Сообщение на тему:

# Суксцессия

## Репки Николая

11 «Б» класс

### Минск 2002

Любая экосистема, приспосабливаясь к изменениям внешней среды, находится в состоянии динамики. Эта динамика может касаться отдельных звеньев экосистем (организмов, популяций, трофических групп), так и всей системы в целом. При этом динамика может быть связана, с одной стороны, с адаптациями к факторам, которые являются внешними по отношению к системе, а с другой – к факторам, которые создаёт и изменяет сама экосистема.

Самый простой тип динамики – суточный. Он связан с изменениями в фотосинтезе и транспирации (испарение воды) растений. В ещё большей мере эти изменения связаны с поведением животного населения. Одни из них более активны днём, другие – в сумерки, третьи – ночью. Аналогичные примеры можно привести по отношению к сезонным явлениям, с которыми ещё больше связана активность жизнедеятельности организмов. Не остаются неизменными экосистемы и в многолетнем ряду. Если в качестве примера взять лес или луг, то не трудно заметить, что в разные годы этим экосистемам свойственны свои особенности. В одни годы мы можем наблюдать увеличение численности одних видов (на лугах, например, бывают “клеверные” годы, годы с резким увеличением злаков и других видов или групп видов). Из этого следует, что каждый вид индивидуален по своим требованиям к среде, и её изменения для одних видов благоприятны, а на другие, наоборот, оказывают угнетающее влияние. Сказывается также и периодичность в интенсивности размножения.

Эти изменения в одних случаях могут в какой-то мере повторяться, в других же имеют место изменения, которые на фоне периодически повторяющейся динамики имеют однонаправленность, поступательный характер и обусловливают развитие экосистемы в определённом направлении. Периодически повторяющуюся динамику называют циклическими изменениями, или флюктуациями, а направленную динамику именуют поступательной или развитием экосистем. Для последнего вида динамики характерным является либо внедрение в экосистемы новых видов, либо смена одних видов другими. В конечном счёте происходят смены биоценозов и экосистем в целом. Этот процесс называют сукцессией (от лат."сукцессио" – преемственность, наследование). Если сукцессия обуславливается в основном внешними по отношению к системе факторами, то такие смены называют экзогенетическими, или экзодинамическими (от греч. "эндон" – внутри).

Экзогенетические смены (сукцессии) могут быть вызваны изменением климата в одном направлении, например, в сторону потепления или похолодания, иссушением почв, например, в результате осушения или понижения уровней грунтовых вод по другим причинам. Такие смены могут длиться столетиями и тысячелетиями и их называют вековыми сукцессиями.

Ход эндодинамических сукцессий рассмотрим на примере наземных экосистем. Если взять участок земной поверхности, например, заброшенные пахотные земли в различных географических районах (в лесной, степной зонах либо среди тропических лесов и тому подобное), то для всех этих объектов будут характерны как общие, так и специфические изменения в экосистемах.

В качестве общих закономерностей будет иметь место заселение живыми организмами, увеличение их видового разнообразия, постепенное обогащение почвы органическим веществом, возрастание их плодородия, усиление связей между различными видами или трофическими группами организмов, уменьшение числа свободных экологических ниш, постепенное формирование всё более сложных биоценозов и экосистем, повышение их продуктивности. Более мелкие виды организмов, особенно растительных, при этом, как правило, сменяются более крупными интенсифицируются процессы круговорота веществ и тому подобное. В каждом случае при этом можно выделить последовательные стадии сукцессий, под которыми понимается смена одних экосистем другими, а сукцессионные ряды заканчиваются относительно мало изменяющимися экосистемами. Их называют климаксными (от греч. климакс – лестница), коренными, или узловыми.

Специфические закономерности сукцессий заключаются прежде всего в том, что в каждой из них, как и каждой стадии, присущ тот набор видов, которые, во-первых, характерны для данного региона, а, во-вторых, наиболее приспособленного ряда. Различными будут и завершающие (климаксные) сообщества (экосистемы).

Американский эколог 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 тому подобное), каждый ряд завершается одной и той же климаксной экосистемой (моноклимаксом). Такой климакс был назван климатическим. Это, однако, не значит, что для любого участка географической зоны (моноклимакса) характерен один и тот же набор видов. 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 плотнокустовые 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 выступает ель и пихта. Они из набора всех древесных видов в наибольшей степени изменяют условия местопроизрастания: сильно затеняют подпологовое пространство, создают кислую среду почв и обуславливают процессы их оподзоливания (растворение и вымывание из приповерхностного слоя практически всех минералов, кроме кварца), которые не отстают от них в росте и способны первыми захватить пространство. При сочетании таких условий возможно формирование климаксных смешанных елово- лиственных (пихтово-лиственных), чаще всего с берёзой 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).

Однако прежде чем сформируется климаксное сообщество (экосистема), ему предшествует, как отмечалось выше, ряд промежуточных стадий или серий. Так, на исходно безжизненном субстрате здесь сначала появляются организмы-пионеры, например, корковые водоросли, накипные лишайники. Они несколько обогащают субстрат органическими и доступными для усвоения растениями веществами. За ними следуют отдельные травянистые растения, обычно способные быстро осваивать бедный субстрат. Эта стадия сменяется полукустарниками и кустарниками, а ей на смену приходят лиственные виды деревьев (чаще всего берёза, осина, ива). Последние характеризуются быстрым ростом, но, отличаясь высоким светолюбием, быстро изреживаются (к 40–50-летнему возрасту). В результате этого под их пологом создаются условия для поселения теневыносливой ели, которая постепенно догоняет в росте стареющие лиственные виды деревьев и выходит в первый ярус. На данной стадии и образуется климаксное смешанное елово- лиственное сообщество или чисто еловый лес со свойственным им набором других видов растений и животных. Названия экосистем, биоценозов. Значительное разнообразие (богатство почв, увлажнение) в пределах формирования сходных климаксных сообществ обуславливает существенное различие продуктивности отдельных экосистем и сопутсвующих эдификаторам видов растений и животных. Обычно степень благоприятности условий местопроизрастания оценивается либо по результатам прямого определения значений факторов, либо по растениям- индикаторам.

Так, для лесной зоны кислица указывает на условия увлажнения, близкие к оптимальным, и значительное богаство почв питальными минеральными веществами; черника – на несколько избыточное увлажнение и некоторый дефицит элементов минерального питания; брусника – на дефицит увлажнения и почвенного плодородия; мхи (кукушкин лён и ,особенно, сфагнум) – на чрезмерно избыточное увлажнение, дефицит минеральных веществ, недостаток кислорода для дыхания корней и наличие процессов торфообразования. Наряду с индикаторами меняется состав и других видов, произрастающих под пологом эдификаторов.

По растениям-эдификаторам и растения-индикаторам называют биоценозы (экосистемы). Лесоводы их определяют как типы леса (например, ельники- кисличники, ельники-черничники, ельнико-сфагновые и другие). По такому же принципу классифицируются и называются другие растительные сообщества (не лесные) и экосистемы в целом. Но в этом случае они носят название не типов, а ассоциаций растений, по которым называются экосистемы. Это элементарные единицы относительно однородного по видовому составу и другим признакам растительного покрова. Например, для степей выделяются типчаково-ковыльные, злакотравные и тому подобные экосистемы (биогеоценозы).

Наряду с теорией моноклимакса существует точка зрения, в соответствии с которой в одном и том же географическом районе может формироваться несколько завершающих (климаксных) экосистем. Например, в лесной зоне, наряду с еловыми и елово-лиственными лесами в качестве климаксных рассматриваются 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) места обитания, где ель (более сильный эдификатор) не может внедряться и существовать вследствие более значительной требовательности к почвенному плодородию. Однако с течением времени и по мере накопления в почве органических веществ и необходимых для жизни минеральных элементов и эти сосновые места обитания, с точки зрения сторонников моноклимакса, будут заняты еловыми лесами, как обладающими более сильной эдификаторной способностью.

Причина сукцессий (частных).

Сукцессионные смены обычно связывают с тем, что существующая экосистема (сообщество) создает неблагоприятные условия для наполняющих ее организмов (почвоутомление, неполный круговорот веществ, самоотравление продуктами выделения или разложения и т.п.). Такие явления реальны, но не объясняют всех случаев смен экосистем. Например, в северных лесах внедрение под полог лиственных древесных сообществ ели связано прежде всего с тем, что последняя использует биологические свойства первых по слабому притенению почвы. Сами же почвенные условия остаются не только благоприятными для лиственных древостоев, но и постепенно улучшаются для них ( идет накопление питательных веществ, уменьшается кислотность и т.п.). Следовательно, здесь нет оснований говорить о самоотравлении или других подобных причинах смен.

Не подтверждается безоговорочно и точка зрения о том, что появление ели под пологом лиственных лесов и древостоев связано с тем, что в молодом возрасте этот вид требует затенения. Известно, например, что ель и в молодом возрасте прекрасно растет при полном освещении (значительно лучше, чем под пологом других древесных видов). Об этом, в частности, свидетельствуют многочисленные примеры создания культурных фитоценозов ели (посадкой молодых растений или посевом семян) на открытых площадях.

Наряду с природными факторами причинами динамики экосистем все чаще 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 другие). Эти леса обычно называют производными, или вторичными. Они, как отмечалось выше, являются промежуточными стадиями сукцессий. К сменам экосистем ведут также такие виды деятельности человека, как осушение болот, чрезмерные нагрузки на леса. Например, в результате отдыха населения (рекреации), химических загрязнений среды, усиленного выпаса скота, пожаров и т.п. Антропогенные воздействия часто ведут к упрощению экосистем. Такие явления обычно называют дегрессиями. Различают, например, пастбищные, рекреационные и другие дегрессии. Смены такого типа обычно завершаются не климаксными экосистемами, для которых характерно усложение структуры, а стадиями катоценоза, которые нередко заканчиваются полным распадом экосистем. Климаксные экосистемы обычно чувствительны к различным вмешательствам в их жизнь. К подобным воздействиям, кроме хвойных лесов, чувствительны и другие коренные сообщества, например, дубовые леса. Это одна из причин катастрофической гибели дубрав в современный период и замена их, как и хвойных лесов, менее ценными, но более устойчивыми временными экосистемами из березы, осины, кустарников или трав. Последнее особенно типично при разрушении степных и лесостепных дубрав.

Виды сукцессий.

Сукцессии, с которыми мы познакомились на примере лесной зоны, называют первичными по той причине, что они начинаются с исходно безжизненного пространства (субстрата). Кроме отвалов горных пород, такие сукцессии могут начинаться на песчаных обнажениях, продуктах извержения вулканов (застывшая лава, отложения пепла) и т.п.

Наряду с первичными выделяют вторичные сукцессии. Последние отличаются от первичных тем, что они начинаются обычно не с нулевых значений,а возникают на месте нарушенных или разрушенных экосистем. Например, после вырубок лесов, лесных пожаров, при израстании площадей, находившихся под сельскохозяйственными угодьями. Основное отличие этих сукцессий заключается в том, что они протекают несравненно быстрее первичных, так как начинаются с промежуточной стадии (трав, кустарников или древесных растений-пионеров) и на фоне более богатых почв. Конечно, вторичная сукцессия возможна только в тех случаях, если человек не будет оказывать сильное и постоянное влияние на развивающиеся экосистемы. В последнем случае, как отмечалось выше, процесс пойдет по схеме дегрессий и завершится стадией катоценоза и опустынивания территорий.

Различают также автотрофные и гетеротрофные сукцессии. Рассмотренные выше примеры сукцессий относятся к автотрофным, поскольку все они протекают в экосистемах, где центральным звеном является растительный покров. С его развитием связаны смены гетеротрофных компонентов. Такие сукцессии потенциально бессмертны, поскольку все время пополняются энергией и веществом, образующимися или фиксирующимися в организмах в процессе фотосинтеза либо хемосинтеза. Завершаются они, как отмечалось, климаксной стадией развития экосистем.

К гетеротрофным относятся те сукцессии, которые протекают в субстратах, где отстутствуют живые растения (продуценты), а участвуют только животные (гетеротрофы) или мертвые растения. Этот вид сукцессий имеет место только до тех пор, пока присутствует запас готового органического вещества, в котором сменяются различные виды организмов-разрушителей. По мере разрушения органического вещества и высвобождения из него энергии сукцессионный ряд заканчивается, система распадается. Таким образом, эта сукцессия по природе своей деструктивна. Примерами гетеротрофных являются сукцессии, имеющие место, например, при разложении мертвого дерева или трупа животного. Так, при разложении мертвого дерева можно выделить несколько стадий смен гетеротрофов. Первыми на мертвом, чаще ослабленном дереве, поселяются насекомые-короеды. Далее их сменяют насекомые, питающиеся древесиной (ксилофаги). К ним относятся личинки усачей, златок и других. Одновременно идут смены грибного населения. Они имеют примерно следующую последовательность: грибы-пионеры (обычно окрашивают древесину в разные цвета), грибы-деструкторы, способствующие появлению мягкой гнили, и грибы-гумификаторы, превращающие часть гнилой древесины в гумус. На всех стадиях сукцессий присутствуют также бактерии. В конечном счете органическое вещество в основной массе разлагается до конечных продуктов: минеральных веществ и углекислого газа. Гетеротрофные сукцессии широко осуществляются при разложении детрита (в лесах он представлен лесной подстилкой). Они протекают также в экскрементах животных, в загрязненных водах, в частности, интенсивно идут при биологической очистке вод с использованием активного ила, насыщенного большим количеством организмов.

Общие закономерности сукцессионного процесса.

Для любой сукцессии, особенно первичной, характерны следующие общие закономерности протекания процесса:

1. На начальных стадиях видовое разнообразие незначительно, продуктивность и биомасса малы. но 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 климаксном сообществе они либо отсутствуют, либо находятся в минимуме. В связи с этим по мере развития сукцессий уменьшается вероятность вспышек численности отдельных видов.

4. Интенсифицируются процессы круговорота веществ, поток энергии и дыхание экосистем.

5. Скорость суцессионного процесса в большей мере зависит от продолжительности жизни организмов, играющих основную роль в сложении и функционировании экосистем. В этом отношении наиболее продолжительные 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. Продолжаются динамические процессы, обуславливаемые изменениями среды обитания, сменой поколений организмов и другими явлениями. Относительно большой удельный вес занимают динамические процессы циклического (флуктуационного) плана.

7. В зрелой стадии климаксного сообщества биомасса обычно достигает максимальных или близких к максимальным значений. Неоднозначна продуктивность отдельных сообществ на стадии климакса.

Обычно считается, что по мере развития сукцессионного процесса продуктивность увеличивается и достигает максимума на промежуточных стадиях, а затем в климаксном сообществе резко уменьшается. Последнее связывают, во-первых, с тем, что в это время максимум первичной продукции потребляется консументами, а, во- вторых, экосистема развивает чрезвычайно большую массу ассимиляционного аппарата, что ведет к дефициту освещенности, следствием чего является снижение интенсивности фотосинтеза при одновременном возрастании потерь продуктов ассимиляции на дыхание самих автотрофов.

Эти положения нельзя распространять на все климаксные сообщества. Например, нет реальных предпосылок для увеличения численности гетеротрофов в хвойных лесах по сравнению с лиственными. Скорее, в последних больше потребителей зеленой продукции и, вероятнее, вспышки численности отдельных видов-фитофагов, например, насекомых.

Нет также ни теоретических предпосылок, ни фактических данных, которые бы свидетельствовали, что в зрелой климаксной системе, например в еловых лесах, масса хвои достигает чрезмерно высоких значений. Это противоречит принципам адаптации к увеличению биогенной геохимической энергии организмами как условию их выживания (второй биогеохимический принцип В.И. Вернадского). Весь опыт лесоводства также свидетельствует о наиболее высокой продуктивности климаксных лесных сообществ (применительно к лесной зоне хвойных или смешанных хвойно- лиственных лесов). В противном случае, с точки зрения получения продукции (древесины), неизбежен вывод о нецелесообразности ориентации на выращивание и сохранение климаксных стадий лесов.

Применительно к другим экосистемам, например луговым, можно согласиться с тем, что возможности получения продукции на климаксной стадии уменьшаются, однако не потому, что сокращается ее нарастание (прирост, продуктивность), а по той причине, что более значительная часть ее отчуждается гетеротрофами в результате образования устойчивых цепей выедания.

Другими словами, продуктивность экосистем на климаксных стадиях сукцессий высока. Как правило, максимальна вследствие более полного освоения пространства. Однако возможности снятия человеком первичной продукции лимитируются (иногда до нулевых значений) вследствие включения ее в цепи питания.