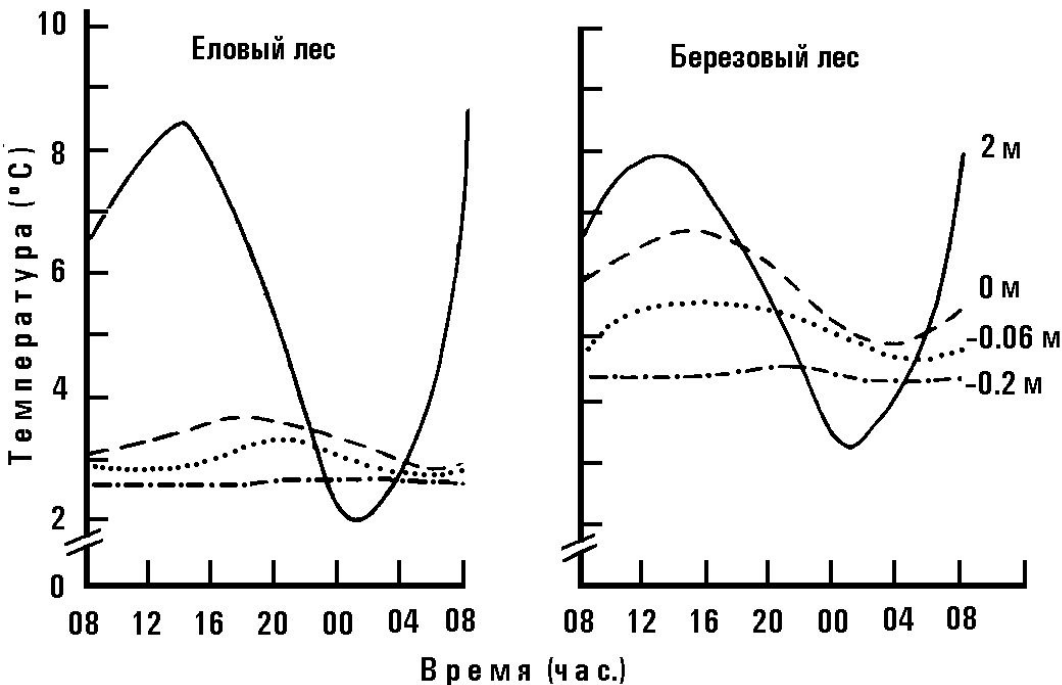
# Бореальные леса





# Средообразующая функция лесов – климат(2)

## Северные бореальные леса



Суточное изменение температуры почвы на различной глубине в еловом (давность нарушения свыше 150 лет) и березовом (давность нарушения ~60 лет) лесу. Ясный день, 21 июня 1951 г. Северная Финляндия (по: Siren, 1955).

- В тропических лесах в приземном слое воздуха суточные градиенты основных микроклиматических факторов (скорость ветра, относительная влажность воздуха, температура уменьшаются ~ в 10 раз по сравнению с градиентами над пологом леса.
- В бореальных лесах постоянные микроклиматические условия формируются на границе органического и минерального горизонтов (подстилка и мохово-лишайниковый ярус)

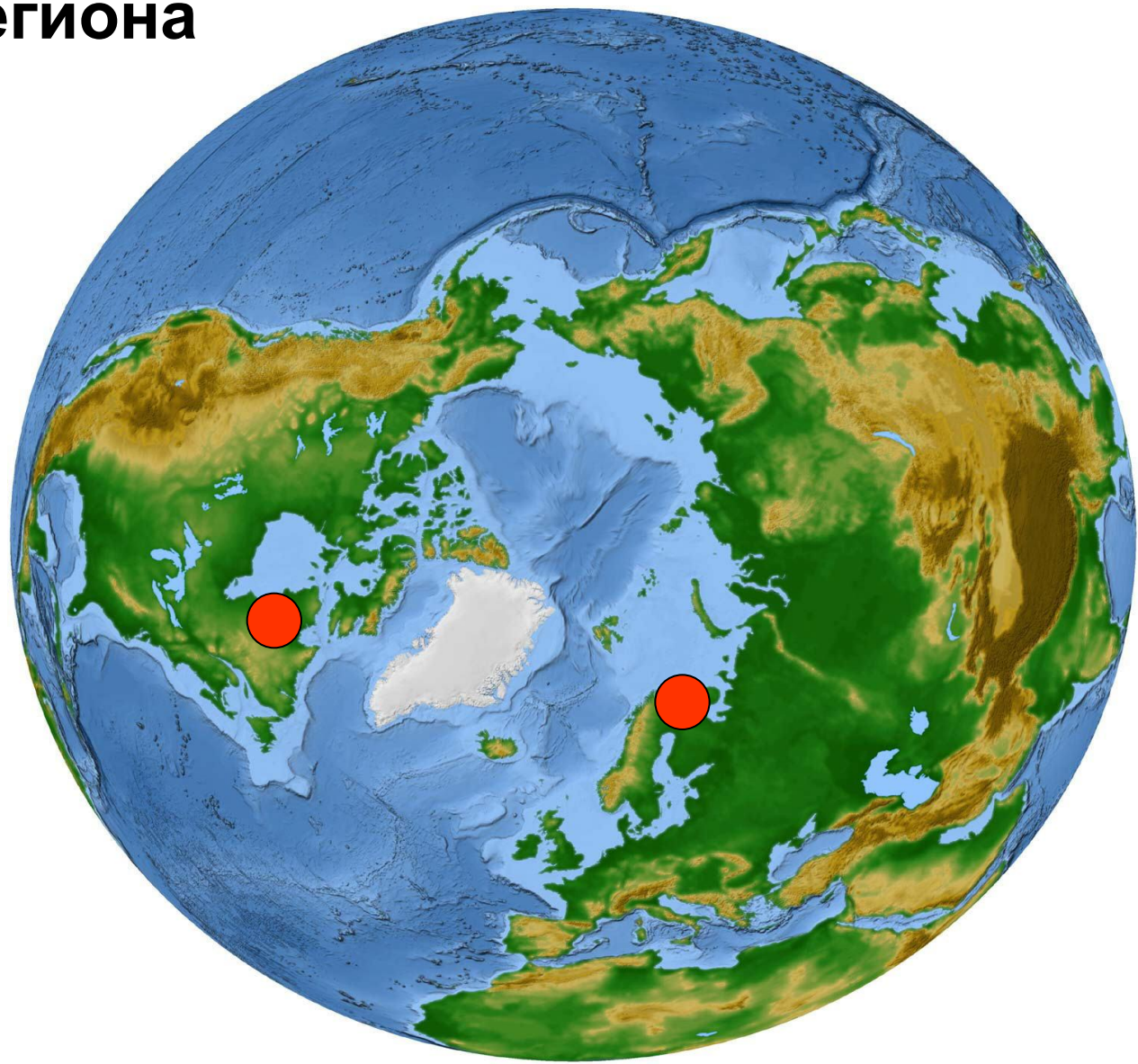
**Идентичность программ  
функционирования лесов одного  
типа в разных географических  
регионах**



- **Параметры восстановительной динамики Лишайникового покрова - компонента северных разреженных бореальных лесов с доминированием:**
- *Pinus sylvestris, Larix sibirica, Picea mariana, Pinus banksiana*

**совпадают**

**Красными точками показано расположение  
сравниваемых объектов на территории  
Арктического региона**



## Кольский полуостров Сосновые леса

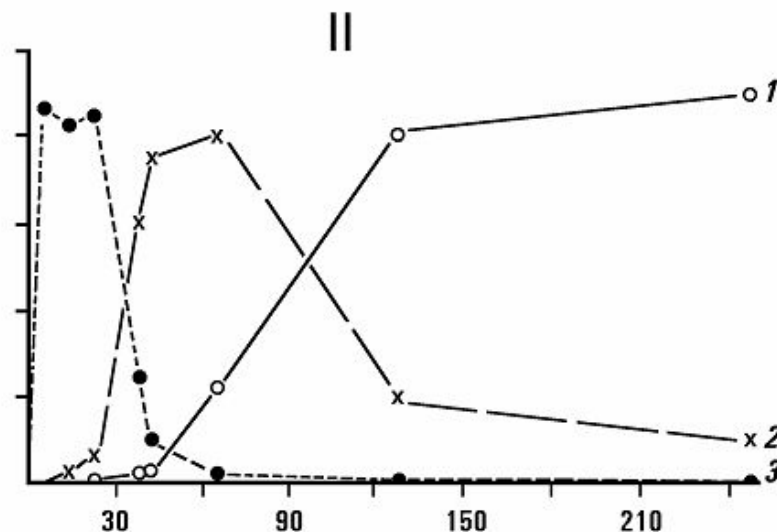
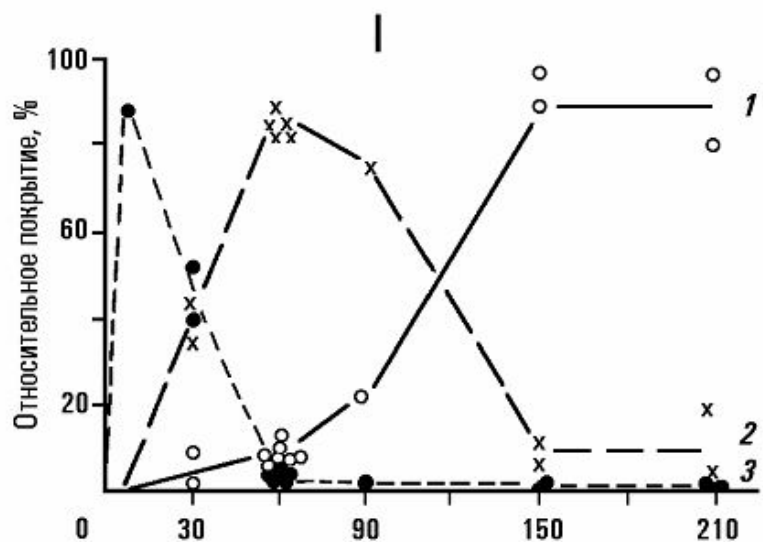
## Полуостров Лабрадор Еловые леса



**Рис. 1.** Участие различных видов лишайников в формировании мохово-лишайникового яруса **I** – в лишайниковых сосновых лесах Кольского полуострова (по [1]) и **II** – в елово-лишайниковых редколесьях полуострова Лабрадор (Канада) (по данным [13]). **1** – *Cladina stellaris*, **2** – *Cladina arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *Cladonia uncialis*, **3** – *Cladonia* spp. (*C. deformis*, *C. cornuta*, *C. crispata*, *C. gracilis*)

Кольский полуостров  
Сосновые леса

Полуостров Лабрадор  
Еловые леса



**Время и последовательность** стадий восстановления лишайникового покрова в лишайниковых сосновых лесах Европейского севера

и лишайниковых редколесьях из *Picea mariana* на территории Северной Америки

**совпадают**

Время и последовательность стадий восстановления лишайникового покрова в лишайниковых сосновых лесах Европейского севера и лишайниковых редколесьях из *Picea mariana* на территории Северной Америки **одинаковы.**



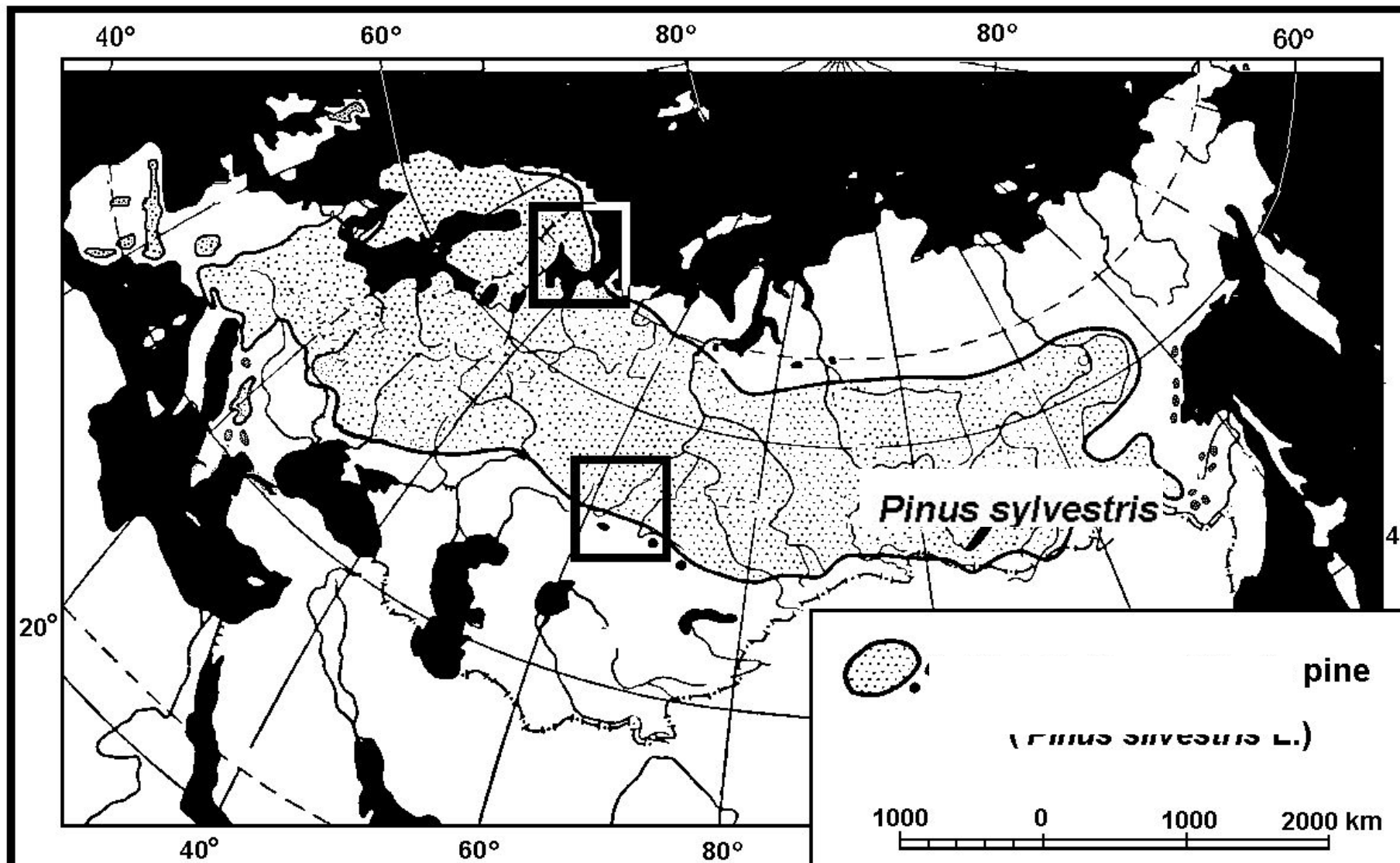
# Толщина лесной подстилки

основного органического горизонта северных алюминиево-железистых подзолистых грубогумусовых почв





# Ареал сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и положение (квадраты) сравниваемых регионов



# Толщина лесной подстилки

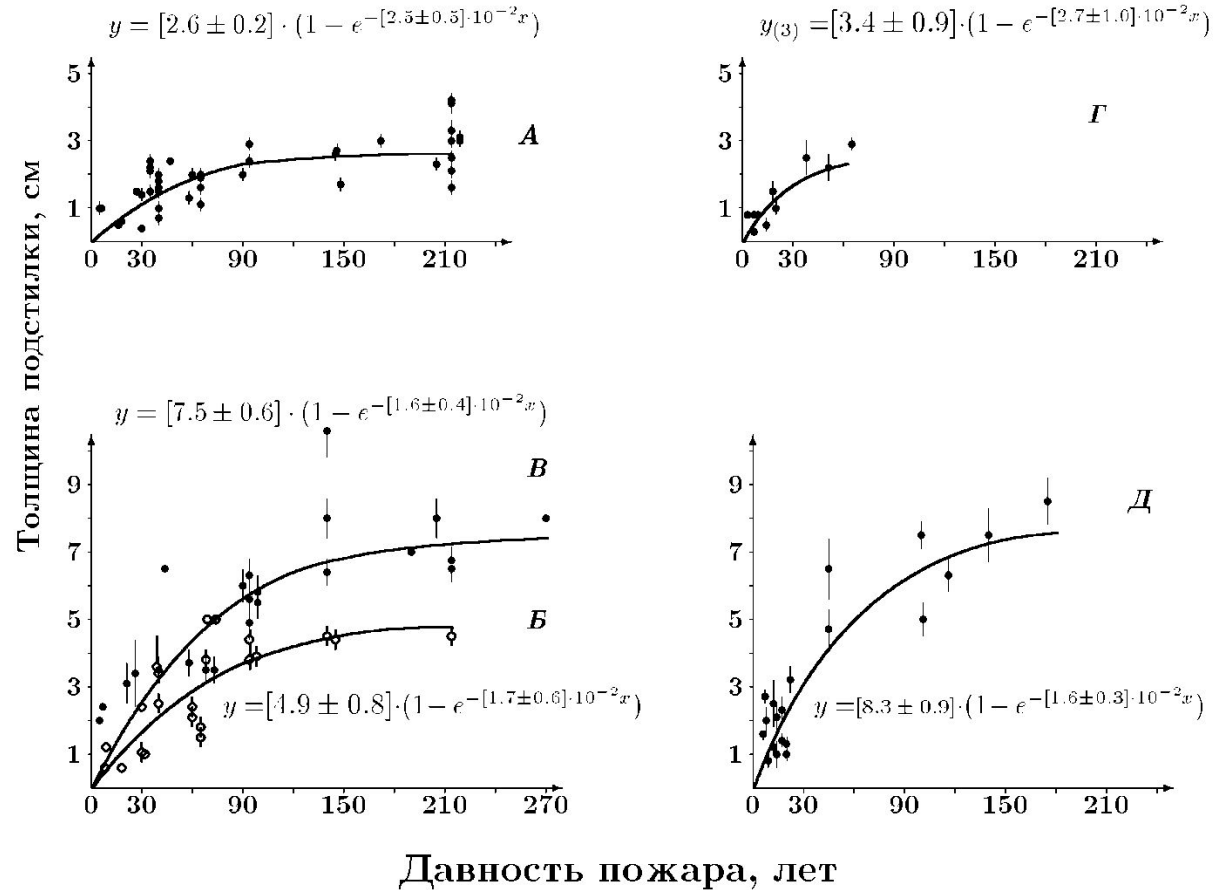


Рис. 9. Толщина лесной подстилки в сосновых лесах с различной давностью пожара.

Северная и средняя тайга: *а* – лишайниковые, *б* – зеленомошно-лишайниковые, *в* – зеленомошные;

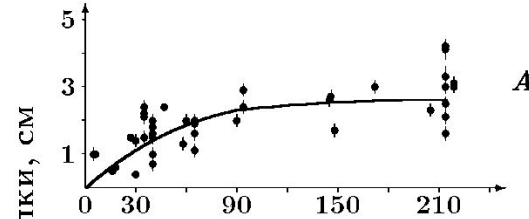
южная тайга и лесостепь: *г* – лишайниковые, *д* – зеленомошные.



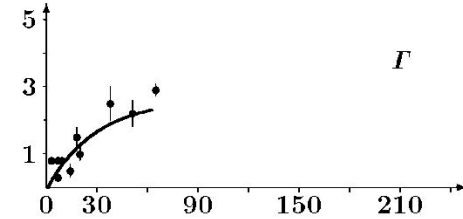
# Толщина лесной подстилки



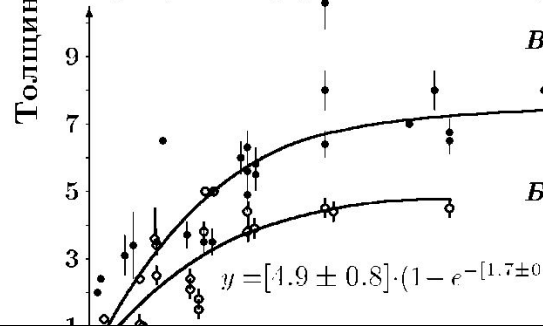
$$y = [2.6 \pm 0.2] \cdot (1 - e^{-[2.5 \pm 0.5] \cdot 10^{-2} x})$$



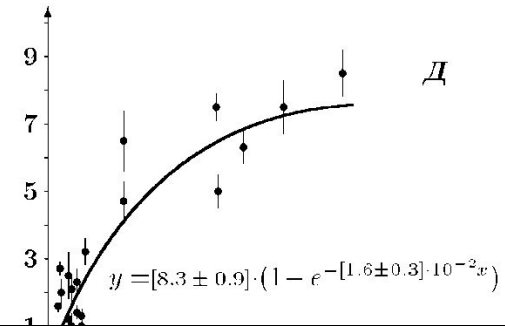
$$y_{(3)} = [3.4 \pm 0.9] \cdot (1 - e^{-[2.7 \pm 1.0] \cdot 10^{-2} x})$$



$$y = [7.5 \pm 0.6] \cdot (1 - e^{-[1.6 \pm 0.4] \cdot 10^{-2} x})$$



$$y = [1.9 \pm 0.8] \cdot (1 - e^{-[1.7 \pm 0.6] \cdot 10^{-2} x})$$



$$y = [8.3 \pm 0.9] \cdot (1 - e^{-[1.6 \pm 0.3] \cdot 10^{-2} x})$$

**Время восстановления :**

**Лишайниковая группа типов леса ~ 100 лет**

**Зеленомошный группа типов леса ~ 175 лет**

**Независимо от расположения сообществ! – на**

**северном или на южном пределе распространения**

**Скорость восстановления и время стабилизации лесной подстилки сосновых лесах одного типа на северном и южном пределе распространения совпадают.**

Стабилизация толщины лесной подстилки свидетельствует о **наступлении баланса** между работой автотрофного и гетеротрофного компонентов биогеоценоза и **равенстве** потоков синтеза и разложения.

Представленные примеры –  
эмпирическое доказательство  
фундаментальности понятия тип  
леса, тип лесного биогеоценоза

- Совпадение параметров восстановления (времени стабилизации и значение величины в стационарном состоянии) в одинаковых типах леса в разных частях ареала сосновых лесов – эмпирическое доказательство фундаментальности понятия тип леса, тип биогеоценоза.
- Независимо от того, где расположен данный тип биогеоценоза, он характеризуется одинаковой программой функционирования, равенство потоков синтеза и разложения (стабилизация толщины лесной подстилки) наблюдается в одно и то же время.

# Важнейшие следствия – свойства биогеоценозов:

- Биогеоценоз не просто набор видов; по сути - это образование, в определенной мере, аналогичное живому организму.
- *В генетическом коде организма записана программа, определяющая его развитие от одной клетки до взрослого состояния, и программа его функционирования во взрослом состоянии.*

# Важнейшие следствия – свойства биогеоценозов:

- **Тип биогеоценоза – это совокупная (сложенная из геномов составляющих биоценоз видов) программа формирования (или восстановления после разрушений) и программа функционирования в стационарном режиме.**

▪

- Любая программа обладает свойством накапливать ошибки. Одним из важнейших свойств жизни является поддержание «безошибочных» генетических программ.
- Осуществляется это на популяционном уровне путем конкурентного взаимодействия особей и элиминации не конкурентоспособных особей, накопивших ошибки в генетической программе .

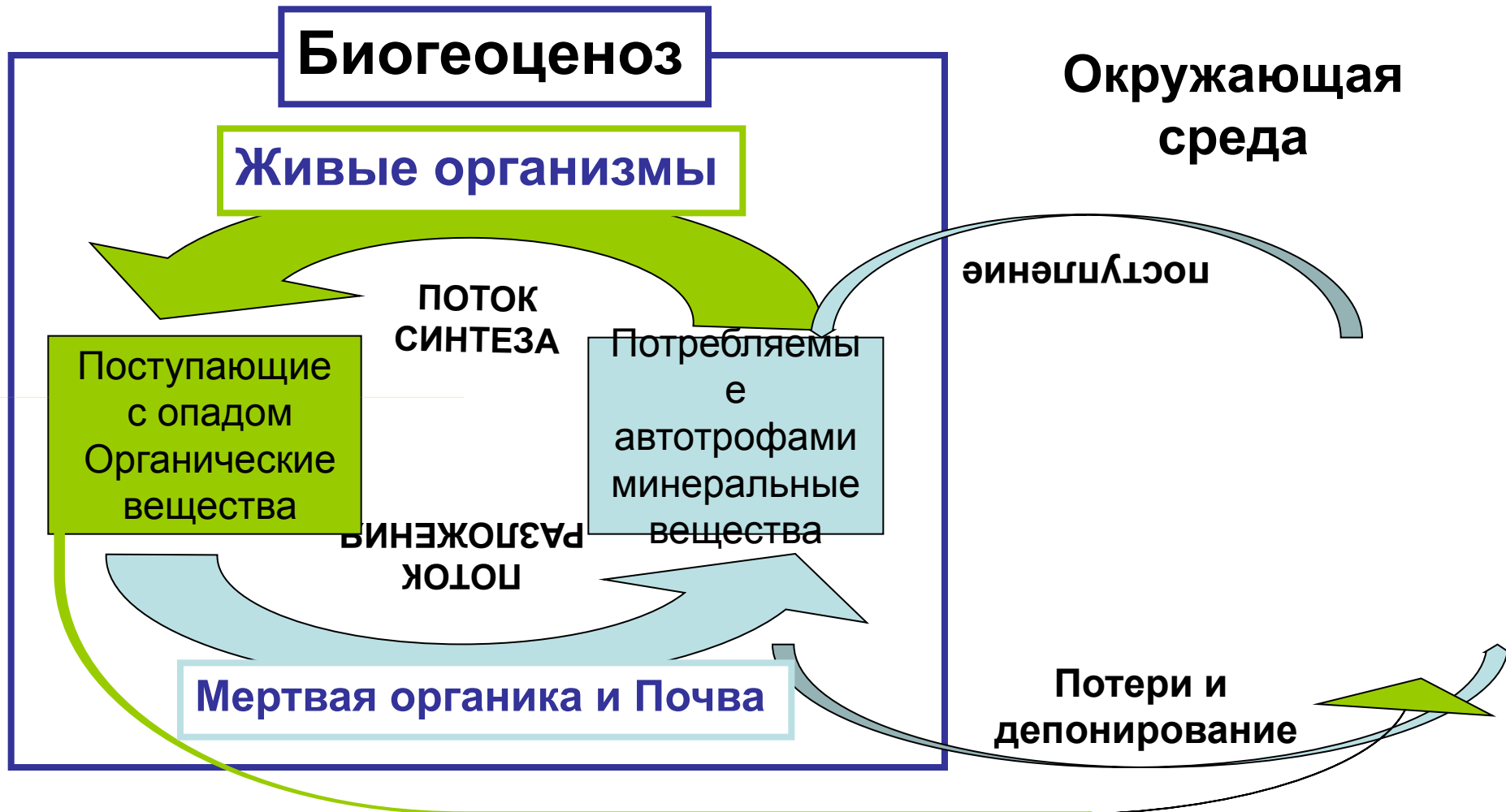




- Потоки (круговороты) веществ в экосистемах (биогеоценозах)

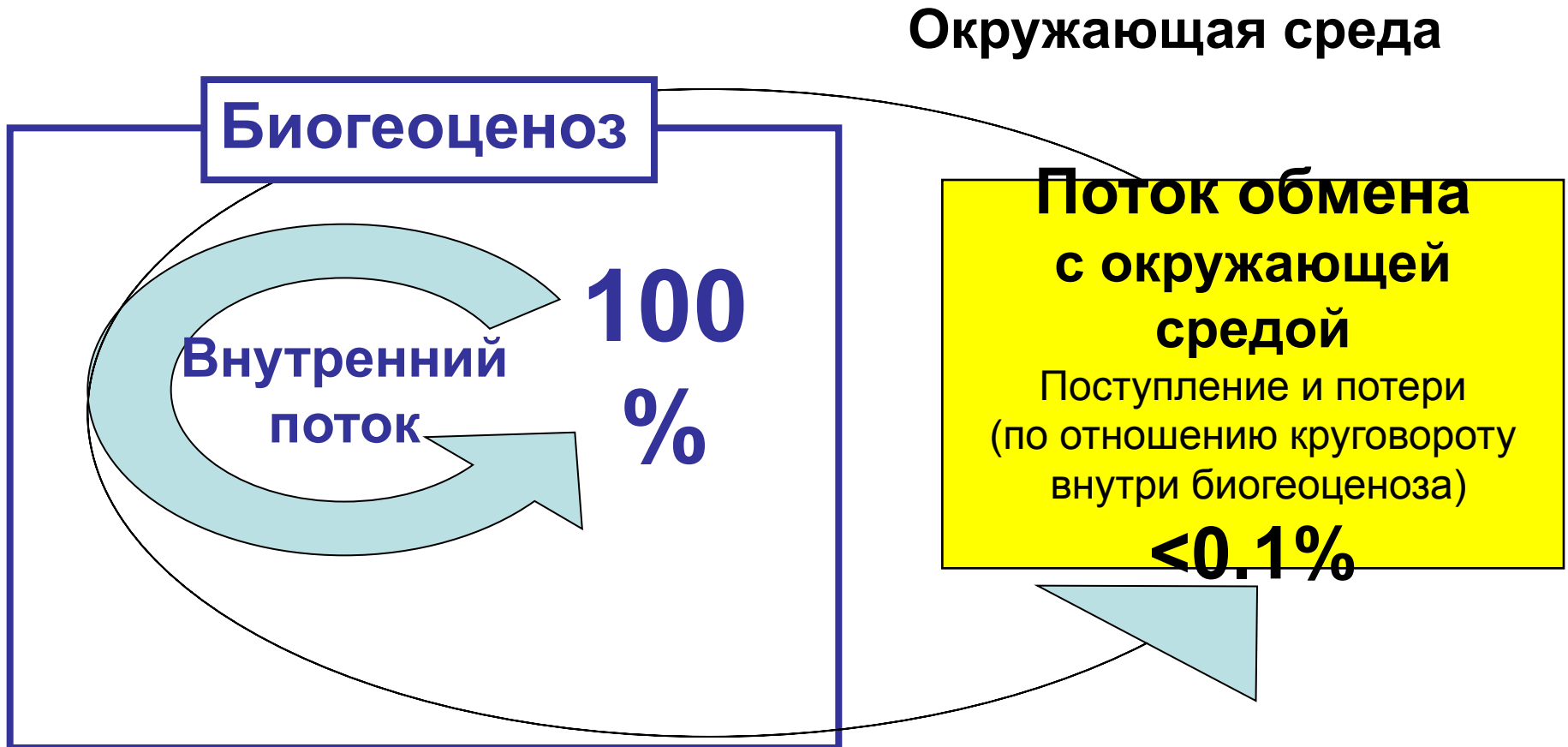
# Круговороты (потоки) веществ

- **Схема**



# Круговороты (потоки) накапливаемых сообществом веществ

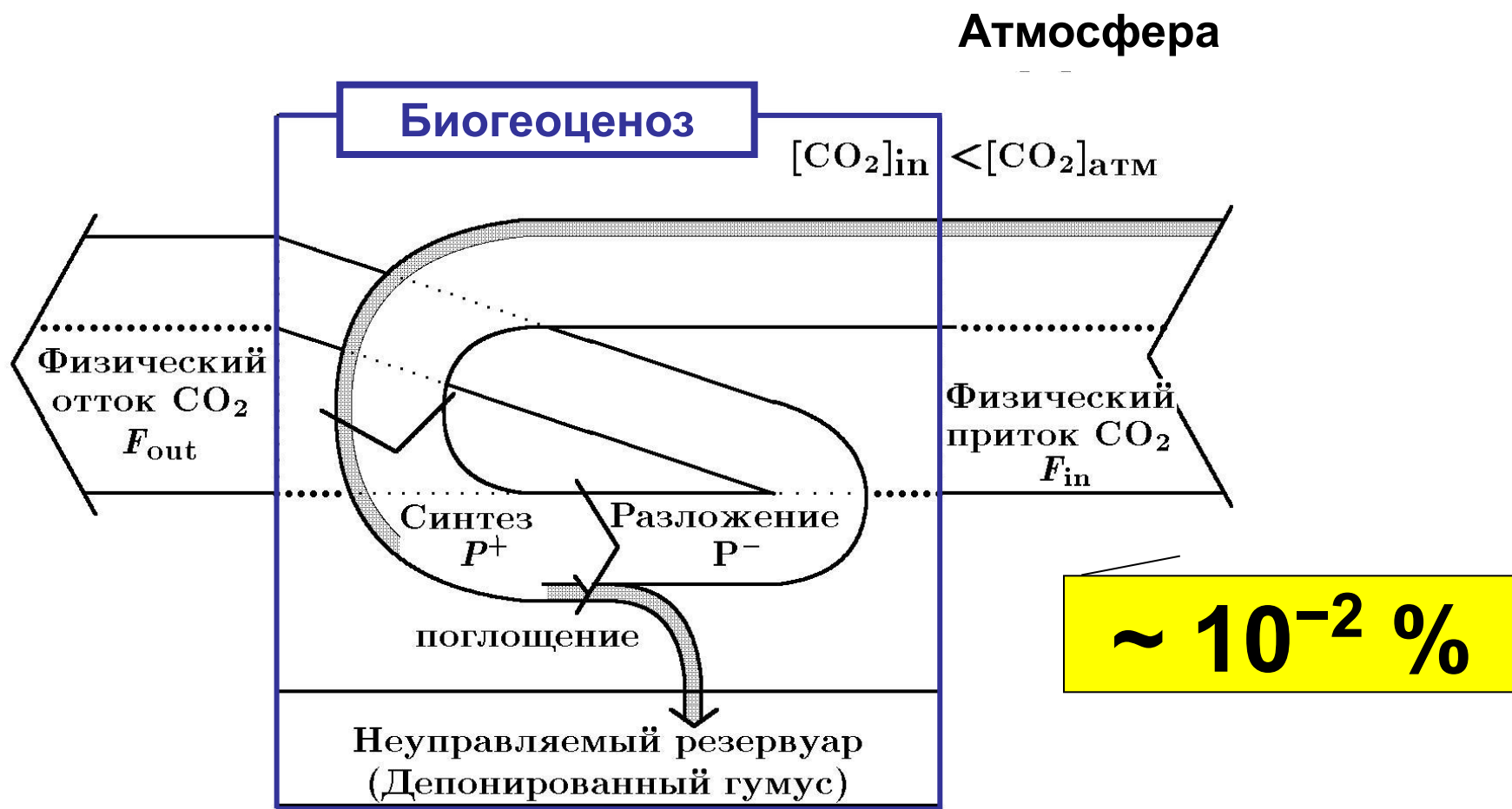
- **N, P, K, Ca**; Ненарушенные и мало нарушенные лесные сообщества





# Круговороты (потоки) не накапливаемых сообществом веществ

**CO<sub>2</sub>**, Ненарушенные и мало нарушенные лесные сообщества (по V.G. Gorshkov et al, 2000)



# Круговороты (потоки) веществ не накапливаемых сообществом элементов

## Кислород, Ненарушенные и мало нарушенные лесные сообщества

Поступление  
в атмосферу:  
0.01% от  
оборота  
биогеоценоза,  
 $< 2 \cdot 10^{-5} \%$ ,  
от содержания  
кислорода в  
атмосфере

Атмосфера

Биогеоценоз

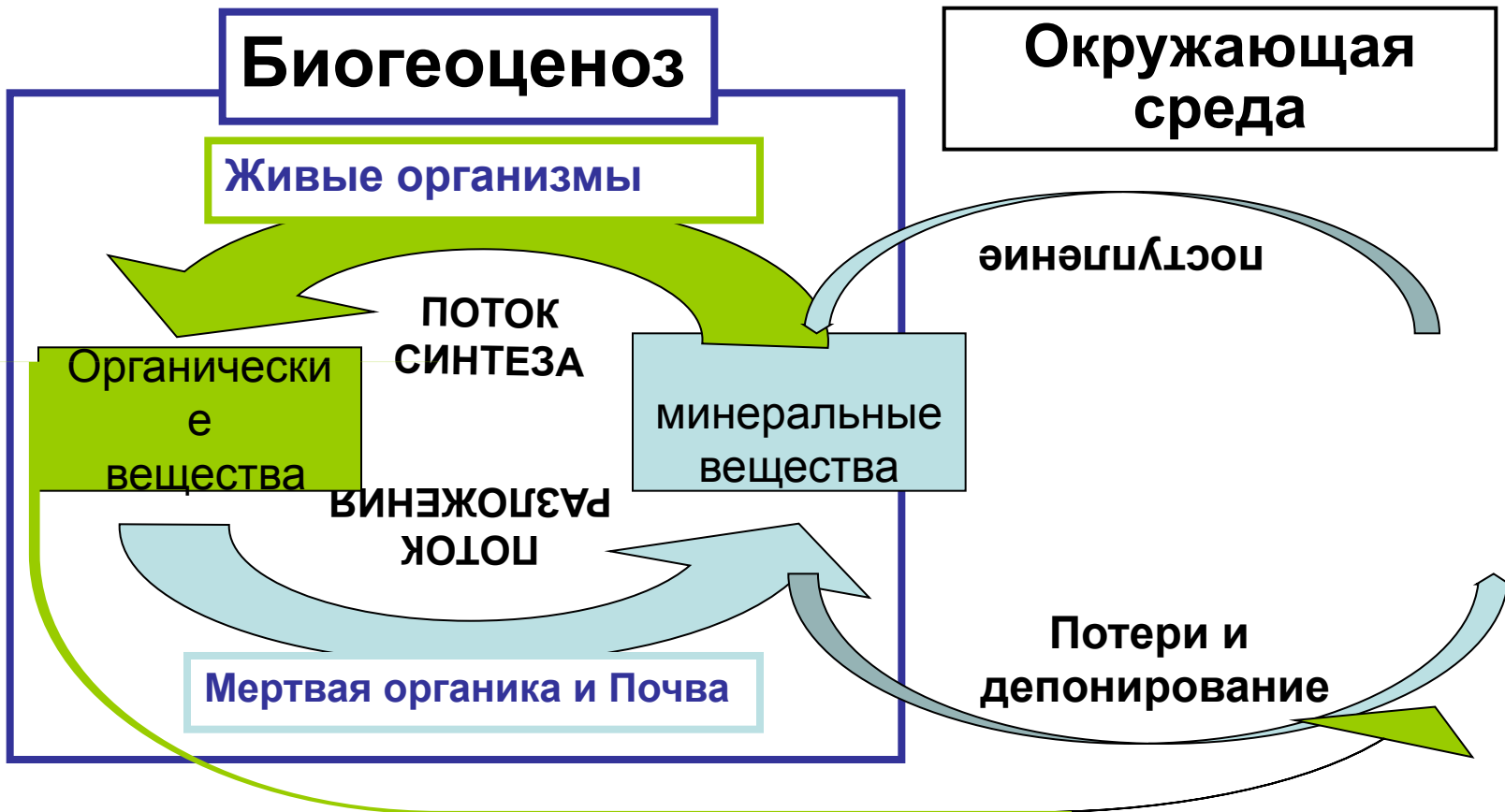
разложение  
99.99%

синтез  
100%



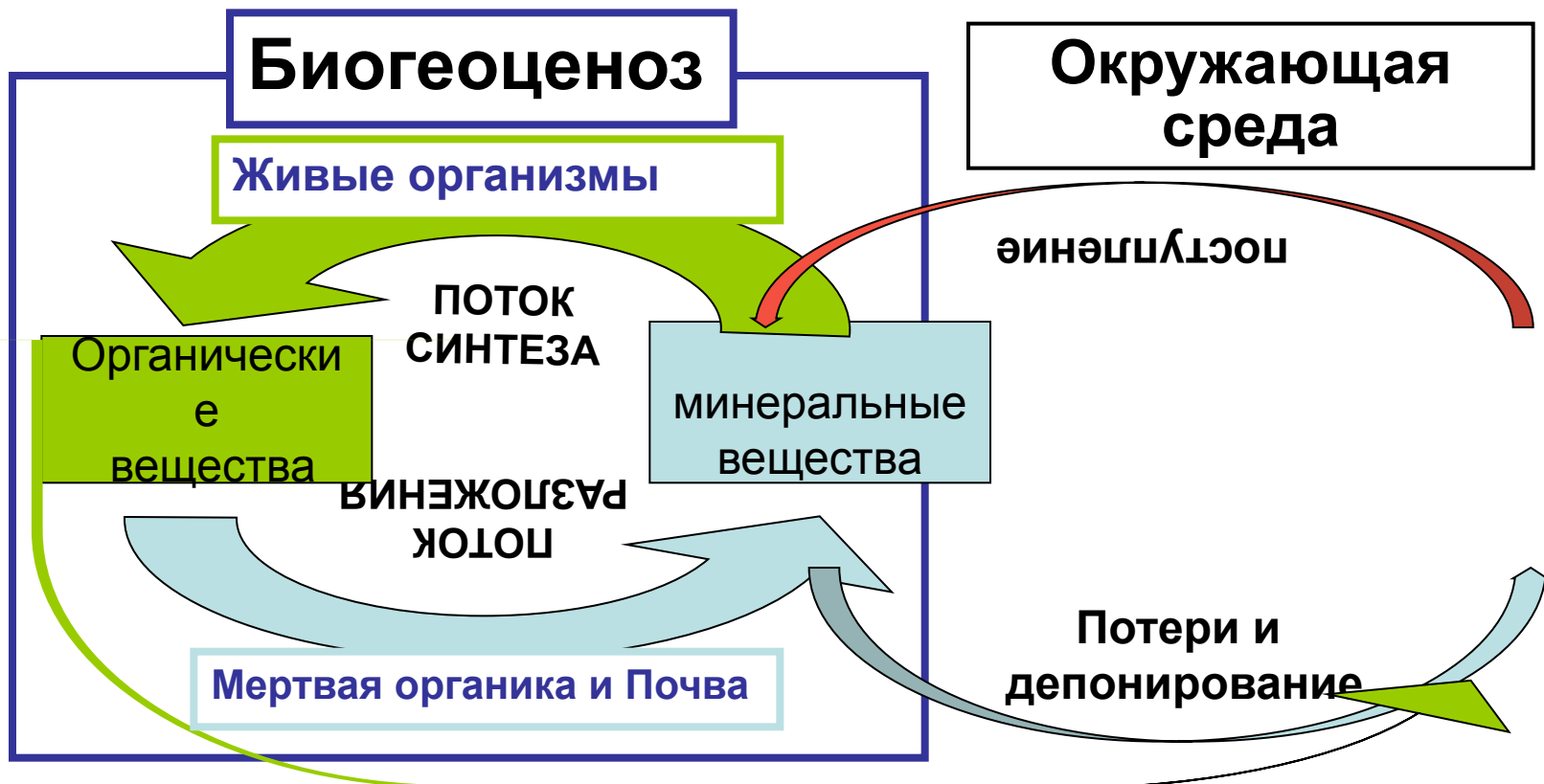
# В ненарушенных сообществах :

- Поток синтеза равен потоку разложения
  - Потери не превышают долей процента
- В депонируемом (исключаемом из оборота) органическом веществе содержание элементов питания не превышает долей процента



# В восстанавливающихся или формирующихся сообществах:

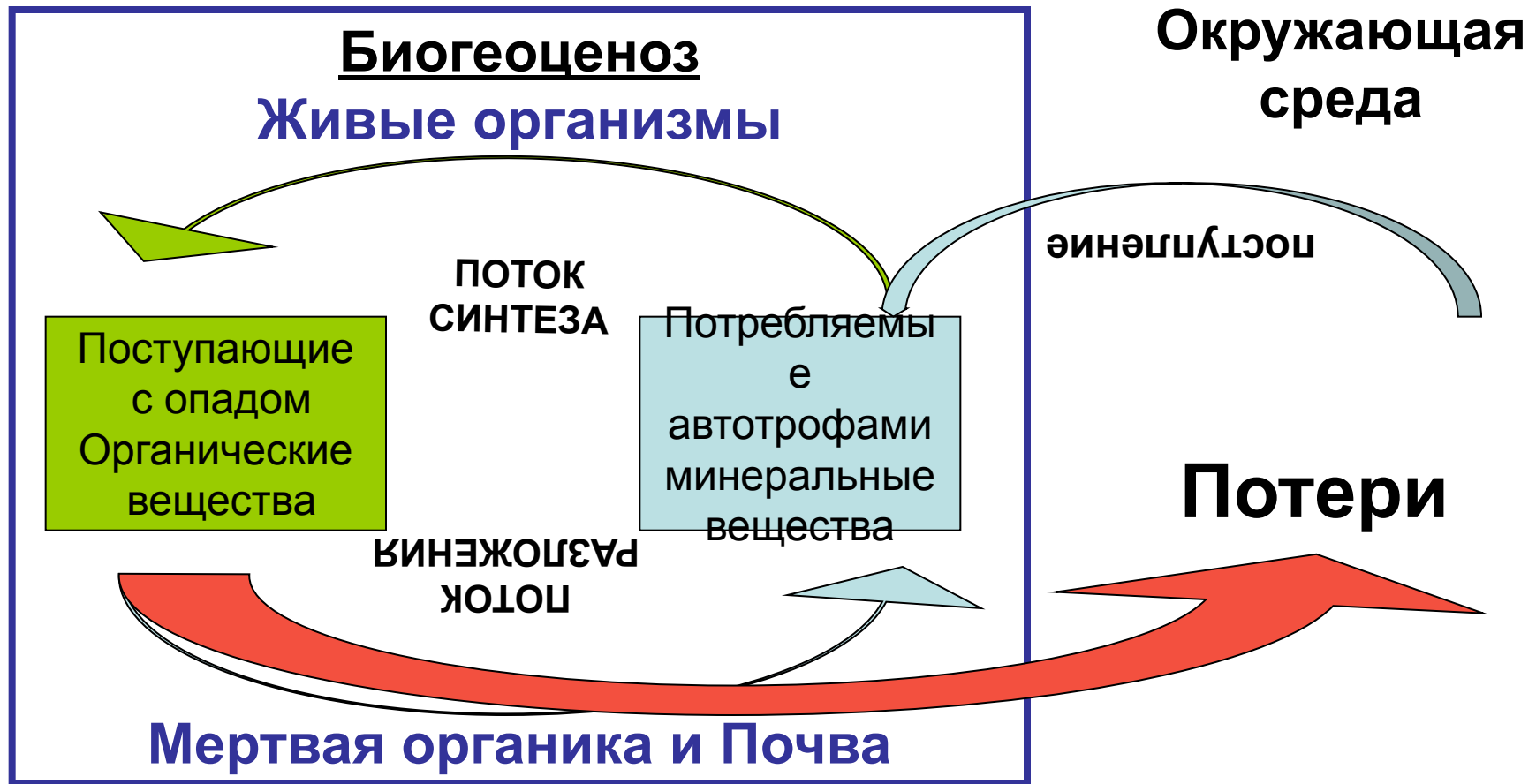
- Поток синтеза меньше потока разложения;
- Идет интенсивный процесс накопления запаса живого и мертвого органического вещества и запасов биогенов в растениях и почвах;
- Потери, из-за дестабилизации автотрофного и гетеротрофного компонентов сообщества наблюдаются на ранних этапах восстановления





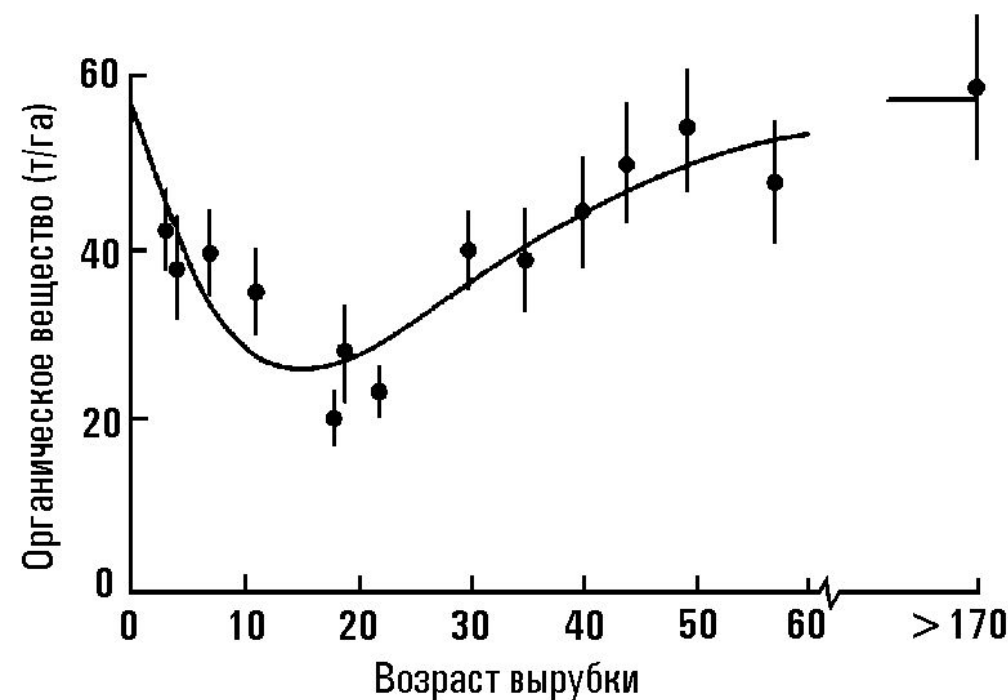
# Круговороты (потоки) веществ

При разрушении автотрофного компонента  
Поток разложения перестает потребляться  
автотрофами и превращается в поток потерь





# Нарушение средостабилизирующей функции лесов при их разрушении (1)



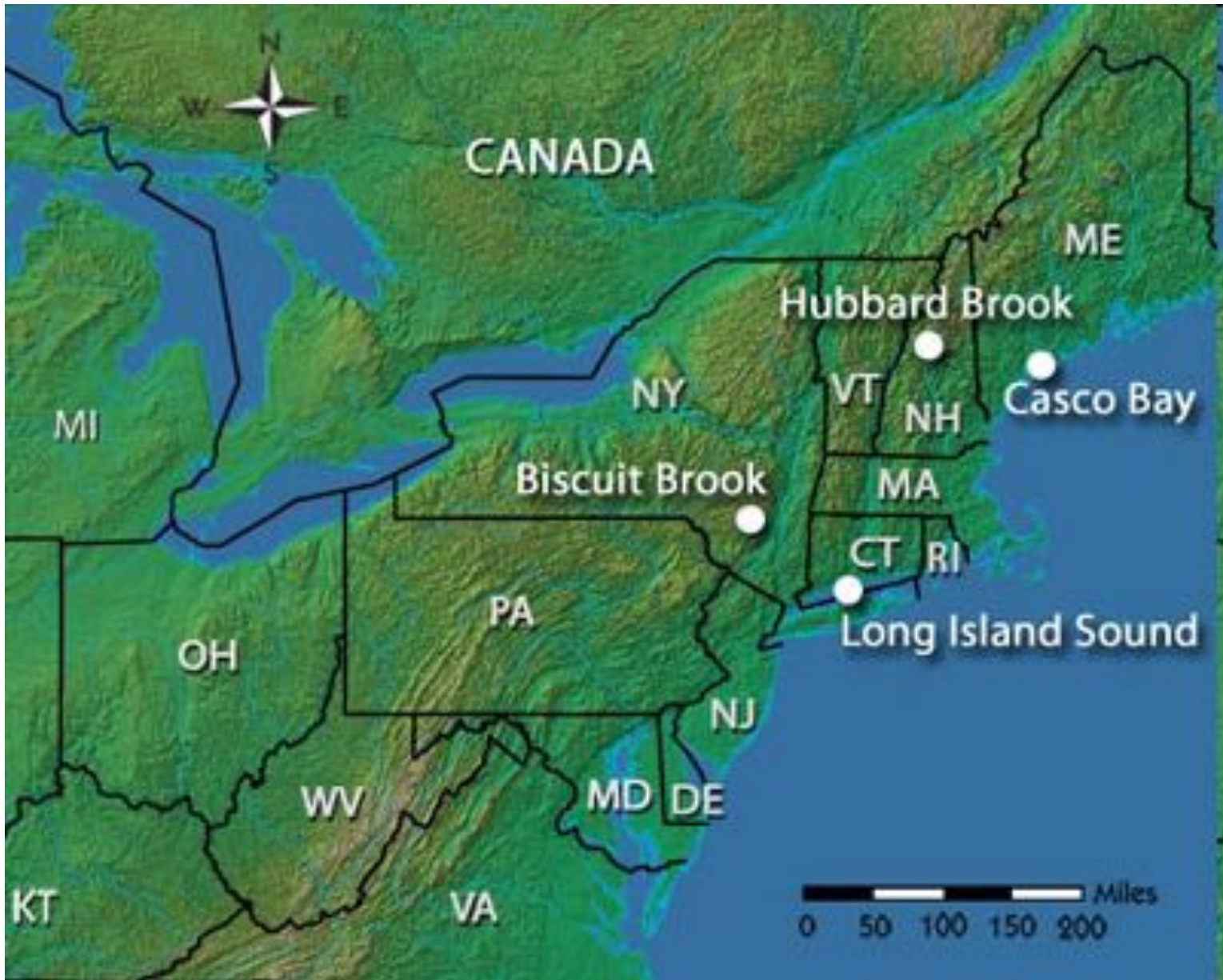
Изменение массы органического вещества в лесной подстилке в зависимости от возраста северных мелколиственных древостоев после сплошных рубок. (по: Covington, 1976).

- Нарушение средостабилизирующей функции лесов при их разрушении

## **Hubbard Brook Ecosystem Study**

# Hubbard Brook Ecosystem Study

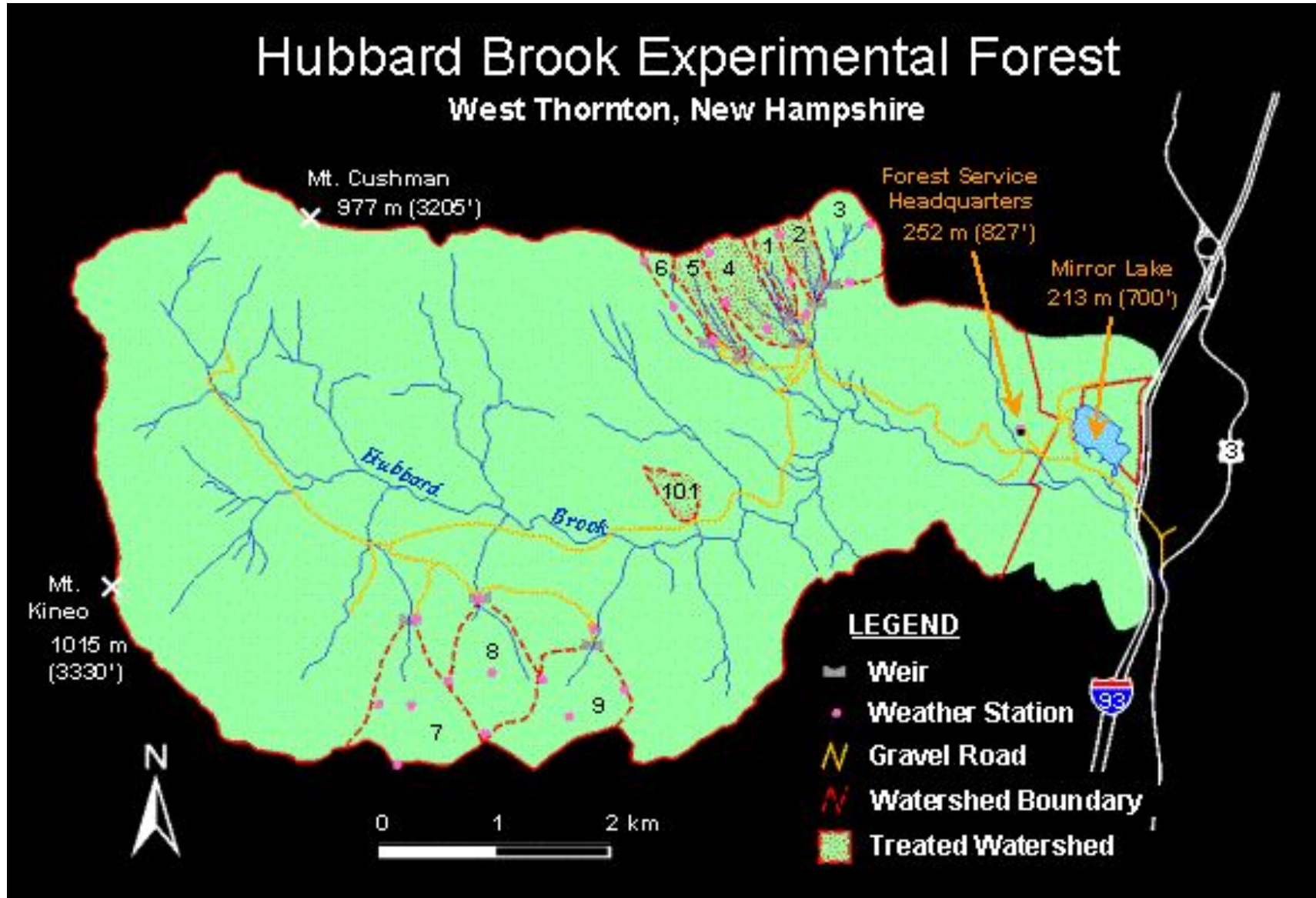
## Расположение:





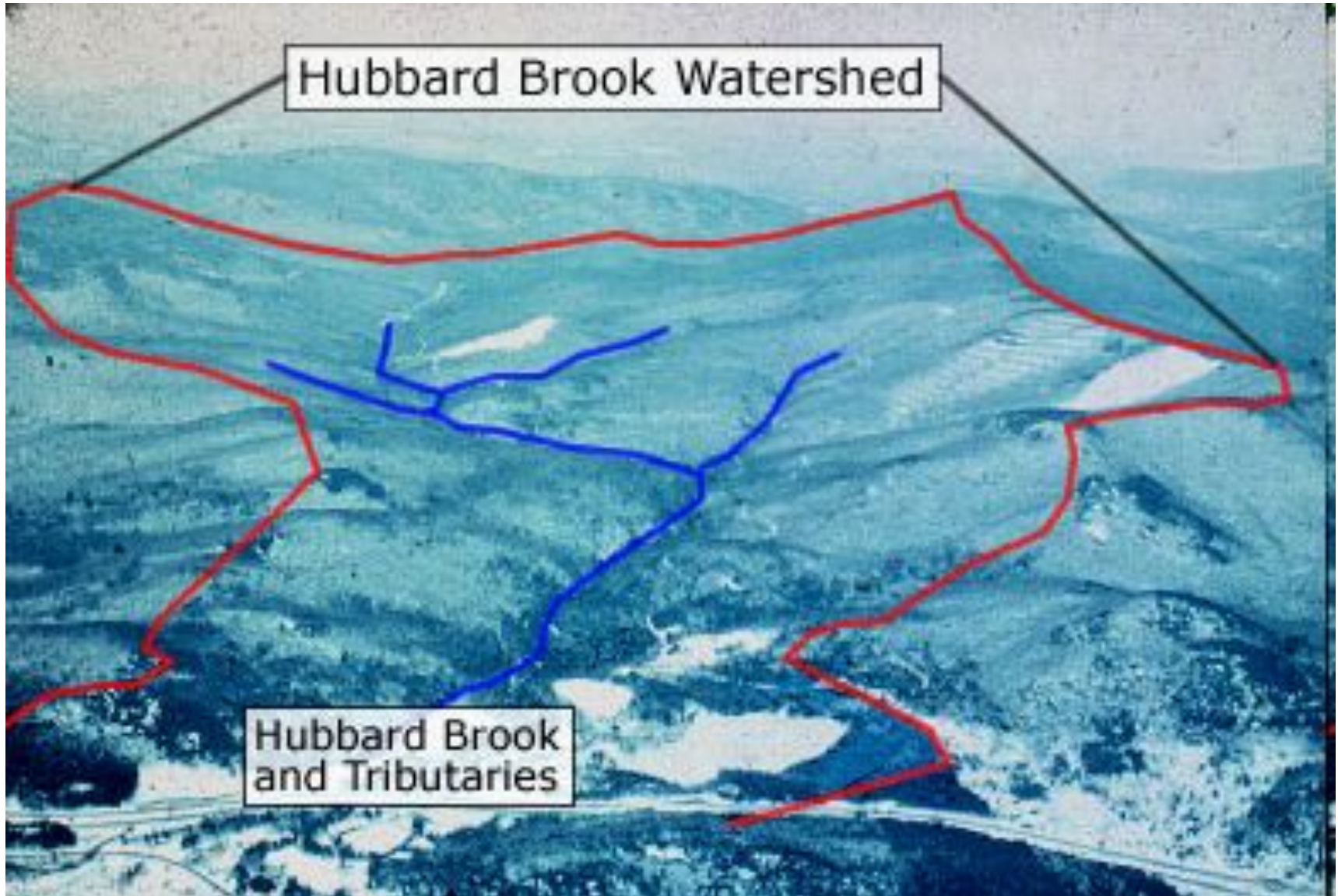
# Hubbard Brook Ecosystem Study

## территория, схема:



# Hubbard Brook Ecosystem Study

территория, аэрофотосъемка:





# Hubbard Brook Ecosystem Study

общий вид исходных лесных территорий:



# Hubbard Brook Ecosystem Study

экспериментальные вырубленные массивы:





# Hubbard Brook Ecosystem Study

станция мониторинга водных потоков ручьев:





# Hubbard Brook Ecosystem Study

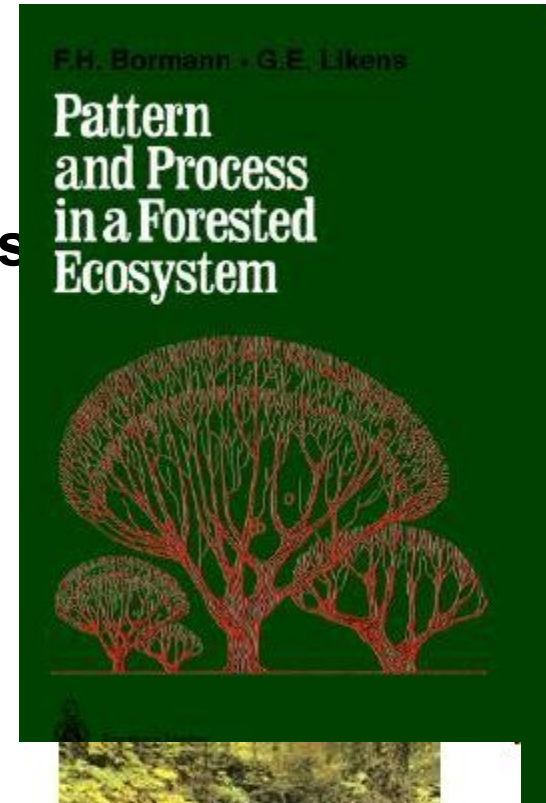
станция мониторинга водных потоков ручьев:



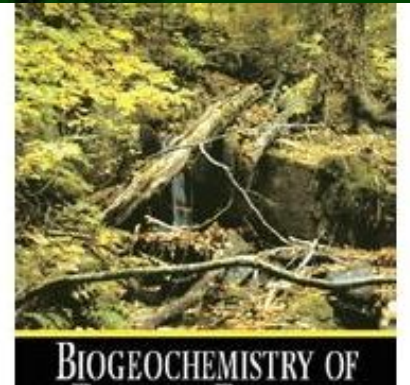


Frederick Herbert Bormann, 1922  
Principal Investigator **Hubbard Brook  
experimental station**

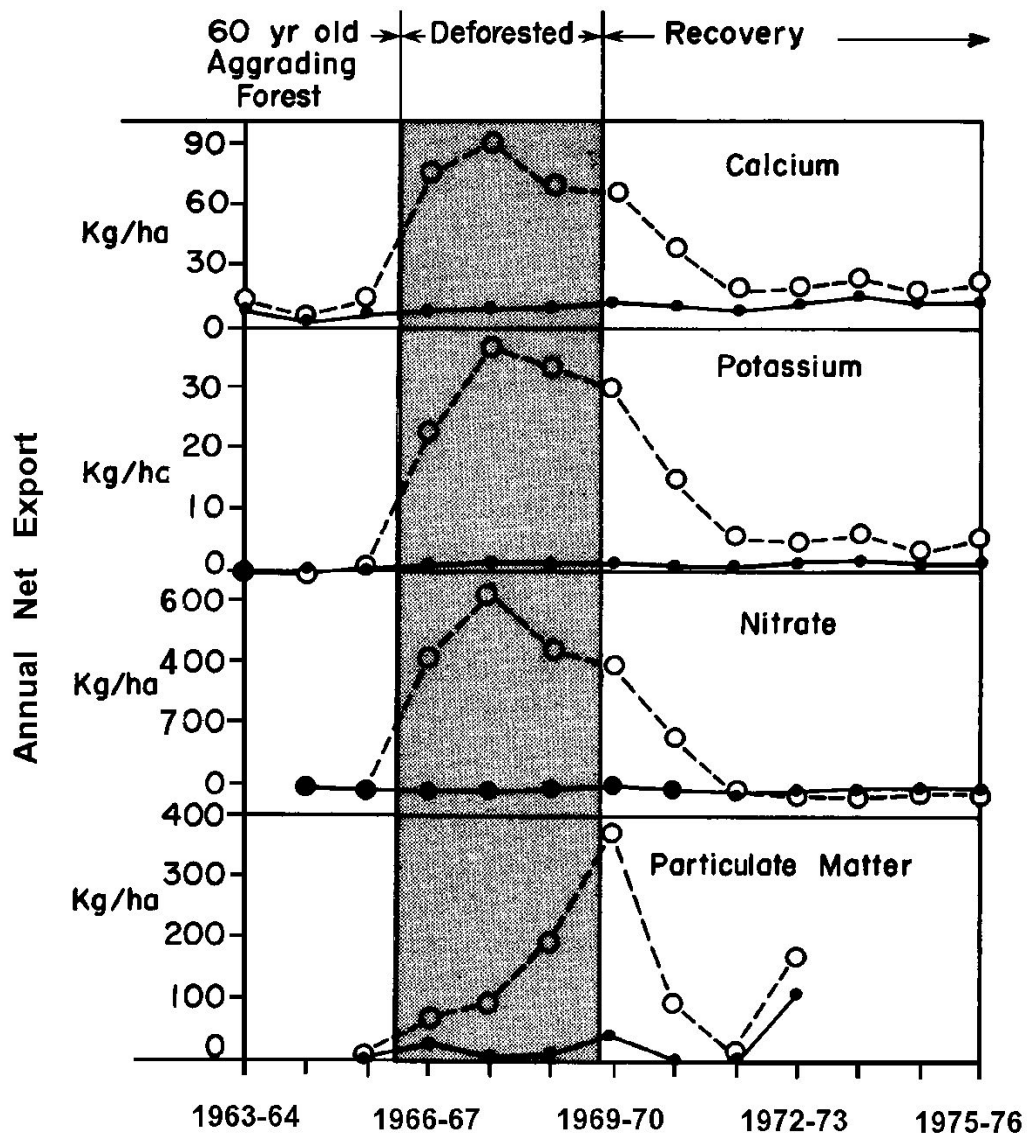
**Pattern and process  
in a forested ecosystems**  
Springer-Verlag , **1979**



- Gene E. Likens ( )  
Director of the [Institute for  
Ecosystem Studies](#)



# Нарушение средостабилизирующей функции лесов при их разрушении (2)



Вынос растворенных веществ (кальция, калия и азота) и взвешенных частиц потоками воды с экспериментального вырубленного водораздела (белые кружки) и эталонного облесенного водораздела (темные кружки) (Likens et al., 1978, с изменениями по Bormann, Likens, 1979)

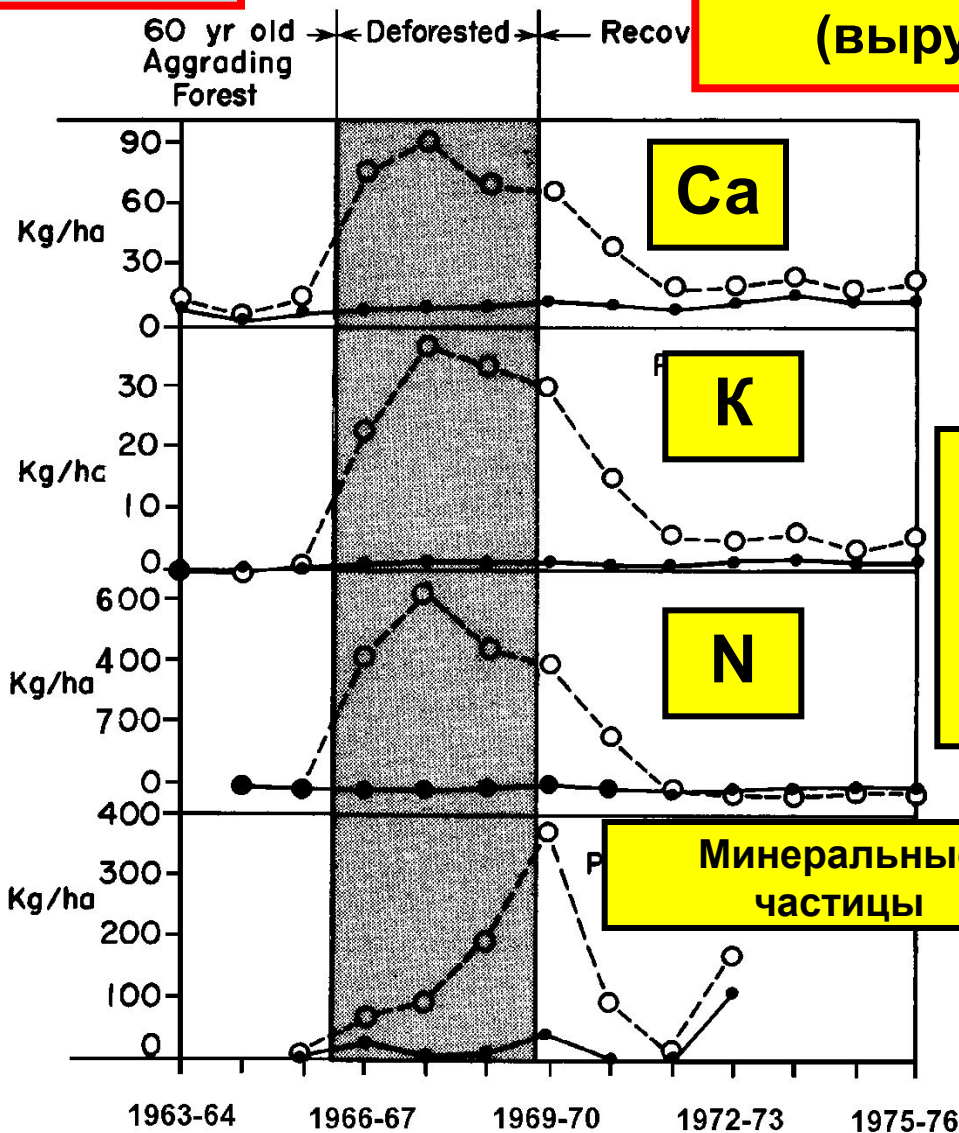


# Нарушение средостабилизирующей функции

**Рубка**

лесов при их возобновлении (2)

**Экспериментальный  
(вырубленный) водосбор**



веществ (кальция,

**Контроль**

ПОТОКАМИ ВОДЫ С

**Интенсивный вынос  
всех веществ -- первые  
5—7 лет после рубки**

водораздела (темные  
кружки) (Likens et al., 1978, с  
изменениями по Bormann, Likens,  
1979)

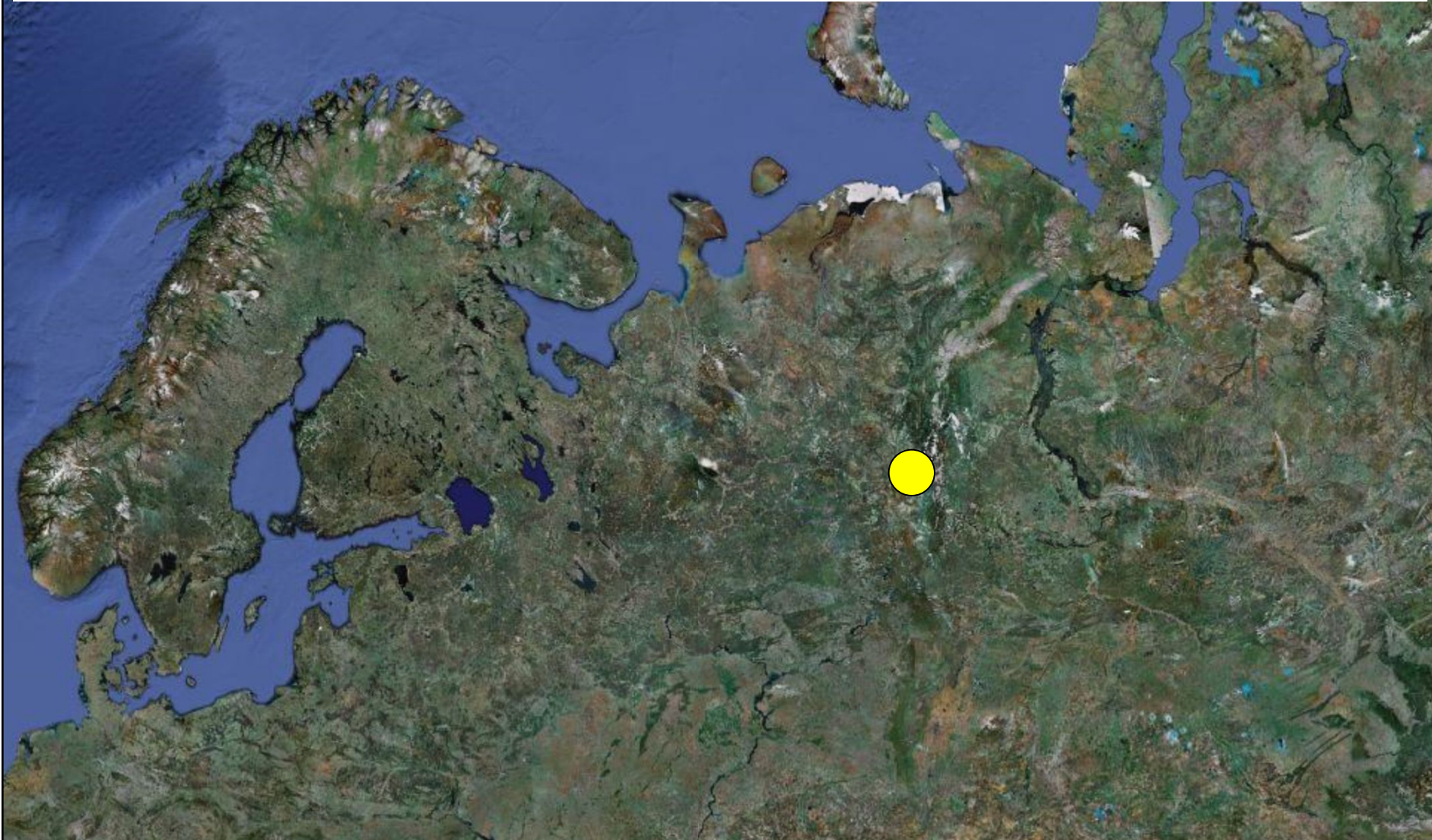
- Разрушенные сообщества теряют свою средостабилизирующую функцию и являются источником загрязнения.
- В тех случаях, когда частота нарушений превышает восстановительную способность сообществ происходит деградация сообществ.



Разное состояние сообществ  
в пределах

**одного типа экотопа** (верхнее  
течение р. Печоры, кордон Шижим,  
Печоро-Илычского заповедника)

# Расположение района исследований -- верхнее течение р. Печоры, Приуралье





# Ненарушенный климаксовый елово-пихтовый лес (давность пожара >500 лет)





# Осинник разнотравно-черничный (давность пожара 70 лет)





Душистоколосковый луг, стадия деградации в результате сельскохозяйственного использования.





- Душистоколосковый луг, стадия деградации в результате сельскохозяйственного использования.

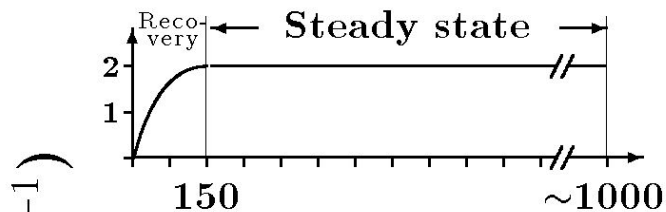




- Разрушенные сообщества теряют свою средостабилизирующую функцию и являются источником загрязнения.
- В тех случаях, когда частота нарушений превышает восстановительную способность сообществ происходит деградация сообществ.

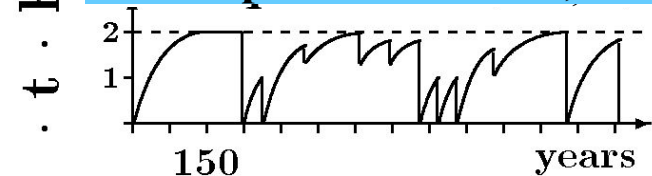
# Естественное и современное состояние лесов

## 1. Естественные леса

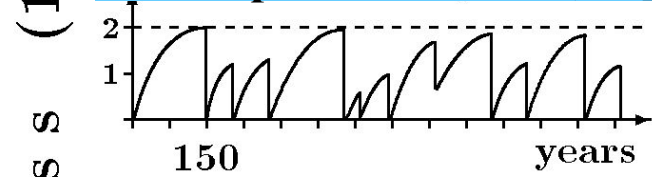


Динамика состояния лесных сообществ (накопление надземной биомассы) при различных режимах антропогенного воздействия [природопользования] на примере бореальных лесных сообществ.

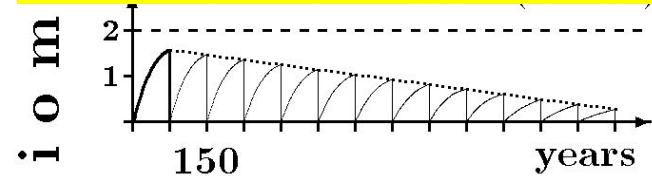
## 2а. Современные леса, Сибирь



## 2б. Современные леса, Евр. Россия

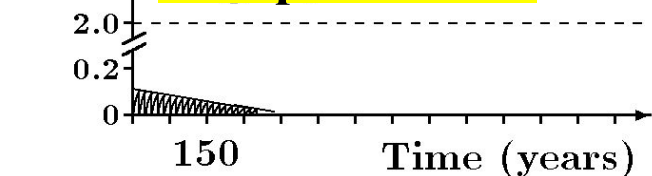


## 3. Интенсивное лесное хозяйство, Финляндия



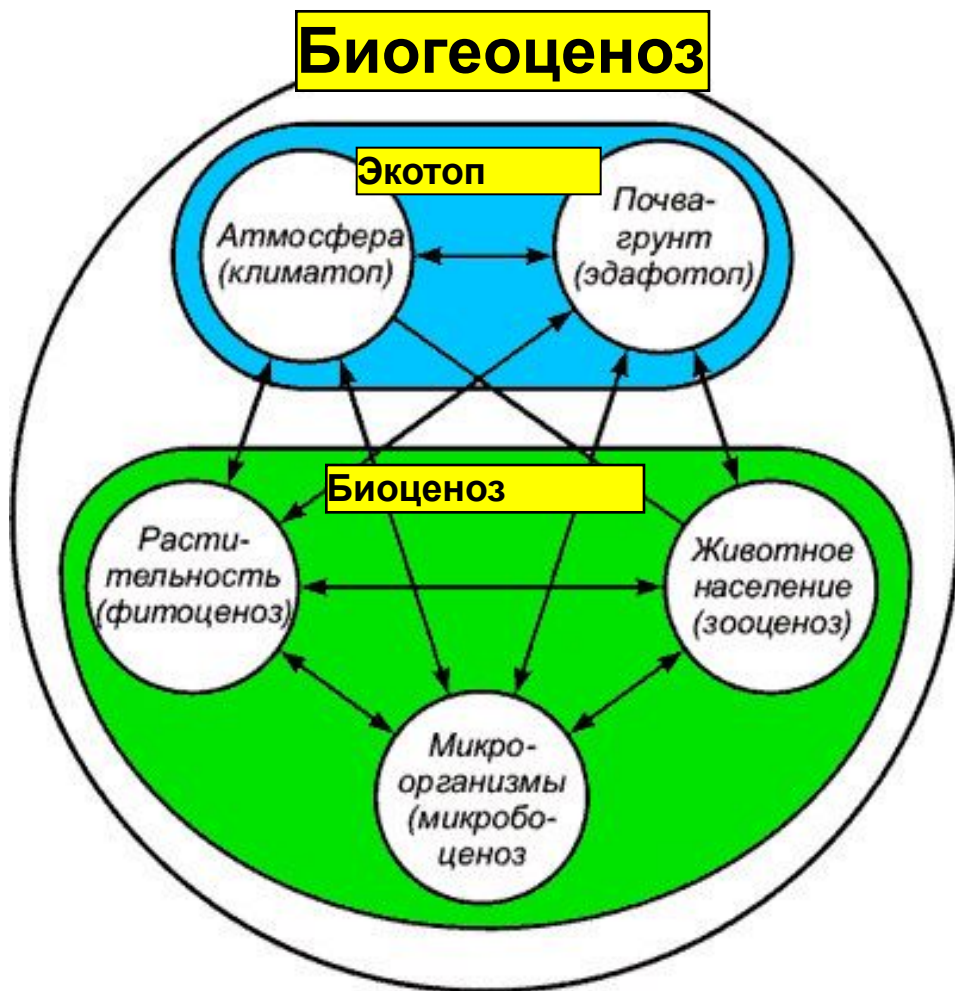
1. Естественное состояние сообществ
2. Север Европейской части России, Сибирь и Дальний Восток; основной тип нарушения -- пожары, значительная часть которых низовые.
3. Европейская часть России; основной тип нарушения - рубки, в меньшей мере пожары.

## 4. Агросистемы



4. Интенсивное лесное хозяйство
5. Агросистемы

# Схема биогеоценоза В.Н. Сукачева

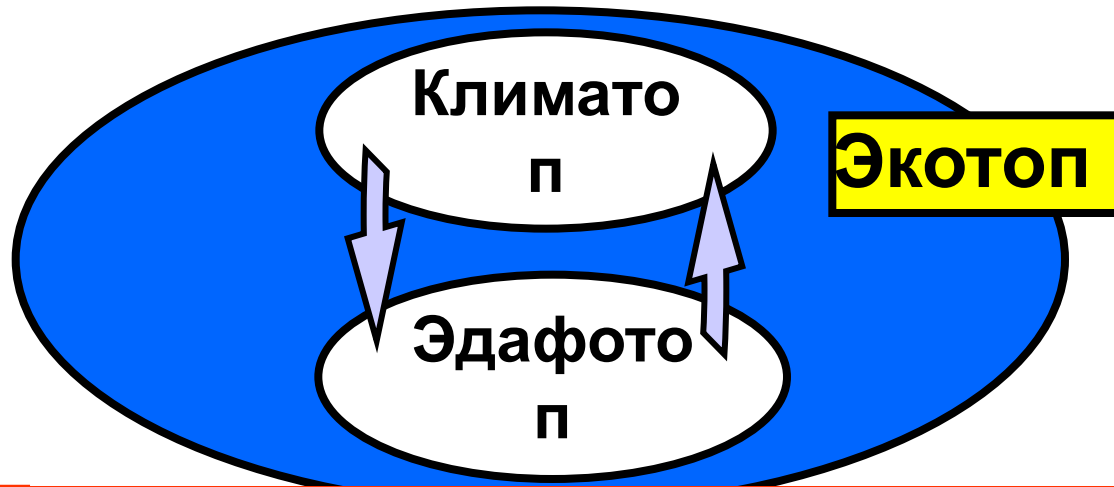


- В соответствии с материалами, обсуждавшимися в лекциях, основные связи между компонентами биогеоценоза можно представить следующим образом : слайд 51.



**связь эдафотопы и климатопы**

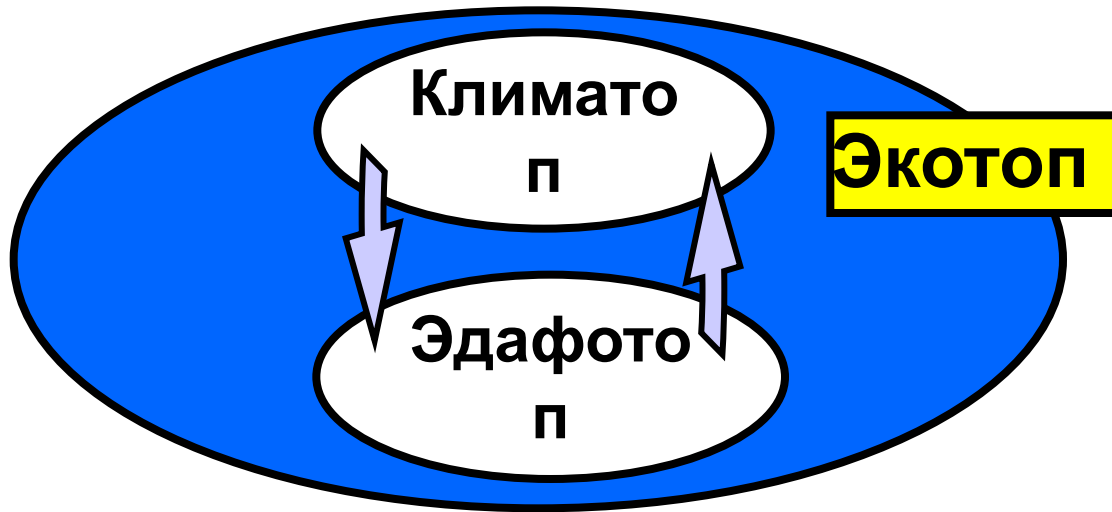
# Рис.1. Связь климатоп→эдафотоп



Если в климатопе осадки больше испаряемости, то формируется промывной режим почв в эдафотопе.

Если осадки меньше испаряемости, то возможно засоление почв, особенно при близком к поверхности расположении грунтовых вод.

# Связь климатоп→эдафотоп

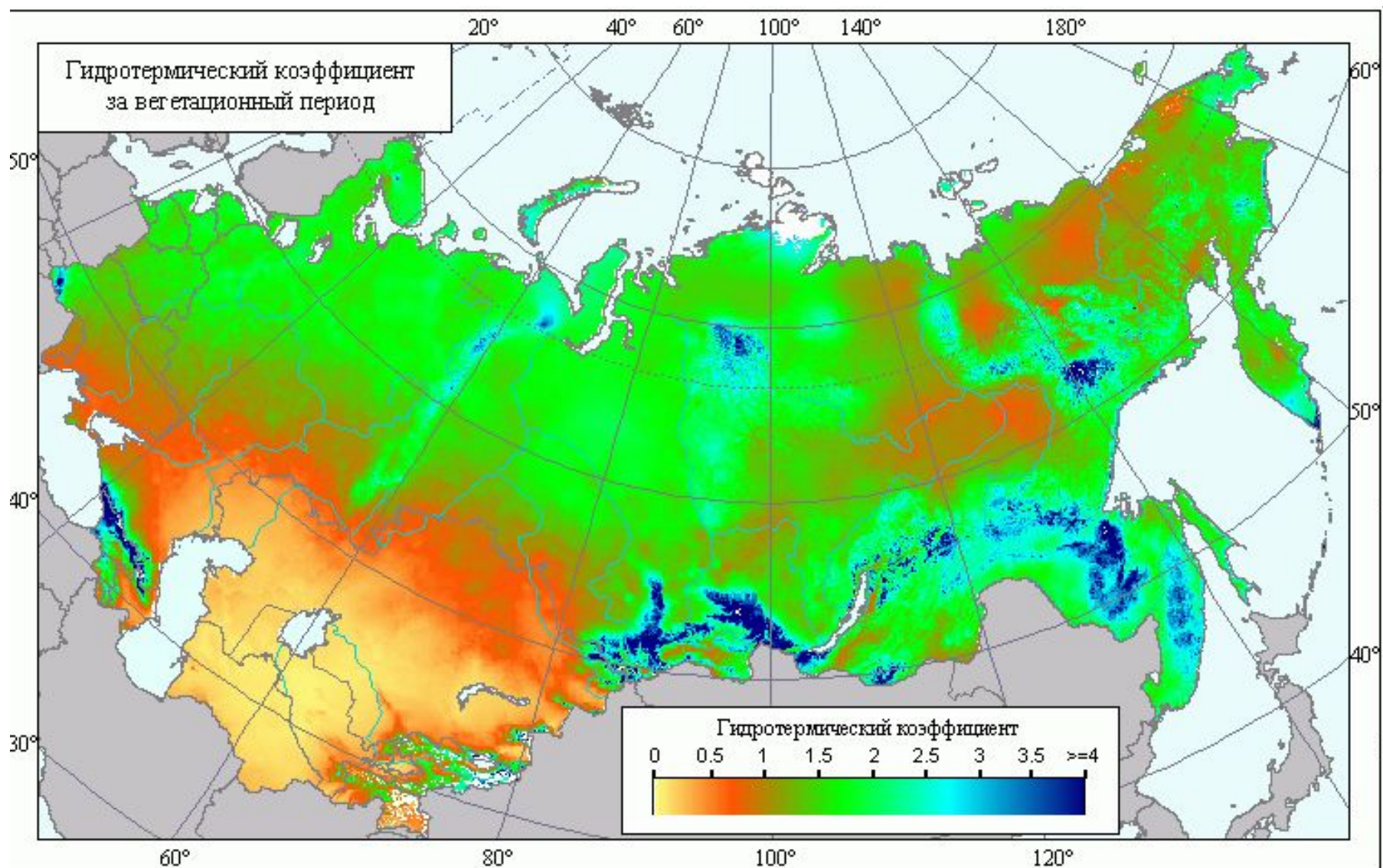


**То есть, климатоп напрямую (без наличия биоценоза) оказывает влияние на эдафотоп.**

Одним из показателей принципиального изменения характера процессов в почве при изменении характеристик климата может служить гидротермический коэффициент Селянинова:

- 1 и более – нормальное или избыточное увлажнение. Промывной режим почвы.
- $<1$  -- увлажнение чаще всего недостаточное для основных возделываемых культур. Засоление.

# Гидротермический коэффициент Селянинова



GTK =  $P_{cp05}/(\text{Sum}T_{05}/10)$  где  $P_{cp05}$  - сумма осадков за период с температурой воздуха выше +5.С;  $\text{Sum}T_{05}$  - сумма суточных температур за этот же период. [http://www.agroatlas.ru/ru/content/climatic\\_maps/GTK/GTK/](http://www.agroatlas.ru/ru/content/climatic_maps/GTK/GTK/)



# Белый песок пляжей Хаймз бич, Австралия



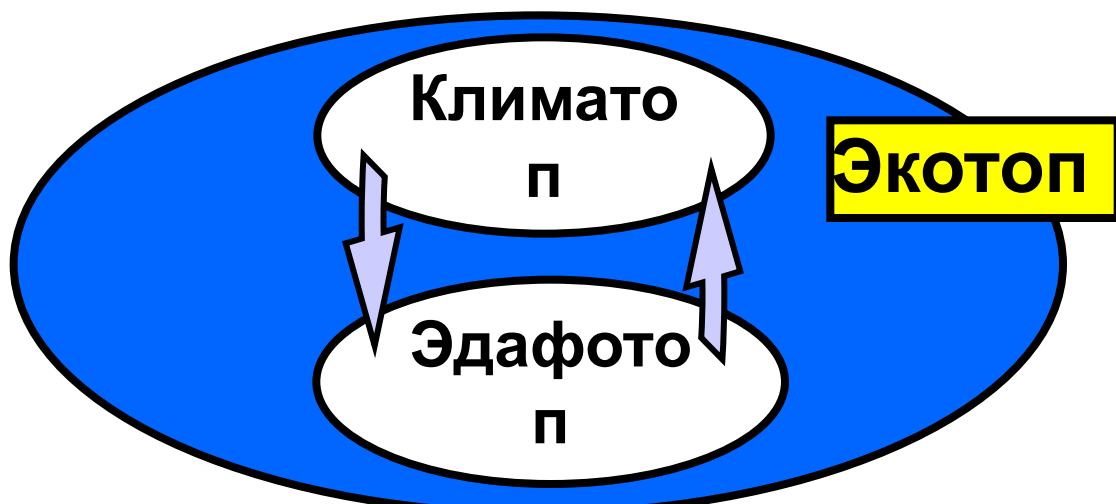
**Альбедо ~ 40%, поглощение ~ 60%**

# Пляжи из черного песка Пинаулу блэк санд бич Бигайленд, Гавайи



**Альбедео ~ 4--10%, поглощение >90%**

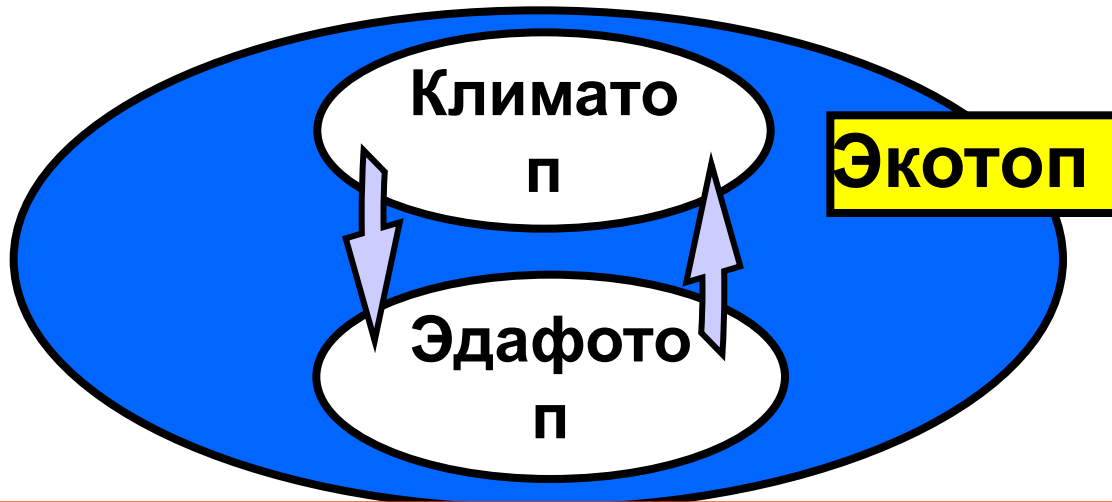
# Связь эдафотоп → климатоп



**Альбе́до** [отражательная способность]  
поверхности

**Белый песок** поглощает на 50% меньше  
солнечной энергии (альбе́до ~40%) и,  
соответственно, намного меньше нагревается, чем  
**Черный песок** (альбе́до ~10%)

# связь эдафотоп → климатоп



**То есть, реальные микроклиматические характеристики местообитания будут различаться в зависимости от характеристик эдафотопа.**

**Эдафотоп оказывает прямое влияние на климатоп.**



# Альбе́до различных по́верхностей

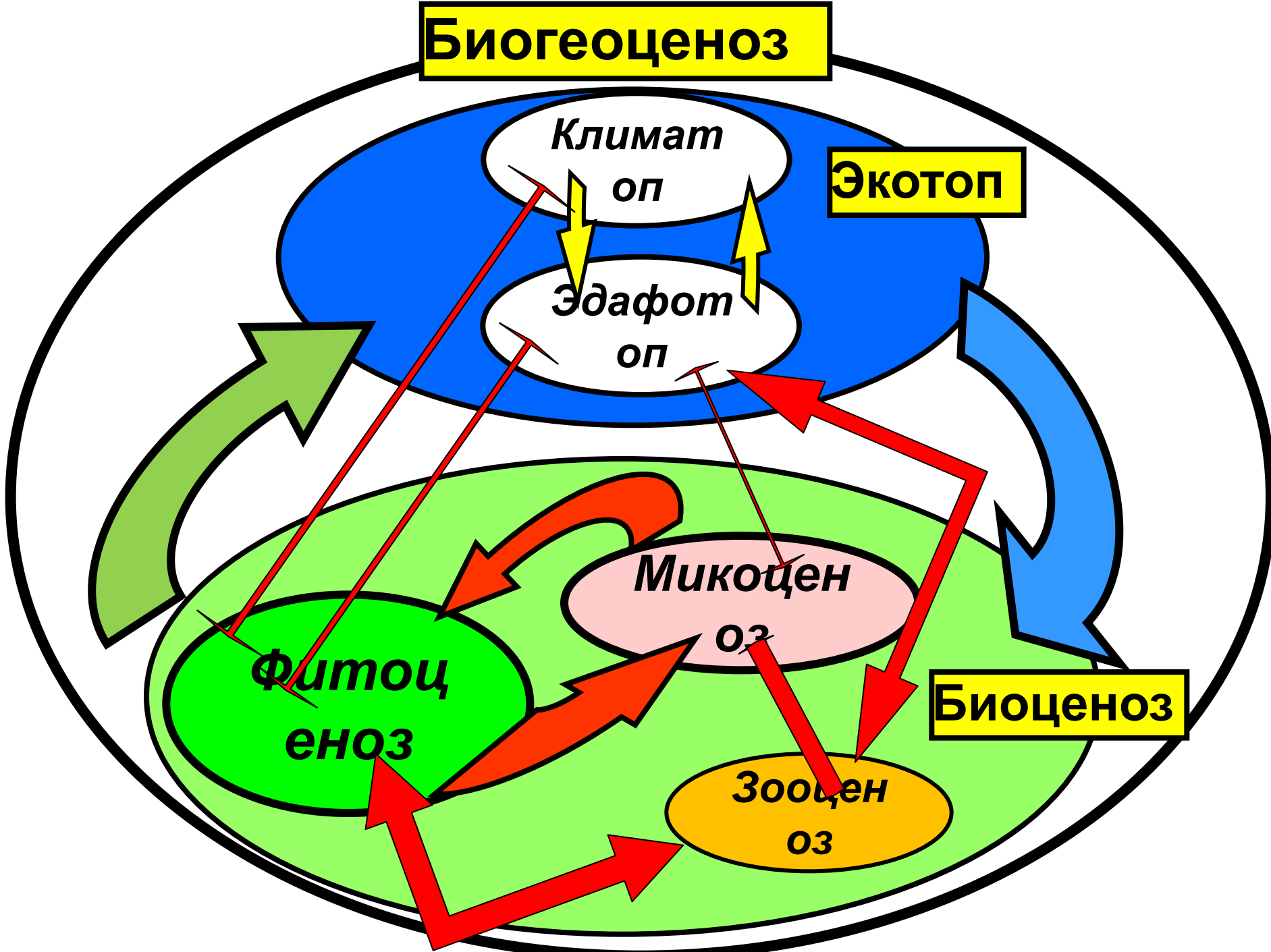
- влажная почва 5—10%,
- чернозем 15%,
- сухая глинистая почва 30%,
- светлый песок 35—40%,
- полевые культуры 10—25%
- травяной покров 20—25%,
- лес — 5—20%,
- свежевывавший снег 70— 90%;
- водная поверхность
  - для прямой радиации от 70—80% при солнце у горизонта
  - до 5% при высоком солнце,
  - для рассеянной радиации около 10%;
- верхняя поверхность облаков 50—65%.
- <http://meteorologist.ru/albedo-estestvennoy-poverhnosti.html>

Surface	Typical albedo
Fresh asphalt	0.04 <sup>[2]</sup>
Worn asphalt	0.12 <sup>[2]</sup>
Conifer forest (Summer)	0.08, <sup>[3]</sup> 0.09 to 0.15 <sup>[4]</sup>
<u>Deciduous trees</u>	0.15 to 0.18 <sup>[4]</sup>
Bare soil	0.17 <sup>[5]</sup>
Green grass	0.25 <sup>[5]</sup>
Desert sand	0.40 <sup>[6]</sup>
New concrete	0.55 <sup>[5]</sup>
Ocean Ice	0.5–0.7 <sup>[5]</sup>
Fresh snow	0.80–0.90 <sup>[5]</sup>

[http://en.wikipedia.org/wiki/Albedo#Other\\_types\\_of\\_albedo](http://en.wikipedia.org/wiki/Albedo#Other_types_of_albedo)

- В соответствии с материалами, обсуждавшимися в лекциях, основные связи между компонентами биогеоценоза можно представить с учетом обсуждения и корректировки следующим образом: слайд 15. Рис. 3

# Биогеоценоз



- **Главное взаимодействие происходит между экотопом и биоценозом:**
- **Для каждого наперед заданного типа экотопа существует один тип биоценоза, который в процессе своего развития (формирования) меняет параметры экотопа (как климатопы, так и эдафотопы)**



- Основные потоки вещества и энергии и основное взаимодействие идет между грибами и растениями (фитоценоз и микоценоз). *?Потоки, прокачиваемые через почву, существенно меньше?*
- Все животные (зооценоз) потребляют 10 % продукции автотрофов и, соответственно, значимость связей между зооценозом и другими компонентами биоценоза – существенно меньше.

- Биогеоценоз и экосистема:
- Сходство и различие

# Биогеоценоз и экосистема

## **Сходство**

Оба понятия характеризуют главное (центральное) явление экологии.

Основной объект изучения экологии – система (биогеоценоз, экосистема) образованная организмами разных трофических уровней и комплекс условий среды в которых она (система) существует.

# Биогеоценоз и экосистема



## Различие

В математическом смысле явление (понятие) **биогеоценоз** является **подмножеством** понятия **экосистема**. **Биогеоценоз** – особый тип наземных **экосистем** характеризующийся построением внешней (по отношению к организмам формирующим биоценоз) среды – почвы и микроклимата.



# Биогеоценоз и экосистема

## Различие

Термин экосистема не определен по площади.

Его используют при описании как **микроэкосистем** (например лишайник, лужа аквариум),

**мезоэкосистем** размером ~ 1 га (пруд, лес, луг)

**Макроэкосистем** от 1 до  $10^6$  км<sup>2</sup> (Экосистема Ладожского озера, экосистема северный морей)

Термин **биогеоценоз** более строг и имеет масштаб **мезоэкосистем** ~ 1 га

# Биогеоценоз и экосистема

## Различие

**Термин экосистема часто некорректно или даже неверно употребляется.**

Например, Р. Даждо (1975) называет микроэкосистемой древесный лист и совокупность насекомых, грибов и бактерий на нем.

Ю. Одум (1975) использует термин *гетеротрофная экосистема*.

В обоих случаях имеются в виду надорганизменные образования, *экосистеме*, в строгом смысле, не соответствующие.

Поскольку за термином **биогеоценоз** стоят конкретные типы биогеоценозов – сосновый лес, кустарничковая тундра, ковыльная степь – то термин биогеоценоз неправильно используется значительно реже.

# • Приложения

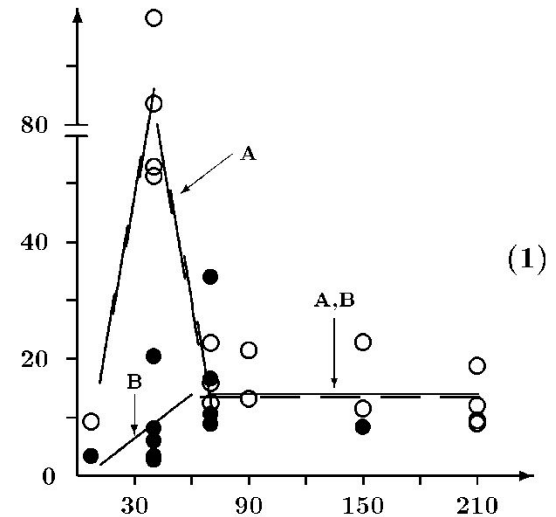
К материалу по  
восстановительной динамике и  
сукцессиям

- **Приложение 1.**
- **Динамика продуктивности семян и плотности возобновления в сосновых лесах Кольского полуострова после пожаров**



# Плотность опавших шишек

## Показатель продуктивности семян



**Рис. 3.** Плотность опавших в сосновых лесах Кольского полуострова с различной давностью последнего пожара.

- – незначительное < 10% повреждение древесного яруса;
- – существенные > 95% повреждение ДЯ;

• **Время «восстановления» ~ 70 лет**

# Плотность опавших шишек позволяет оценить годовую продукцию семян

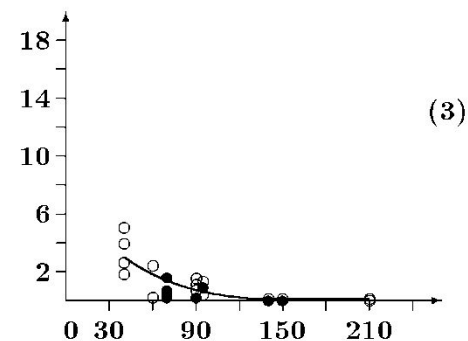
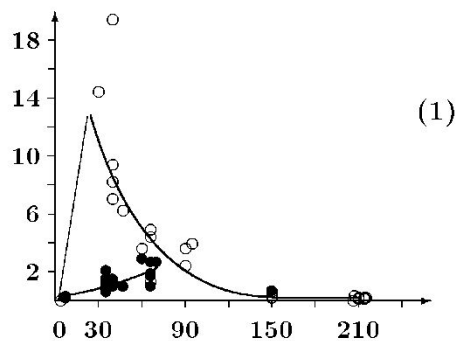
- $D_{\text{seed}} = D_{\text{cones}} * N_{\text{seed}} / T_{\text{cone destruction}}$
- $D_{\text{seed}} / \text{ГОД}$  — плотность поступления семян ед.  $\text{м}^{-2}$
- $D_{\text{cones}}$  — плотность шишек, ед.  $\text{м}^{-2}$
- $N_{\text{seed}}$  — число полнозернотных семян в шишке (20 для сосны в условиях Кольского полуострова)
- $T_{\text{cone destruction}}$  — время разложения шишки, лет (20 для сосны в условиях Кольского полуострова)



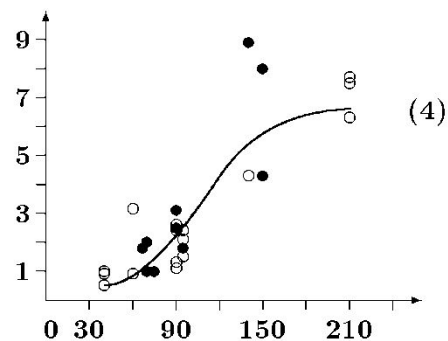
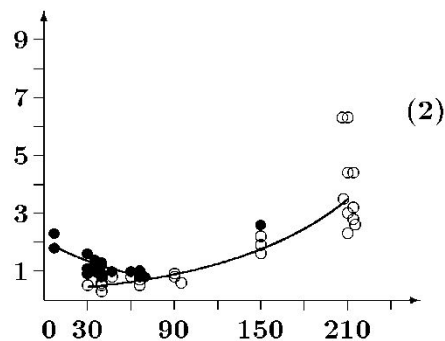
# Плотность подроста



Плотность подроста сосны (экз.м<sup>-2</sup>)



Коэфф. вариации плотности подроста сосны



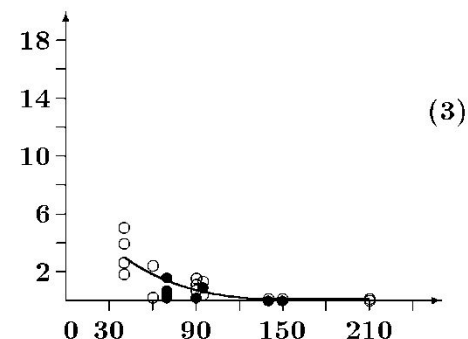
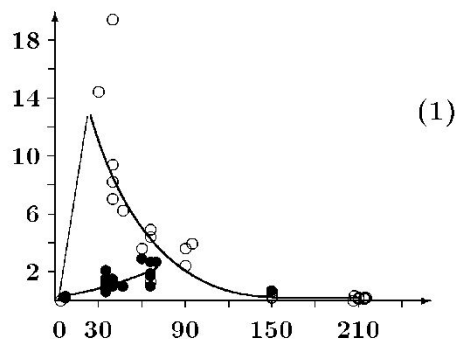
Давность пожара, число лет

Рис. 4. Плотность (1-3) и коэффициент вариации (2-4) плотности подроста в сосновых лесах Кольского полуострова лишайникового (1-2) и зеленомошного (3-4) типов с различной давностью пожара. Незалитые кружки – леса с низкой степенью повреждения древесного яруса ( $D_d \leq 30\%$ ); залитые кружки – леса с высокой степенью повреждения древесного яруса ( $D_d \geq 70\%$ ).

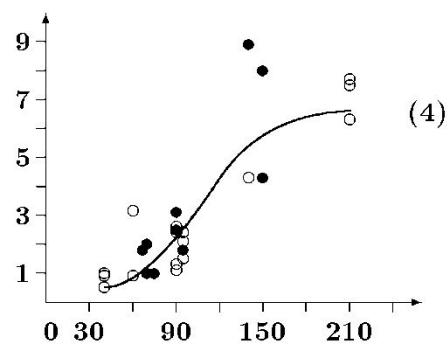
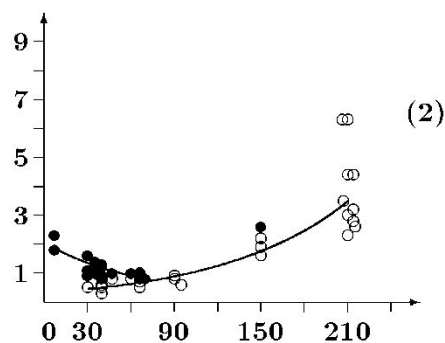
# Плотность подроста



Плотность подроста сосны (экз.м<sup>-2</sup>)



Коэфф. вариации плотности подроста сосны



Давность пожара, число лет

**Время восстановления:**

**(Предварительная оценка , Горшков Ставрова, 2002) ~ 150 лет**

**Современная оценка > 300 лет**



- Приложение 2.
- Неправильные сукцессионные схемы из интернета

# Частые неточности понимания и использования понятия сукцессии

- Например, для горных участков Аляски выделяют следующие типичные стадии первичной сукцессии :
  - <http://ru.wikipedia.org/wiki/Сукцессия>
  - 1. Лишайники разрушают породу и обогащают её азотом.
  - 2. Мхи и ряд трав.
  - 3. Кустарниковые сообщества с преобладанием ИВЫ.
  - 4. Кустарниковые сообщества с преобладанием ОЛЬХИ.
  - 5. Ельник, затем доминирование тсуги.

• Такое представление неверно: 1 и 2 принципиально различаются по характеристикам эдафотопа и климатопы, 3 и 4 – одна и та же стадия в разных экотопах (эдафотопах)

# Заселение моренных отложений

- [http://dic.academic.ru/dic.nsf/enc\\_biology/](http://dic.academic.ru/dic.nsf/enc_biology/) Роль лишайников в природе.
1. На Полярном Урале через 10 лет после отступления ледника **пионеры** – накипные (*Lecanora polytropa*, *Rhizocarpon tinei*, *R. concretum*) и листоватые (*Umbilicaria cylindrica*, *U. proboscidea* и др.) лишайники.
  2. На моренах, возрастом 50—70 лет, на каменистых поверхностях доминируют уже листоватые лишайники (*Umbilicaria hyperborea*, *U. proboscidea* и др.).
  3. На переходных участках древних морен в окружающей тундре можно видеть конечную стадию сукцессии — дегенерацию лишайникового покрова и появление высших растений.

**Возраст морены жестко связан с высотой над уровнем моря и расстоянием до края ледника. С увеличением возраста морены меняются характеристики климатопа, определяющие участие высших растений в формировании сообществ**

## • Приложение 3.

- Эпилитный лишайник *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. – самый распространенный вид встречающийся на камнях во всех зонах от высокой Арктики и Антарктиды до тропических широт. Поселившись на автономных гранитных скалах, он растет в течение тысячелетий не сменяясь другими видами. На основе измерения скорости его роста в конкретных условиях по размерам слоевищ лишайника датируются различные природные и антропогенные объекты (моренные отложения, возраст храмов). Максимальные датировки составляют ~5000 лет.



# Rhizocarpon geographicum (L.) DC.

