

РАЗВИТИЕ ЭКОСИСТЕМЫ



ЛЕКЦИЯ №6

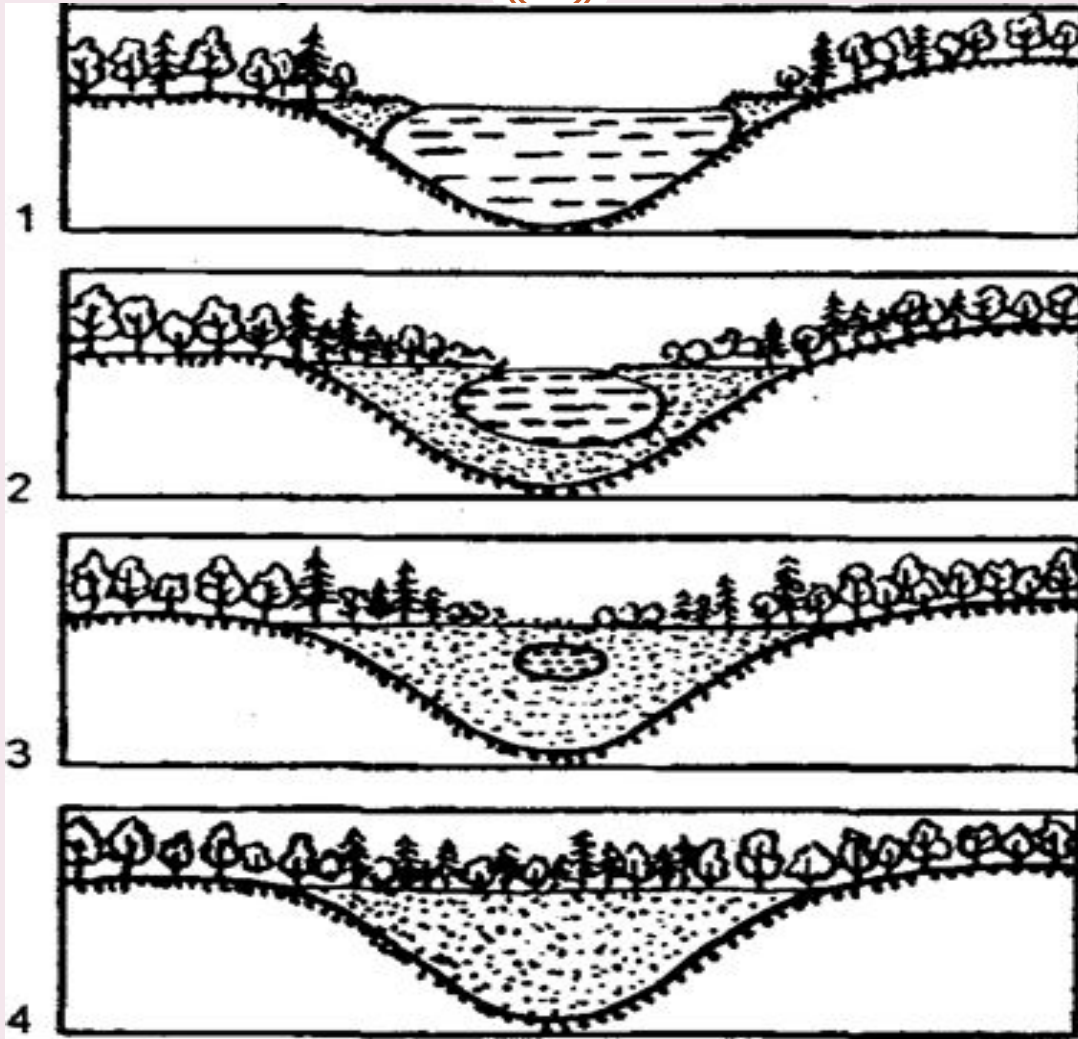


Экологическая сукцессия



- Наблюдение над полем, заброшенным на несколько лет, показывает, что его последовательно завоевывают сначала многолетние травы, затем кустарники и, наконец, древесная растительность.
- Изменение экосистем может происходить под воздействием разных причин. Различают **аллогенные и автогенные изменения**. Аллогенные изменения обусловлены влиянием геохимических сил, действующих на экосистему извне (например, климатические и геологические факторы).
- Например, развитие флоры и фауны в Европе в ледниковый период и в период потепления.
- Такие геологические явления, как эрозия, образование осадочных пород, горообразование и вулканизм, могут настолько изменять физическую среду, что вызывают значительные сдвиги в экосистемах.
- В отличие от аллогенных **автогенные изменения обусловлены воздействием процессов, протекающих внутри экосистемы**. В большинстве случаев, однако, трудно разграничить процессы, находящиеся под влиянием внешних и внутренних факторов.
- Например, эвтрофикация озер происходит под действием населяющих их сообществ, толчком к изменению которых служит поступление в озеро питательных веществ извне, с водосбора.

Пример сукцессии, приводящей к смене одного сообщества другим, — зарастание небольшого озера с последующим появлением на его месте болота, а затем леса.



Экологическая сукцессия



- Автогенные изменения называют развитием экосистемы, или экологической сукцессией. При определении экологической сукцессии следует учитывать три момента:
1. Сукцессия происходит под действием сообщества, т. е. биотического компонента экосистемы. Сообщество, в свою очередь, вызывает изменения в физической среде, которая определяет характер сукцессии, ее скорость и устанавливает пределы, до которых может пойти развитие.
 2. Сукцессия — это упорядоченное развитие экосистемы, связанное с изменением видовой структуры и протекающих в сообществе процессов. Сукцессия определенным образом направлена и, следовательно, предсказуема.
 3. Кульминацией сукцессии является возникновение стабилизированной экосистемы, в которой на единицу потока энергии приходится максимальная биомасса и максимальное количество межвидовых взаимодействий.

Экологическая сукцессия

- **Типы сукцессионных смен.** Выделяют два главных типа сукцессионных смен: 1 — с участием автотрофного и гетеротрофного населения; 2 — с участием только гетеротрофов. Сукцессии второго типа совершаются лишь в таких условиях, где создается предварительный запас или постоянное поступление органических соединений, за счет которых и существует сообщество: в кучах или буртах навоза, в разлагающейся растительной массе, в загрязненных органическими веществами водоемах и т. д.
- **Процесс сукцессии.** По Ф. Клементсу (1916), процесс сукцессии состоит из следующих этапов: 1. Возникновение незанятого жизнью участка. 2. Миграция на него различных организмов или их зачатков. 3. Приживание их на данном участке. 4. Конкуренции их между собой и вытеснение отдельных видов. 5. Преобразование живыми организмами местообитания, постепенной стабилизации условий и отношений. Сукцессии со сменой растительности могут быть первичными и вторичными.

Первичной сукцессией называется процесс развития и смены экосистем на незаселенных ранее участках, начинающихся с их колонизации. Классический пример — постоянное обрастание голых скал с развитием в конечном итоге на них



- 1. Поселение эндолитических и накипных лишайников. Накипные лишайники несут своеобразную микрофлору и содержат богатую фауну простейших, коловраток, нематод. Мелкие клещи — сапрофаги и первичнобескрылые насекомые обнаруживаются сначала только в трещинах. Активность всего населения прерывиста, отмечается главным образом после выпадения осадков в виде дождя. Данные сообщества организмов называют *пионерными*.
- 2. Преобладание листоватых лишайников. В результате выделяемых ими кислот и механического сокращения слоевищ при высыхании образуются выщербленности, идет отмирание слоевищ и накопление детрита. Под лишайниками встречаются мелкие членистоногие: коллемболы, панцирные клещи, личинки комаров-толкунчиков, сеноеды и другие. Образуется микрогоризонт, состоящий из их экскрементов.
- 3. Поселение литофильных мхов *Hedwidia* и *Pleurozium schreberi*. Под ними погребаются лишайники и подлишайниковые пленочные почвы. Ризоиды мхов здесь прикрепляются не к камню, а к мелкозему, который имеет мощность не менее 3 см. Колебания температуры и влажности под мхами в несколько раз меньше, чем под лишайниками. Усиливается деятельность микроорганизмов, увеличивается разнообразие групп животных.
- 4. Появление гипновых мхов и сосудистых растений. В разложении растительных остатков и формировании почвенного профиля постепенно уменьшается роль мелких членистоногих и растет участие более крупных беспозвоночных — сапрофагов: энхитреид, дождевых червей, личинок насекомых.
- 5. Заселение крупными растениями, способствующее дальнейшему накоплению и образованию почвы. Ее слой оказывается достаточным для развития кустарников и деревьев. Так, постепенно на изначально голых скалах идет процесс смены лишайников мхами, мхов травами и наконец лесом. Такие сукцессии в геоботанике называют экогенетическими, так как они ведут к преобразованию самого местообитания.

Первичная сукцессия



Вторичная сукцессия — это восстановление экосистемы, когда-то уже существовавшей на данной территории.

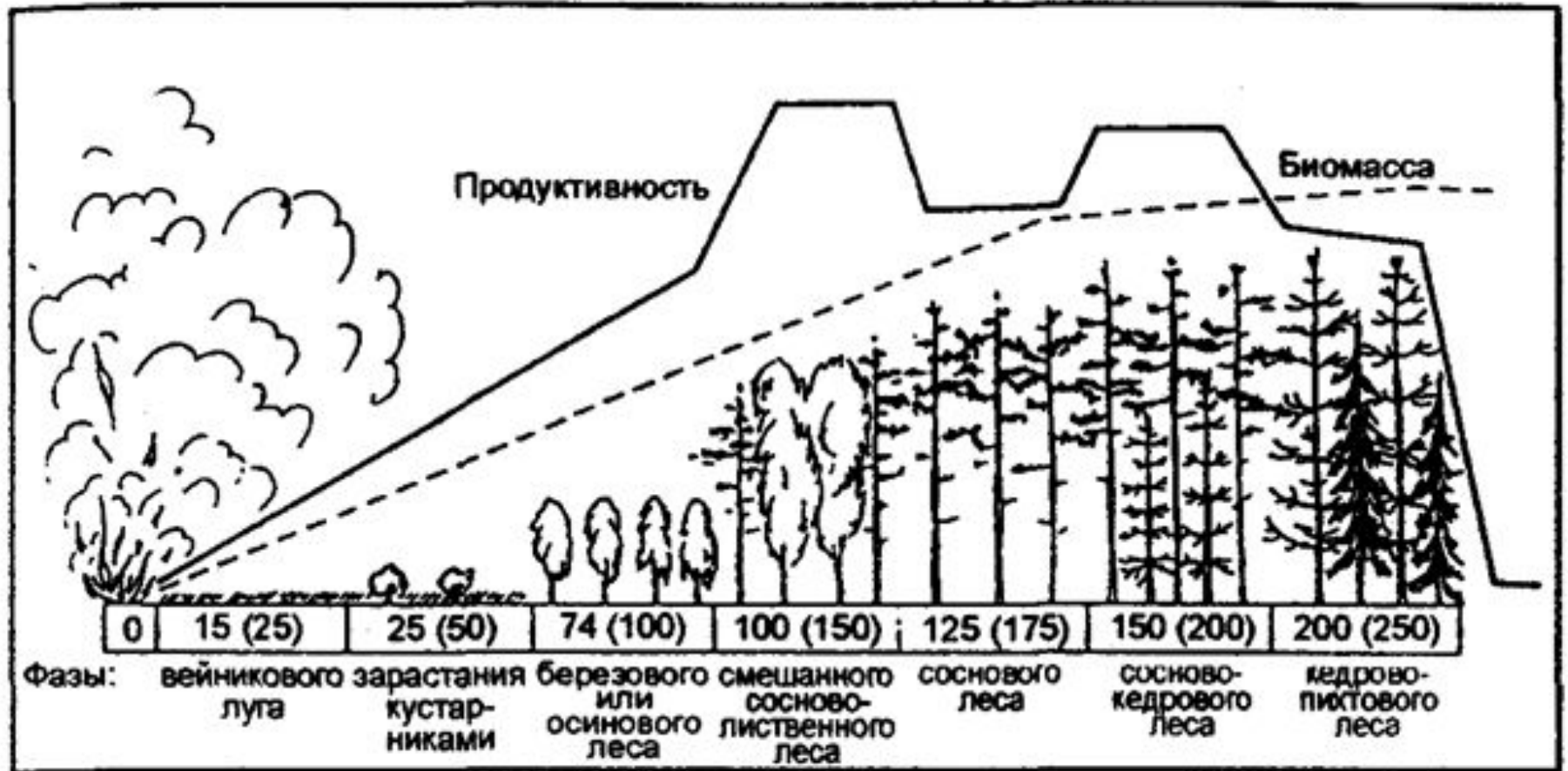


- В.с. начинается в том случае, если уже в сложившемся биоценозе нарушены установившиеся взаимосвязи организмов в результате извержения вулкана, пожара, вырубки, вспашки и т. д. Смены, ведущие к восстановлению прежнего биоценоза, получили название в геоботанике **демутационных**.
- Например, вторичная сукцессия сибирского темно-хвойного леса (пихтово-кедровой тайги) после опустошительного лесного пожара.
- На более выжженных местах из спор, занесенных ветром, появляются мхи-пионеры: через 3—5 лет после пожара наиболее обильны «пожарный мох» — *Funaria hygrometrica*, *Geratodon* и др. Из высших растений быстро заселяют гари Иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), который уже через 2—3 месяца обильно цветет на пожарище, а также вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*) и другие виды.
- Вейниковый луг сменяется кустарниками, затем березовым или осиновым лесом, смешанным сосново-лиственным лесом, сосновым лесом, сосново-кедровым лесом, и, наконец, через 250 лет происходит восстановление кедрово-пихтового леса.
- Вторичные сукцессии совершаются, как правило, быстрее и легче, чем первичные, так как в нарушенном местообитании сохраняется почвенный профиль, семена, зачатки и часть прежнего населения и прежних связей.


Вторичная сукцессия



Вторичная сукцессия сибирского темно-хвойного леса (пихтово-кедровой тайги) после опустошительного лесного пожара (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)



Климаксовая экосистема

- Сукцессия завершается  стадией, когда все виды экосистемы, размножаясь, сохраняют относительно постоянную численность и дальнейшей смены ее состава не происходит.
- Такое равновесное состояние называют *климаксом*, а экосистему — *климаксовой*.
- В разных абиотических условиях формируются неодинаковые климаксовые экосистемы. В жарком и влажном климате это будет дождевой тропический лес, в сухом и жарком — пустыня.
- Основные биомы Земли — это климаксовые экосистемы соответствующих географических областей.

Специфические закономерности сукцессии



- Американский эколог Ф. Клементс, наиболее полно разработавший учение о сукцессиях, считает, что в любом обширном географическом районе, который по масштабам можно примерно приравнять к природной зоне (лесная, степная, пустынная и т. п.), каждый ряд завершается одной и той же климаксной экосистемой (**моноклимаксом**). Такой климакс был назван климатическим.
- Видовой состав климаксных экосистем может существенно различаться. Общим является лишь то, что эти экосистемы объединяет сходство **видов-эдификаторов**, то есть тех, которые в наибольшей мере создают среду обитания. Например, для степных экосистем эдификаторами являются злаки (ковыль и типчак). Для тропических лесов в качестве эдификаторов выступает большое количество древесных видов, создающих сильное затенение для других видов своим пологом.
- Для лесной зоны северных и срединных регионов Евразии основными эдификаторами выступают ель или пихта. Из набора всех древесных видов они в наибольшей степени изменяют условия место-произрастания.
- При сочетании таких условий возможно формирование климаксных смешанных елово-лиственных (пихтово-лиственных), чаще всего с березой и осиной, лесов. Последнее наиболее характерно для зоны смешанных лесов. Для таежной (более северной) зоны более типичны климаксные леса с явным преобладанием только эдификаторов (ель, пихта).

Специфические закономерности сукцессии

- Наряду с теорией моноклимакса существует точка зрения, в соответствии с которой в одном и том же географическом районе может формироваться несколько завершающих (климаксных) экосистем (**поликлимакс**).
- Например, в лесной зоне наряду с еловыми и елово-лиственными лесами в качестве климаксных рассматривают также луговые экосистемы, сосновые леса. Однако сторонники моноклимакса считают, что луга в лесной зоне могут длительно существовать только в результате их использования (скашивания, выпаса). При прекращении таких воздействий на смену им неизбежно придут лесные сообщества.
- Что касается сосновых лесов, то длительное существование их связывается с тем, что они занимают обычно крайне бедные (например, песчаные, щебнистые, сильно заболоченные) местообитания, где ель (более сильный эдификатор) не может внедряться и существовать вследствие более значительной требовательности к почвенному плодородию. Но с течением времени по мере накопления в почве органических веществ и необходимых для жизни минеральных элементов и эти «сосновые местообитания», с точки зрения сторонников моноклимакса, будут заняты еловыми лесами, как обладающими более сильной эдификаторной способностью.

Антропогенные сукцессии

Наряду с природными факторами, причинами динамики экосистем выступает человек. К настоящему времени им разрушено большинство коренных (климаксных) экосистем. Например, степи почти полностью распаханы (сохранились только на заповедных участках). Преобладающие площади лесов представлены переходными (временными) экосистемами из лиственных древесных пород (береза, осина, реже ива, ольха и др.). Эти леса обычно называют **производными** или **вторичными**. Они являются промежуточными стадиями сукцессий.

Общие закономерности сукцессионного процесса



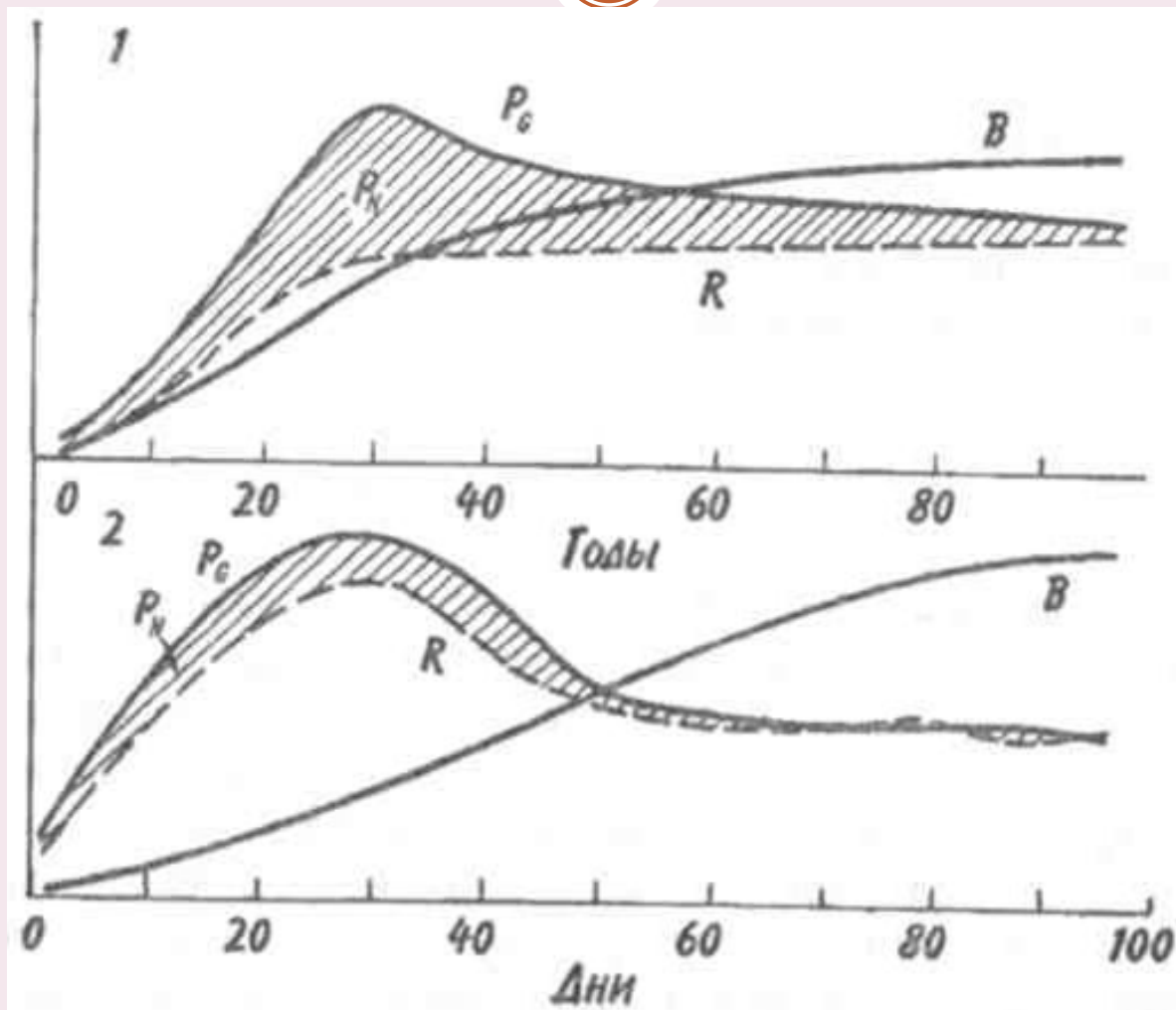
- 1. На начальных стадиях видовое разнообразие незначительно, продуктивность и биомасса малы. По мере развития сукцессии эти показатели возрастают.
- 2. С развитием сукцессионного ряда увеличиваются взаимосвязи между организмами. Особенно возрастает количество и роль симбиотических отношений. Полнее осваивается среда обитания, усложняются цепи и сети питания.
- 3. Уменьшается количество свободных экологических ниш, и в климаксом сообществе они либо отсутствуют, либо находятся в минимуме. В связи с этим по мере развития сукцессии уменьшается вероятность вспышек численности отдельных видов.
- 4. Интенсифицируются процессы круговорота веществ, потока энергии и дыхания экосистем.

Общие закономерности сукцессионного процесса



- 5. Скорость сукцессионного процесса в большей мере зависит от продолжительности жизни организмов, играющих основную роль в сложении и функционировании экосистем. В этом отношении наиболее продолжительны сукцессии в лесных экосистемах. Короче они в экосистемах, где автотрофное звено представлено травянистыми растениями, и еще быстрее протекают в водных экосистемах.
- 6. Неизменяемость завершающих (климаксных) стадий сукцессий относительна. Динамические процессы при этом не приостанавливаются, а лишь замедляются.
- 7. В зрелой стадии климаксного сообщества (не старческой!) биомасса обычно достигает максимальных или близких к максимальным значений.

Кривая изменения общей биомассы (B) обычно имеет выпуклую форму, тогда как кривая изменения валовой первичной продукции (P_G) — вогнутую. Как в лесной экосистеме, так и в условиях лабораторного микрокосма чистая первичная продукция (P_N) возрастает на ранних стадиях развития сообщества, но убывает — на поздних.



положение сообществ различных типов в классификации, основанной на метаболизме (по: Одум, 1975). Направления автотрофной и гетеротрофной сукцессии указаны стрелками. Сообщества, расположенные вдоль диагонали, потребляют за год в среднем примерно столько, сколько они создали, и их можно считать метаболически климаксными.



Изменение признаков экосистемы в ходе сукцессии

Номер п/п	Признаки	Развивающаяся стадия	Зрелая стадия
1	Отношение валовой продукции (P) к дыханию (R)	>1<	- 1
2	Отношение валовой продукции (P) к биомассе (B)	Высокое	Низкое
3	Биомасса (B) на единицу потока энергии (P+R)	Низкое	Высокое
4	Урожай (чистая продукция сообщества)	Высокий	Низкий
5	Пищевые цепи	Линейные, преимущественно пастбищные	Ветвящиеся, преимущественно детритные
6	Круговороты минеральных веществ	Открытые	Замкнутые
7	Скорость обмена веществ между организмами и средой	Высокая	Низкая
8	Сохранение веществ	С потерями	Полное
9	Число видов	Мало	Велико
10	Выравненность	Мала	Велика
11	Гетеротипические реакции	Не развиты	Развиты
12	Стратификация	Слабо организована	Хорошо организована
13	Специализация по нишам	Широкая	Узкая
14	Размеры особей	Небольшие	Крупные
15	Жизненные циклы	Короткие и простые	Длинные и сложные
16	Характер роста популяции	Экспоненциальный	Логистический
17	Стабильность	Низкая	Высокая
18	Энтропия	Высокая	Низкая
19	Информация	Мало	Много

Законы развития экосистем

- **Закон последовательности прохождения фаз развития:** фазы развития природной системы могут следовать лишь в эволюционно закрепленном (исторически, экологически обусловленном) порядке, обычно от относительно простого к сложному, как правило, без выпадения промежуточных этапов, но, возможно, с очень быстрым их прохождением или эволюционно закрепленным отсутствием.
- **Когда экосистема приближается к состоянию климакса, в ней, как и во всех равновесных системах, происходит замедление всех процессов развития. Это положение находит отражение в законе сукцессионного замедления:** процессы, идущие в зрелых равновесных экосистемах, находящихся в устойчивом состоянии, как правило, проявляют тенденцию к снижению темпов.
- **Правило Г. Одум и Р. Пинкертон, или правила максимума энергии поддержания зрелой системы:** сукцессия идет в направлении фундаментального сдвига потока энергии в сторону увеличения ее количества, направленного на поддержание системы.
- **Принципа «нулевого максимума», или минимализации прироста в зрелой экосистеме:** экосистема в сукцессионном развитии стремится к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности.

Законы развития экосистем

- В ходе сукцессии увеличивается замкнутость биогеохимических круговоротов веществ - *правило увеличения замкнутости биогеохимического круговорота веществ в ходе сукцессии.*
- **Разнообразие видов формирует сукцессию, ее направление, обеспечивает заполненность реального пространства жизнью.**
- Недостаточное количество видов, составляющих комплекс, не могло бы сформировать сукцессионный ряд, и постепенно, с разрушением климаксовых экосистем произошло бы полное опустынивание планеты.
- Следует отметить, что там, где разнообразие видов недостаточно для формирования биосферы, служащей основой нормального естественного хода сукцессионного процесса, а сама среда резко нарушена, сукцессия не достигает фазы климакса, а заканчивается узловым сообществом — *параклимаксом*, длительно или кратковременно производным сообществом. Чем глубже нарушенность среды того или иного пространства, тем на более ранних фазах оканчивается сукцессия.