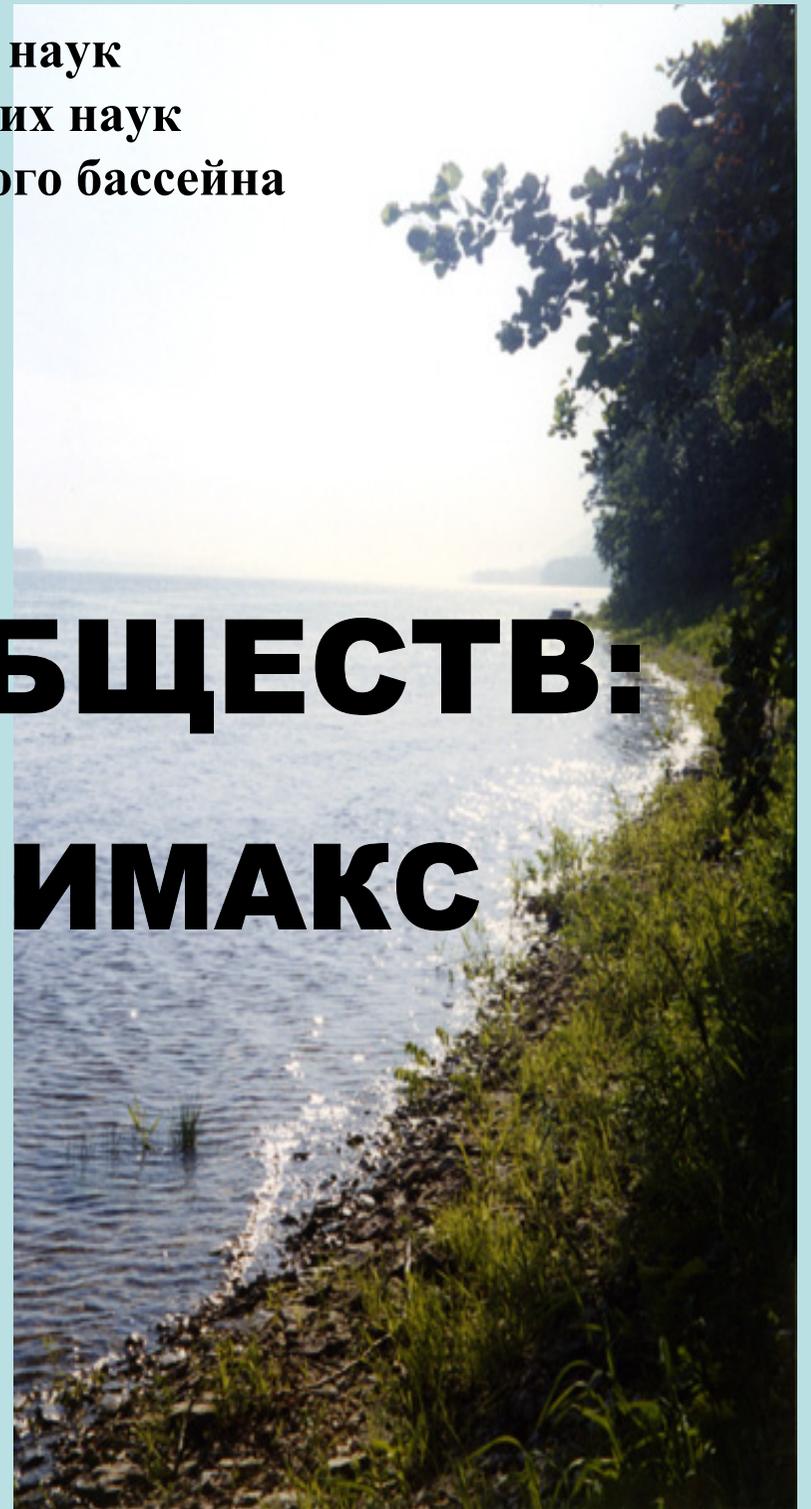


Российская академия наук
Отделение биологических наук
Институт экологии Волжского бассейна

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ: СУКЦЕССИИ, КЛИМАКС

Г.С. Розенберг



Как принято в системологии, любая система характеризуется **структурой** и **поведением** (изменением системы во времени). Все многообразие динамических процессов в экосистемах с известной долей условности можно свести к следующим типам изменений:

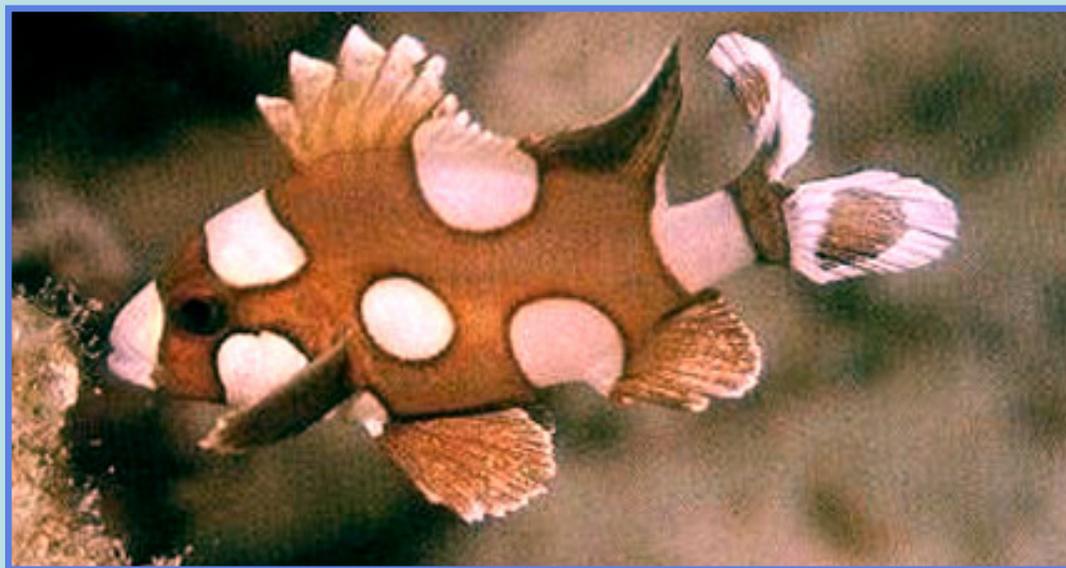
- **обратимые** (суточные, сезонные, флуктуации);
- **необратимые** (сукцессии, эволюция сообществ, нарушения).

Обратимые изменения

- **Суточные изменения** сообществ связаны с ритмикой многих природных процессов, когда температура, освещенность и некоторые другие факторы имеют четко выраженную суточную (сезонную и годовую) циклику. Например, на побережьях океана существуют сложные ритмы жизни, связанные со сменой приливов и отливов.

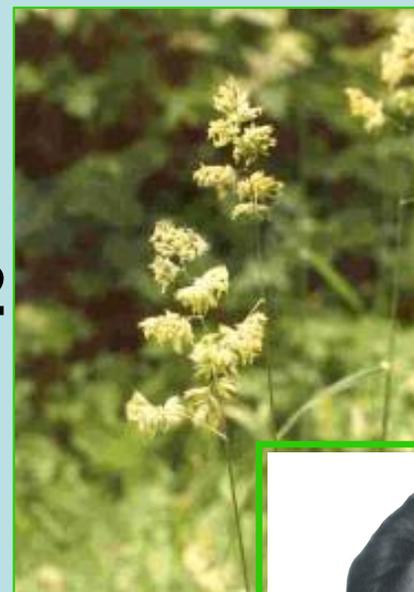
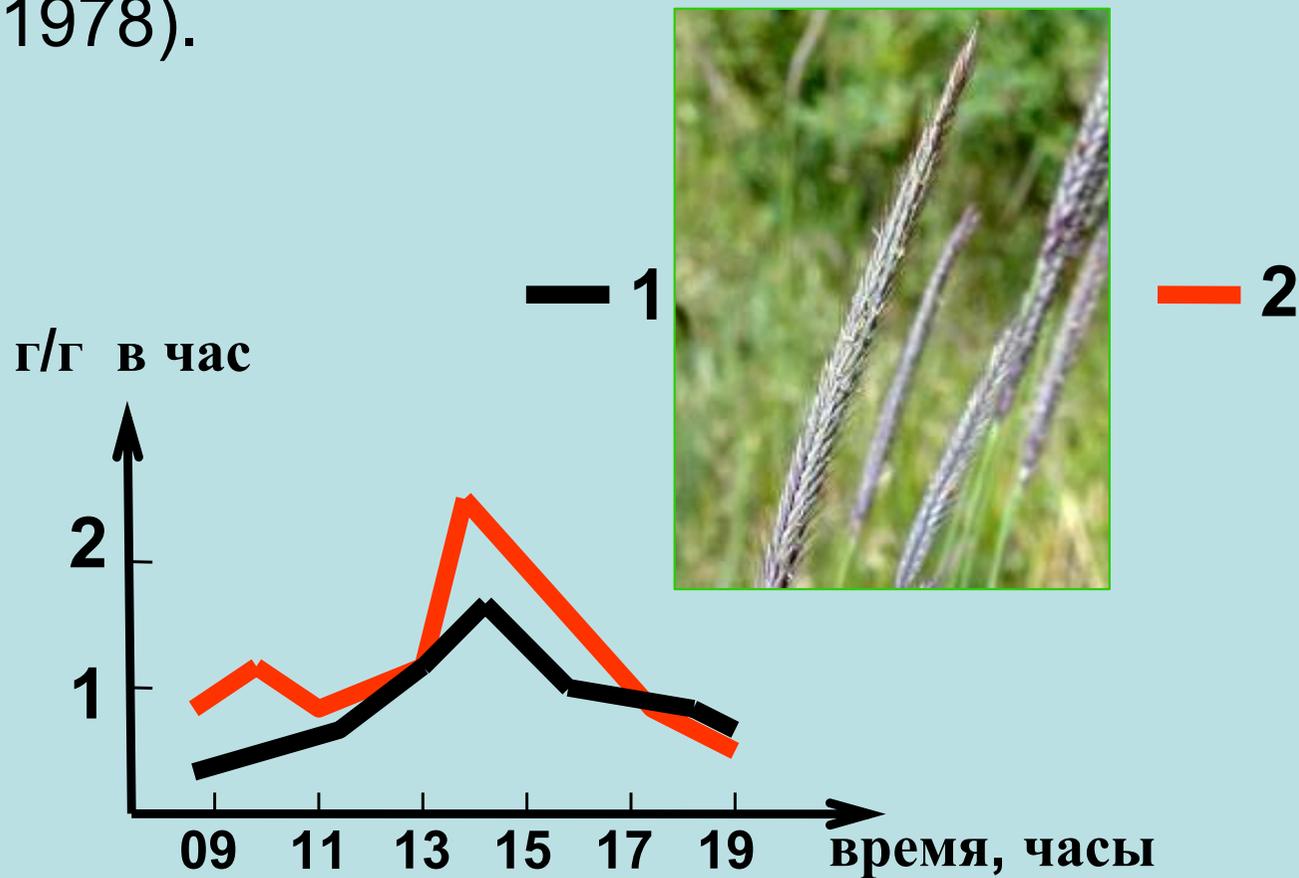


Ночной хищник – гигантская мурена (*Giant moray*)



Дневные рыбы-ворчуны семейства POMADASYIDAE (*Plectorhinchus chaetodonoides*)

Еще один пример суточной динамики, тесно связанный с суточным ходом тепла солнечной энергии, – транспирация двух видов растений пойменных лугов р. Лены (Кононов, 1978).



Конон Евсеевич Кононов
(1933-1992)

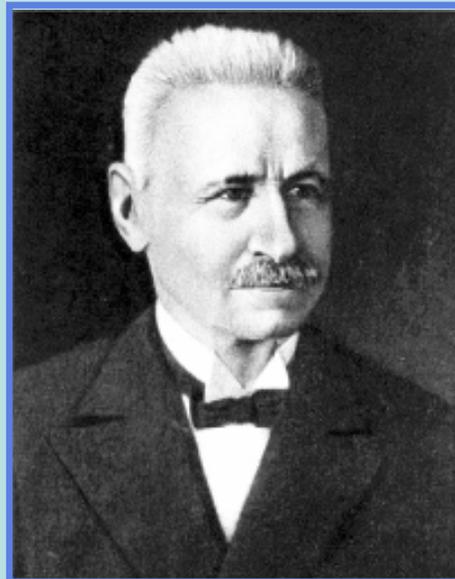
Рис. Суточный ход интенсивности транспирации 7 июля 1972 г.:
1 – *Hordeum brevisubulatum*,
2 – *Poa pratensis*

- **Сезонные изменения.** Смена сезонов для растительных сообществ характеризуется явлениями **сменодоминантности** (в одном и том же сообществе в разное время года или в разные годы, но в один период сезона выражены разные доминанты) и **сменой аспектов** (изменение облика фитоценоза в течение сезона).

Наиболее четко **смена аспектов** выражена в степях, где она была предметом изучения отечественных геоботаников – **Г.И. Танфильева, И.К. Пачоского, В.В. Алехина, И.Н. Бейдеман** и др.).



Гавриил Иванович
Танфильев
(1857–1928)



Иосиф Конрадович
Пачоский
(1864-1942)



Василий Васильевич
Алехин
(1882-1946)



Ирина Николаевна
Бейдеман
(1902-1986)

Так, в заповеднике «Стрелецкая степь» поочередно зацветают сон-трава (*Pulsatilla patens*) с фиолетовыми цветами, желтым цветом горичвет весенний (*Adonis vernalis*) и синим – шалфеей луговой (*Salvia pratensis*).

Такого рода фенологические изменения растительных сообществ отражают их адаптацию к климату и почвенным условиям и служат демонстрацией процессов дифференциации экологических ниш, снижающих конкуренцию внутри сообщества.



Pulsatilla patens

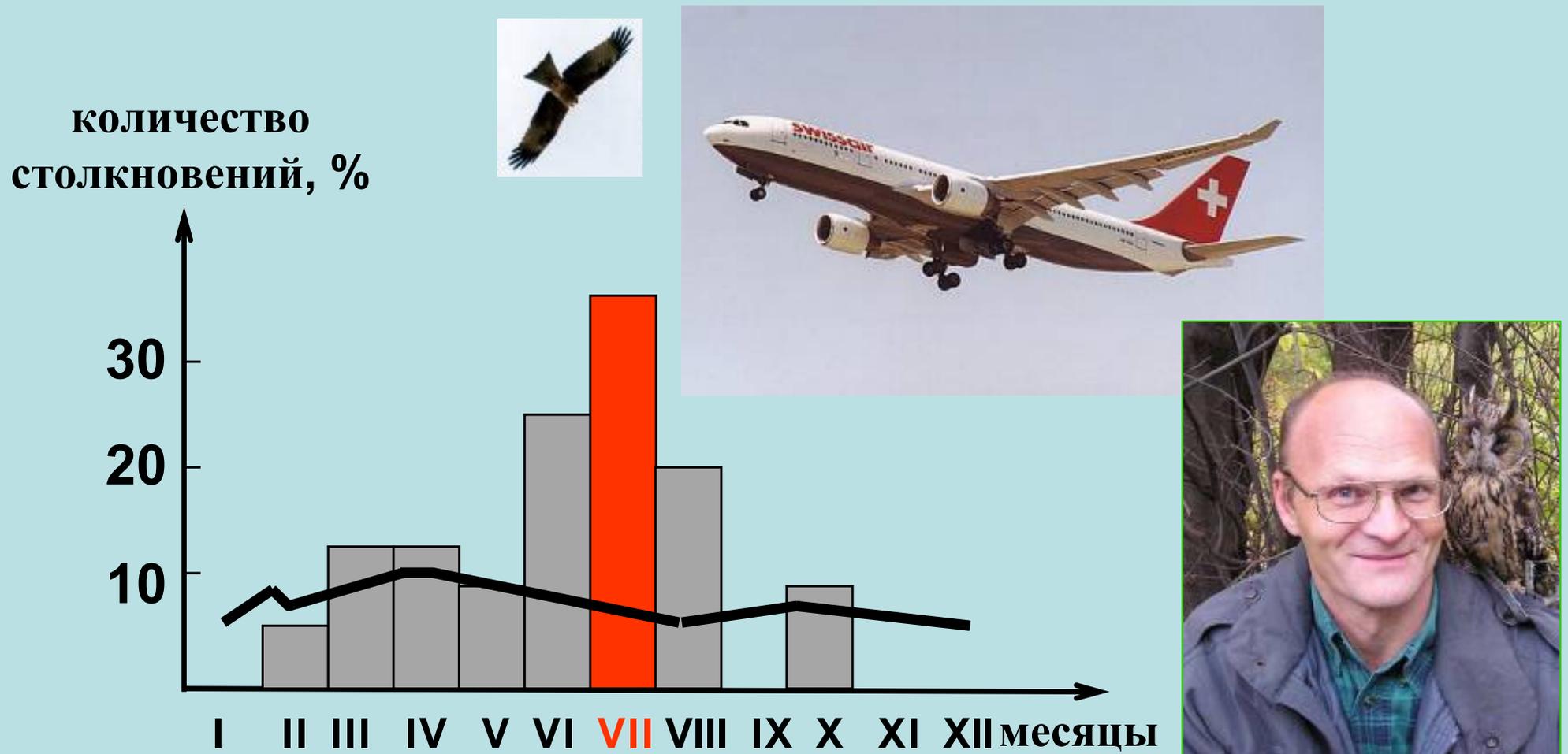


Adonis vernalis



Salvia pratensis

Еще один, достаточно оригинальный, пример сезонной динамики (Бородин, 1990).

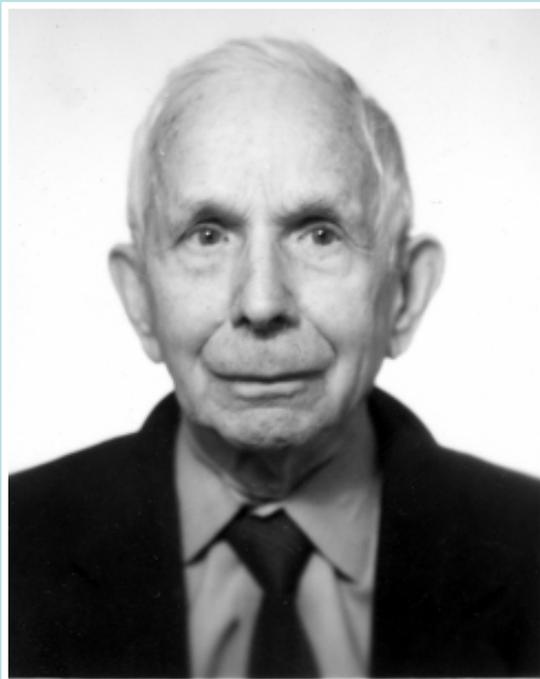


Олег Викторович Бородин (г.р. 1957)

Рис. Частота столкновений самолетов с птицами (гистограмма) и интенсивность полетов воздушных судов (кривая) в районе аэропорта "Ульяновск" в 1985 г.

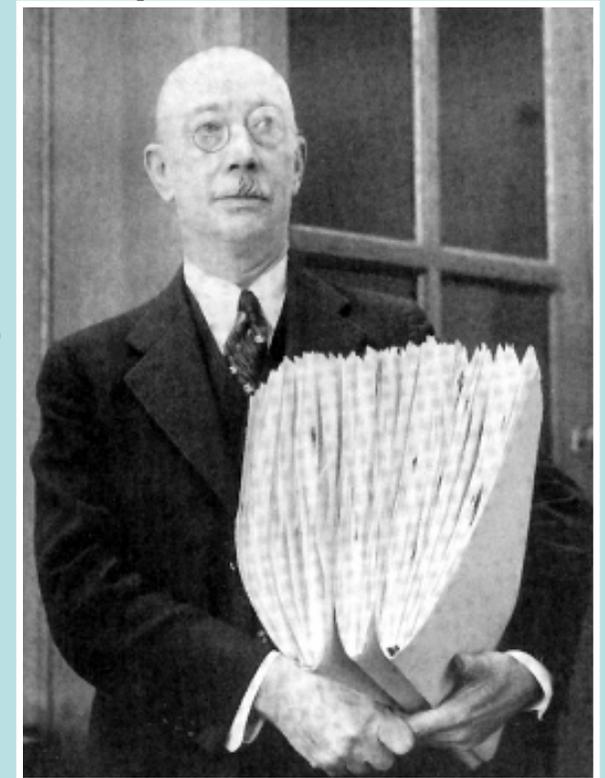
- **Флуктуации** (от лат. *fluctuatio* – колебание) – ненаправленные, различно ориентированные или циклические (с циклом не более 10 лет; Работнов, 1983) разногодичные изменения сообществ, завершающиеся возвратом к состоянию, близкому к исходному.

Термин «флуктуация» в этом контексте одним из первых использовал в 1939 г. американский фитоценолог **Г. Глизон**.



**Тихон
Александрович
Работнов
(1904-2000)**

**Генри Глизон
Henry Allan
Gleason (1882-1975)**



По амплитуде и длительности флуктуации подразделяются на следующие типы:

- **скрытые** (изменения визуально не улавливаются);
- **осцилляции** (обнаруживаются при непосредственном наблюдении);
- **дигрессионно-демутационные** (амплитуда и длительность изменений превышает «среднеаспирантский» интервал наблюдений, то есть больше 5-6 лет).

Т.А. Работнов (1983) различал следующие типы флуктуаций по воздействующим факторам.

- **Экотопические (климатогенные) флуктуации** – наиболее распространенный тип флуктуаций. Разногодичная изменчивость параметров экосистемы (например, численность, продуктивность или биомасса) может достигать порядков.

- **Фитоциклические флуктуации**

относятся к растительным сообществам и связаны с особенностями биологических ритмов растений.

Например, дуб (*Quercus robur*) обильно плодоносит в среднем 1 раз в 4 года и, естественно, на следующий после массового плодоношения год в растительном сообществе будет много его всходов.



Quercus robur L.

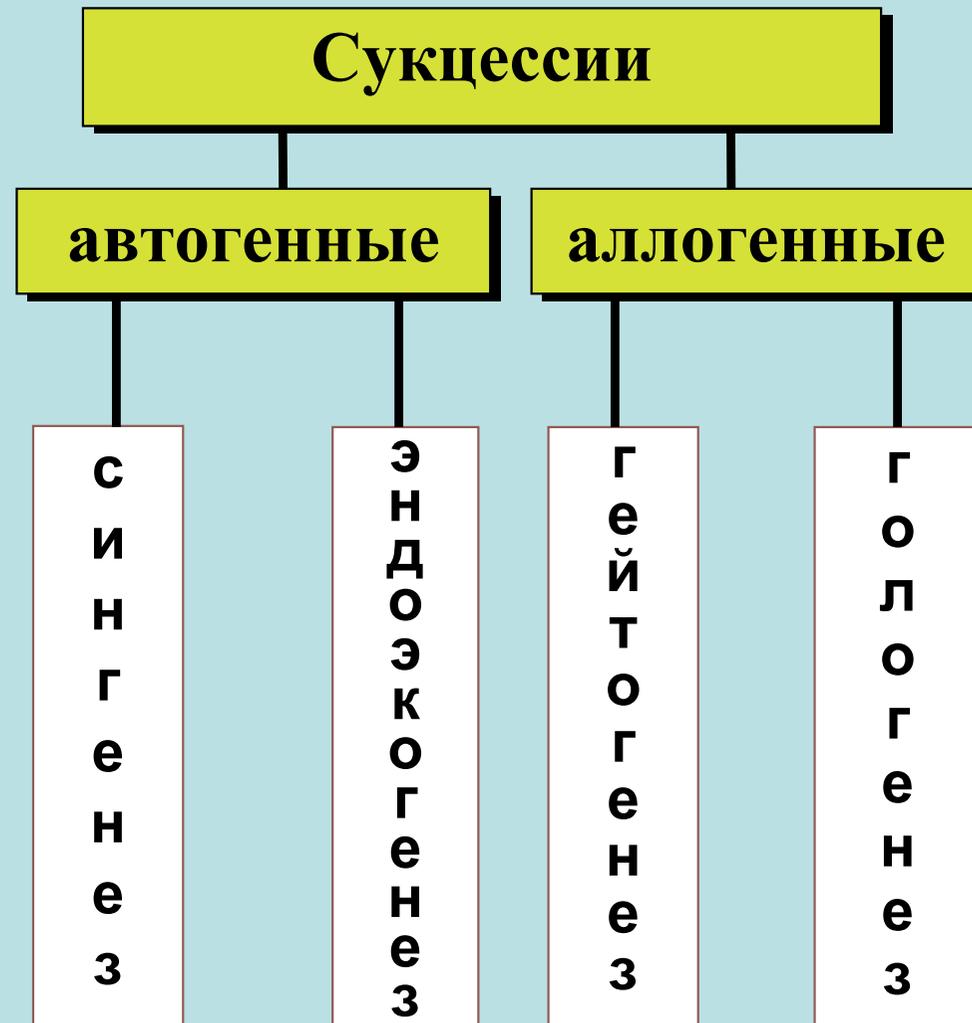
- ***Зоогенные флуктуации*** обусловлены массовым развитием какого-либо вида животных (например, саранча, непарный шелкопряд и др.), в существенной степени изменяющим всю экосистему.
- ***Антропогенные флуктуации*** связаны с кратковременными и направленными воздействиями человека на экосистемы (например, перевыпас может привести к значительному изменению структуры травостоя пастбищ).

Необратимые изменения



Рис. Классификация необратимых изменений экосистем

- **Сукцессии** (от лат. *successio* – наследование, преемственность) относятся к разряду *необратимых изменений экосистем*.



Сингенез – изменения происходят под влиянием взаимоотношений между видами сообщества, дифференциации экологических ниш без существенного изменения видами условий местообитания. Основная роль сингенеза отмечается для начальных стадий и для очень быстрых по масштабу времени сукцессий.

Сингенетические изменения необратимы и постепенны, могут проявляться как на первичных, так и на вторичных местообитаниях (в последнем случае чаще всего время, «отпущенное» на сингенез, меньше, чем для первичной сукцессии), протекать по типу **прогрессивной** и, реже, **регрессивной** сукцессии. Наконец, **сингенез – природный процесс**, но его «пусковым механизмом» могут быть и антропогенные факторы (Миркин, 1985).

Примерами сингенеза могут служить первые стадии зарастания новых субстратов (песчаных отмелей, скальных осыпей, лавовых потоков – первичные и природные сукцессии) и восстановление растительности на нарушенных человеком территориях (зарастание насыпей дорог, залежей и пр. – первичные и вторичные антропогенные сукцессии).



Сукцессия на лавовом потоке в каньоне р. Суна (Карелия, Кандопожский район, посёлок Гирвас).

Эндоэкогенез – изменение сообщества путем изменения условий среды, **сукцессия в классическом (узком) смысле.**

Примерами эндоэкогенеза являются процессы зарастания стариц, переход низинных болот в верховые и т.д. (природная сукцессия) и изменения под воздействием разного рода деструкций (полное или частичное разрушение сообщества в результате воздействия антропогенных факторов – рубки ухода за лесом).



Гейтогенез – локальные (т.е. не связанные с общими тенденциями развития ландшафта) аллогенные смены.

Гейтогенез – сравнительно быстрая по масштабу времени сукцессия (что, естественно, связано с ее локальностью), **вызываемая чаще всего антропогенными факторами**. Необратимый характер гейтогенеза может наблюдаться, как правило, в экологически ранимых ландшафтах экстремальных условий среды (техногенное загрязнение тундровых экосистем в условиях нефтедобывающих районов северо-восточной Сибири).

Регрессивный гейтогенез называется ретрогрессией.

Примером локальных внешних воздействий, приводящих к гейтогенезу, можно считать воздействие на растительность диких животных (природная сукцессия) и хозяйственную деятельность человека (пастбищная дигрессия, воздействие мелиорации и пр. – антропогенные смены).



Пастбищная дигрессия

Гологенез (от греч. *hólos* – весь и ...генез), – изменения целых ландшафтов с более или менее параллельным изменением растительных сообществ и экосистем разных урочищ.

Природный гологенез – это процесс масштаба тысячелетий (например, развитие ильменей в низовьях Волги), **антропогенный** протекает быстрее (в результате, например, строительства гидротехнических сооружений, вызывающих подтопление, затопление, засоление и пр.).

Природный гологенез всегда постоянен и необратим, а вот антропогенный может оказаться обратимым процессом, если его последствия не зашли слишком далеко.



Подтопление жилого дома в г. Калининграде.

КОНЦЕПЦИЯ КЛИМАКСА

Концепция, заключающая в признании возможности существования некоторых устойчивых и равновесных по отношению к внешней среде экосистем.

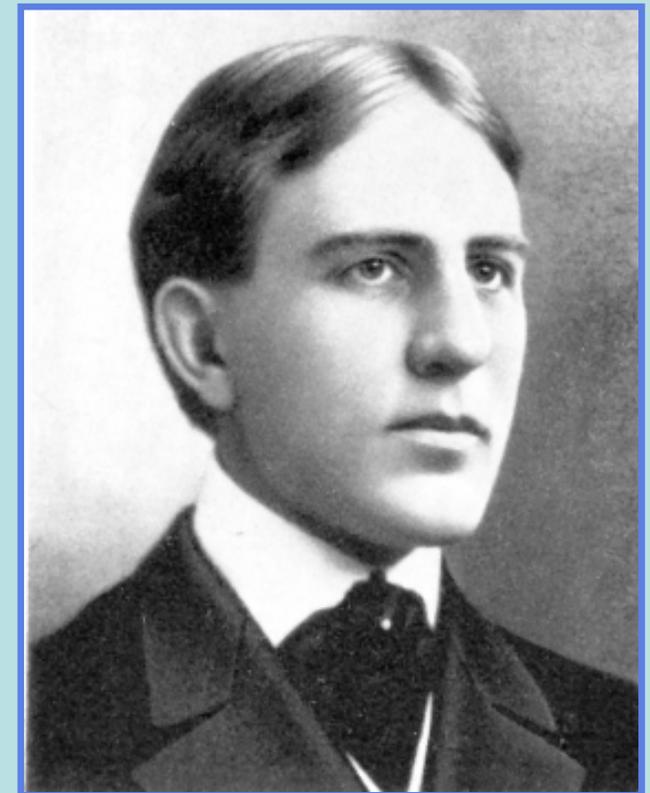
Климакс – это результат автогенных и аллогенных сукцессий, не абсолютно устойчивое состояние, а фаза относительно медленного развития.

ГИПОТЕЗА МОНОКЛИМАКСА Клементса

Признание возможности существования в каждой природной зоне (исключительное значение климатических факторов) **только одного устойчивого климаксового состояния**

вне зависимости от того, где бы ни начиналась сукцессия – на скальных осыпях, песчаных дюнах или при зарастании пруда.

Гипотеза была предложена американским экологом и фитоценологом **Ф. Клементсом** в 1904 г.



Фредерик Клементс
Frederic Edward Clements (1874–1945)

ГИПОТЕЗА ПОЛИКЛИМАКСА

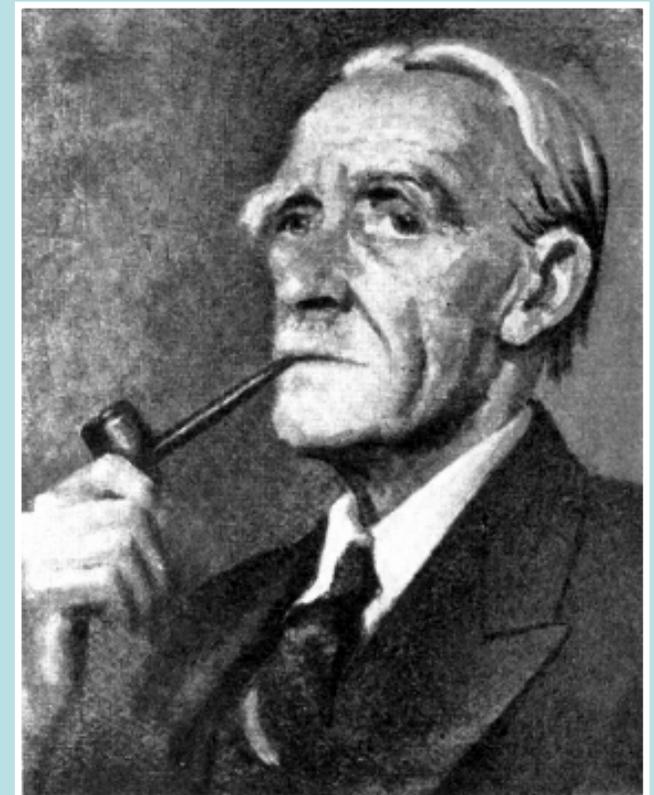
Нихолса – Тенсли

Признание существования в одном климатическом районе нескольких климаксов, различающихся эдафически.



Джордж Нихолс
George E. Nichols (1882-1939)

Представления о поликлимаксе были развиты путем критики концепции моноклимакса американским геоботаником **Дж. Нихолсом** в 1917 г. и английским экологом **А. Тэнсли** в 1920 г.



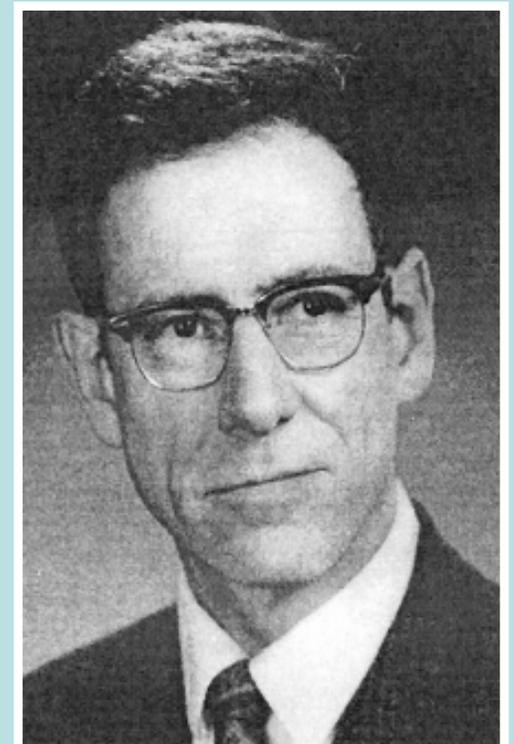
Артур Тэнсли
Arthur George Tansley (1871-1955)

ГИПОТЕЗА КЛИМАКС-МОЗАИКИ Уиттекера

Признание наличия непрерывно варьирующих под воздействием эдафических факторов климаксов в однородной в климатическом отношении территории;

климакс в каждой точке признается индивидуальным и трактуется как мозаика видовых популяций, совмещенных условиями среды.

Роберт Уиттекер
Robert Harding Whittaker
(1920-1980)



По Уиттекеру, между климаксовыми сообществами существуют переходы и количество климаксов в поликлимаксе стремится к бесконечности, т.е. в каждой точке – свой индивидуальный климакс.

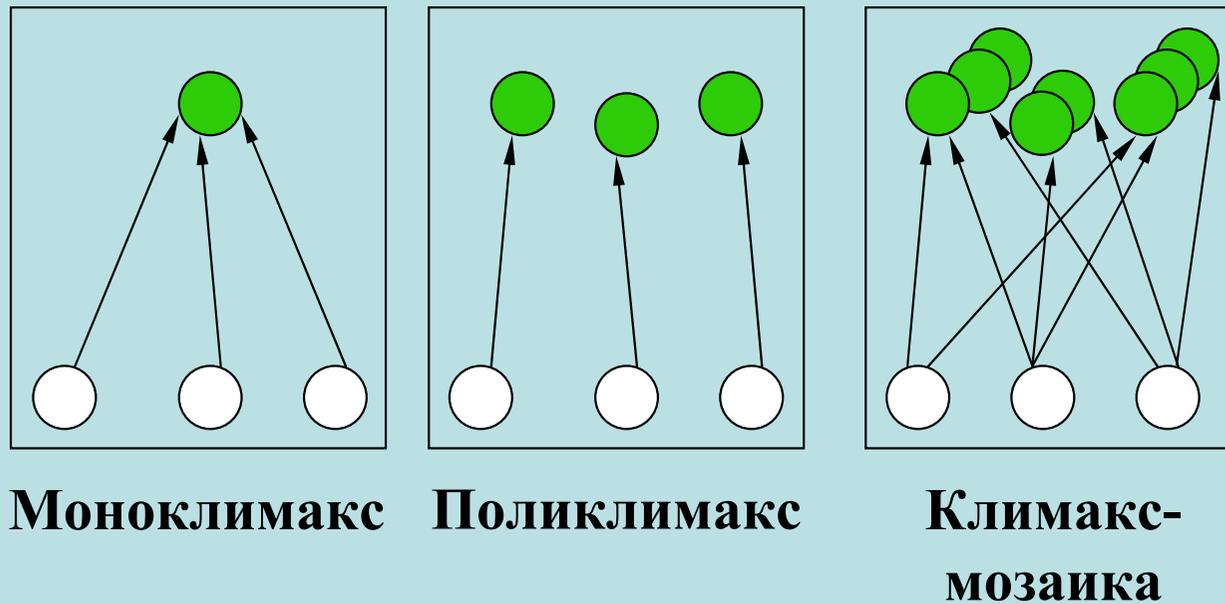
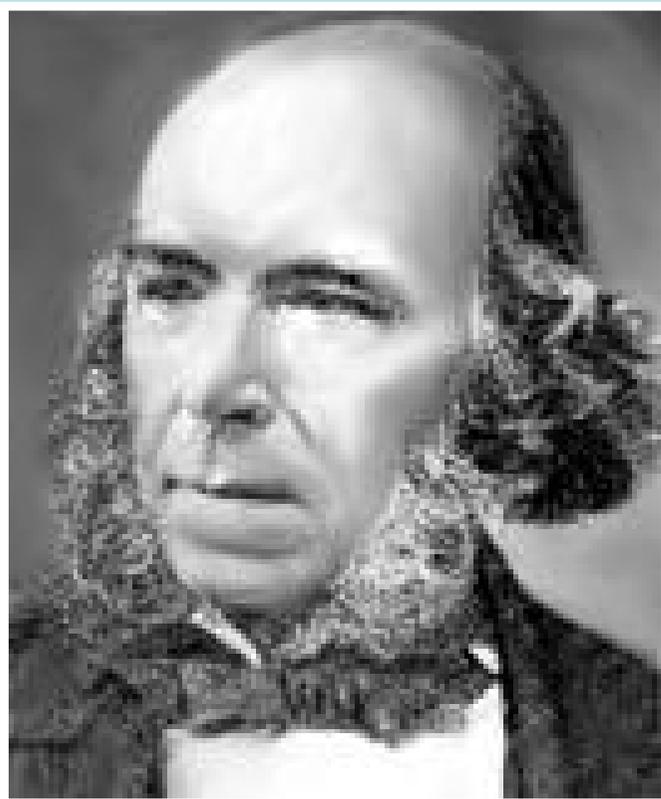


Рис. Схемы, иллюстрирующие гипотезы достижения климакса

ГИПОТЕЗА ПОДВИЖНОГО РАВНОВЕСИЯ Еленкина

На фоне некоторых **ПОСТОЯННЫХ** колебаний воздействующих факторов сообщество сохраняется как **единое целое**, в то время как под воздействием **непостоянных** внешних сил происходит изменение его структуры и «запускается» **НОВЫЙ ВИТОК сукцессии**.

Эта гипотеза (базирувавшаяся на взглядах Г. Спенсера) была предложена в 1906 г. А.А. Еленкиным для объяснения сущности симбиоза у лишайников.



Герберт Спенсер
Herbert Spencer
(1820-1903)



Александр Александрович
Еленкин (1873-1942)



Алексей Порфирьевич
Ильинский (1888-1945)

Представления о подвижном равновесии развивал и отечественный ботанико-географ **А.П. Ильинский** (1921, 1937). При этом предлагалась следующая формализация подвижного равновесия:

$$y = p / q + a \cdot \sin x(t) ,$$

где y – параметр, характеризующий состояние организма (например, его встречаемость в определенном месте в момент времени t , p – сумма наследственных потенций вида, q – условия данного местообитания, ограничивающие осуществление последних, a – амплитуда колебаний внешних условий (или условий, находящихся в минимуме в соответствии с **законом Либиха**), $x(t)$ – функция времени.

Если $x = 0$, то $y = p / q$ представляет собой тип данного местообитания, выраженный через среднюю величину интересующего нас параметра (встречаемости).

ПРИНЦИП СУКЦЕССИОННОГО ЗАМЕЩЕНИЯ

В процессе сукцессии формируется ряд экосистем, ведущий к наиболее устойчивой в данных условиях климаксовой экосистеме.

Термин «климакс» был предложен в 1901 г. американскими исследователями **Г. Уитфордом** (Harry Nichols Whitford; 1872-1941) и **Г. Каулесом**. Последний проводил свои исследования, по образному выражению **Ю. Одума**, в «природной лаборатории сукцессии» – на песчаных дюнах оз. Мичиган, что позволило сформулировать главное теоретическое положение:

растительные сообщества образуют разные ряды развития – сукцессионные серии, исследование которых и является, по мнению Каулеса, основной задачей экологии.



**Генри Каулес
Henry Chandler
Cowles (1869-1939)**

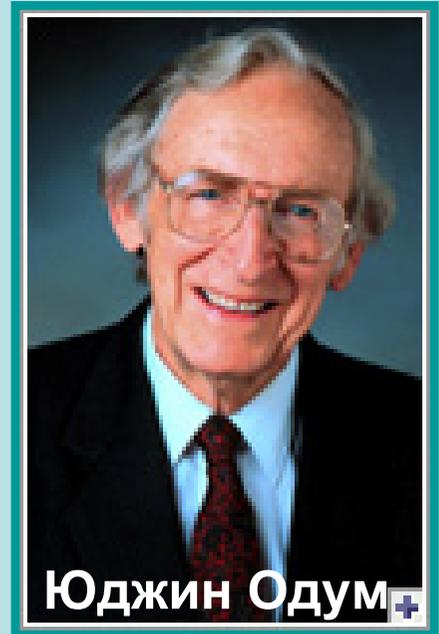


Сукцессия на песчаных дюнах.

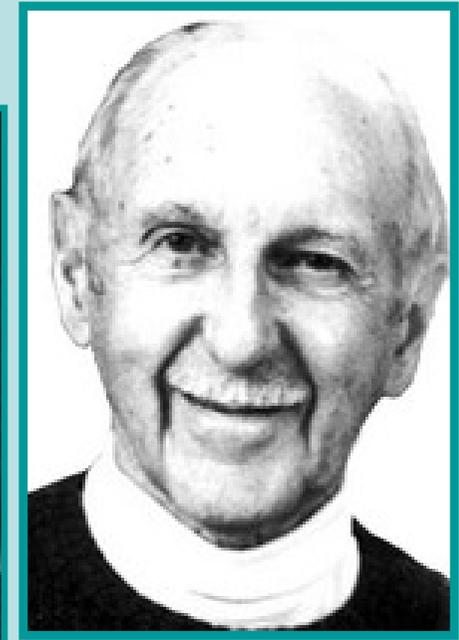
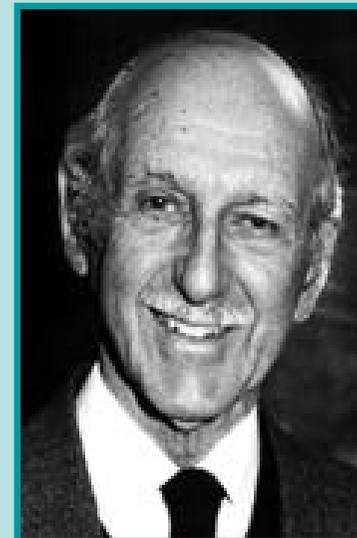
«Замещение видов в сукцессии вызывается тем, что популяции, стремясь модифицировать окружающую среду, создают условия, благоприятные для других популяций; это продолжается до тех пор, пока не будет достигнуто равновесие между биотическими и абиотическими компонентами» (Одум, 1975, с. 324).

В известном смысле, этот принцип является продолжением и развитием **принципа «плотной упаковки» экологических ниш.**

Этот процесс биогеограф **Пьер Дансеро** (Dansereau, 1954) образно назвал *relais* (фр. – смена почтовых лошадей, эстафета).



Юджин Одум
Eugene Pleasants
Odum (1913-2002)

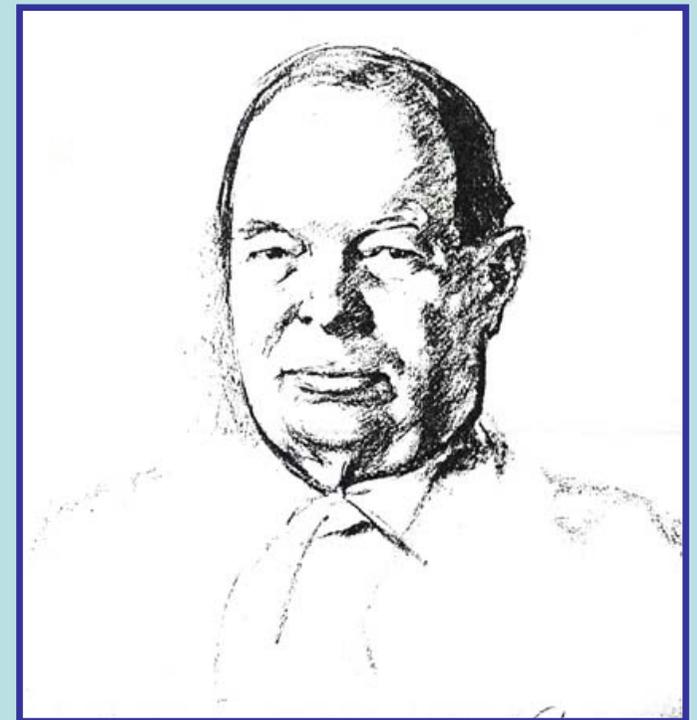


Пьер Дансеро
Pierre Mackay Dansereau (г.р. 1911)

ЗАКОН СИСТЕМОГЕНЕТИЧЕСКИЙ

Многие экологические системы в своем сукцессионном развитии повторяют в сокращенной форме эволюционный путь развития всей своей системной структуры (восстановление леса в тайге проходит через фазы: кустарники – лиственные деревья – хвойные деревья-пионеры – основныелесообразователи).

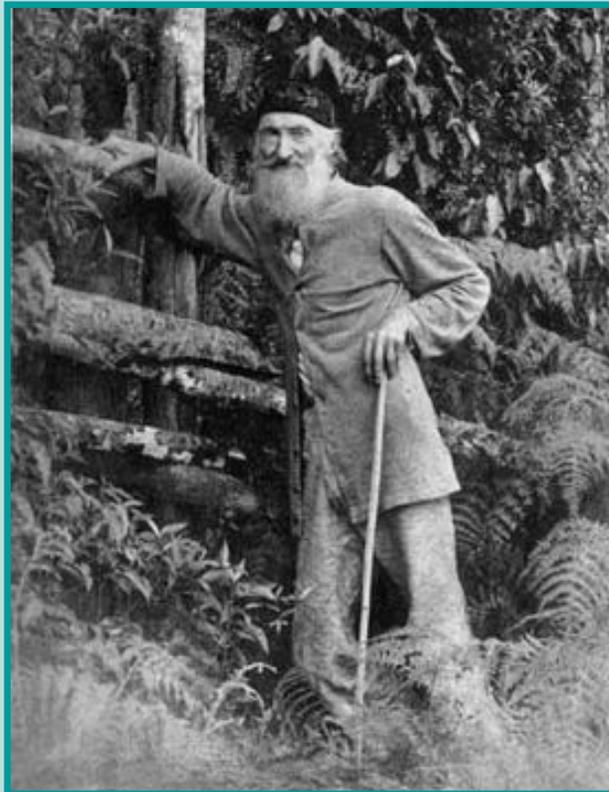
Это явление описал все тот же **Генри Каулес** в 1901 г.



Этот закон (онтогенез повторяет филогенез) был сформулирован эмбриологом **Карлом фон Бэром**, а затем – **Ф. Мюллером** (1864) и **Э. Геккелем** (1866).



Карл Эрнст фон Бэр
Karl Ernst von Baer
(1792-1876)



Фриц Мюллер
Johann Friedrich
Theodor (Fritz) Müller
(1822-1897)



Эрнст Геккель
Ernst Heinrich
Haeckel (1834-1919)

ЗАКОН СУКЦЕССИОННОГО ЗАМЕДЛЕНИЯ

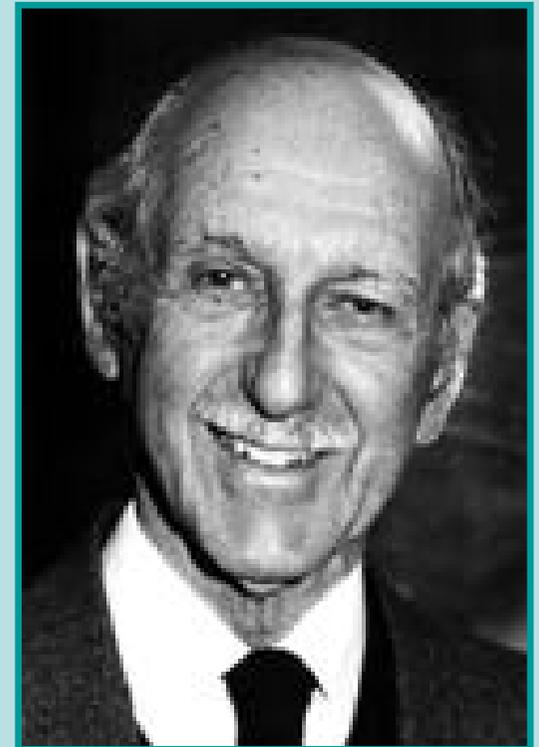
Процессы, идущие в зрелых (климаксовых) экосистемах, находящихся в устойчивом состоянии, проявляют тенденцию к замедлению.

«Действительно, в полевых условиях очень трудно выделить устойчивое климаксовое сообщество – обычно удается только заметить, что скорость сукцессии падает до определенного уровня, после которого мы уже не видим никаких изменений... Встает вопрос, **не является ли климаксовая растительность лишь мечтой теоретика...**»
(Бигон и др., 1989).

ЗАКОНЫ ДАНСЕРО

Законы динамики системы «Природа – Человек» были сформулированы биогеографом **П. Дансеро** в 1957 г. :

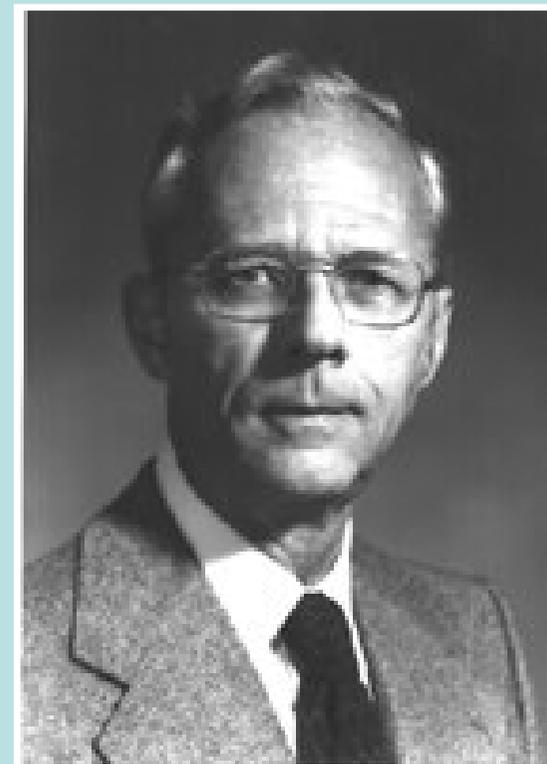
- **закон необратимости взаимодействия** в системе «Природа – Человек» – часть возобновляемых природных ресурсов при нерациональном использовании может перейти в разряд невозобновляемых;



Пьер Дансеро
Pierre Mackay Dansereau (г.р. 1911)

- **закон обратной связи взаимодействия** В системе «Природа – Человек» – любое изменение в природной среде, вызванное хозяйственной деятельностью человека, «возвращается» к нему и имеет для него нежелательные последствия.

В известной степени, в этом проявляется общесистемный **принцип контринтуитивного поведения сложных систем** Джея Форрестера и **четвертый закон-афоризм экологии Барри Коммонера** – *ничто не дается даром* (there is no such thing as a free lunch);



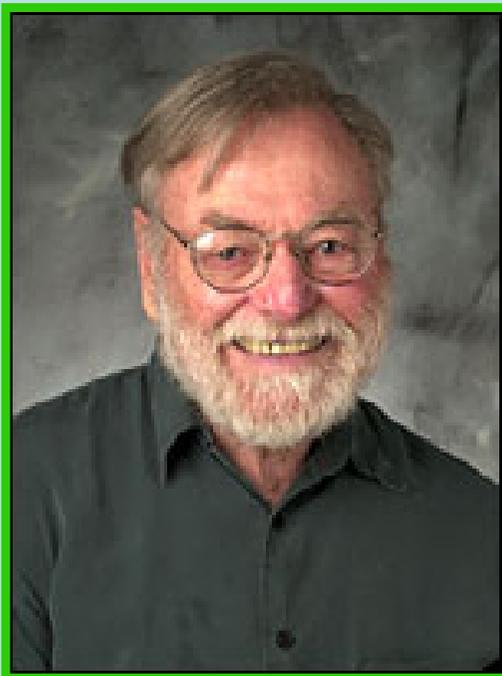
Джей Форрестер
Jay Wright Forrester
(г.р. 1918)

- ***закон обратимости биосферы*** – биосфера после прекращения воздействия на ее компоненты антропогенных факторов стремится восстановить свое экологическое равновесие; например, заброшенные сельскохозяйственные поля возвращаются в состояние «дикой» природы.



МОДЕЛИ СУКЦЕССИЙ

Идеализированные схемы **автогенных сукцессий**, предложенные Дж. Коннелом (Connell) и Р. Слейтиером (Slatyer) в 1977 г. (обозначаются **C+S**-модели) и развитые Д. Боткиным в 1981 г.



Джозеф Коннел
Joseph H. Connell
(г.р. 1930)



Ральф Слейтиер
Ralph Owen Slatyer
(г.р. 1929)



Даниэль Боткин
Daniel B. Botkin
(г.р. 1938)

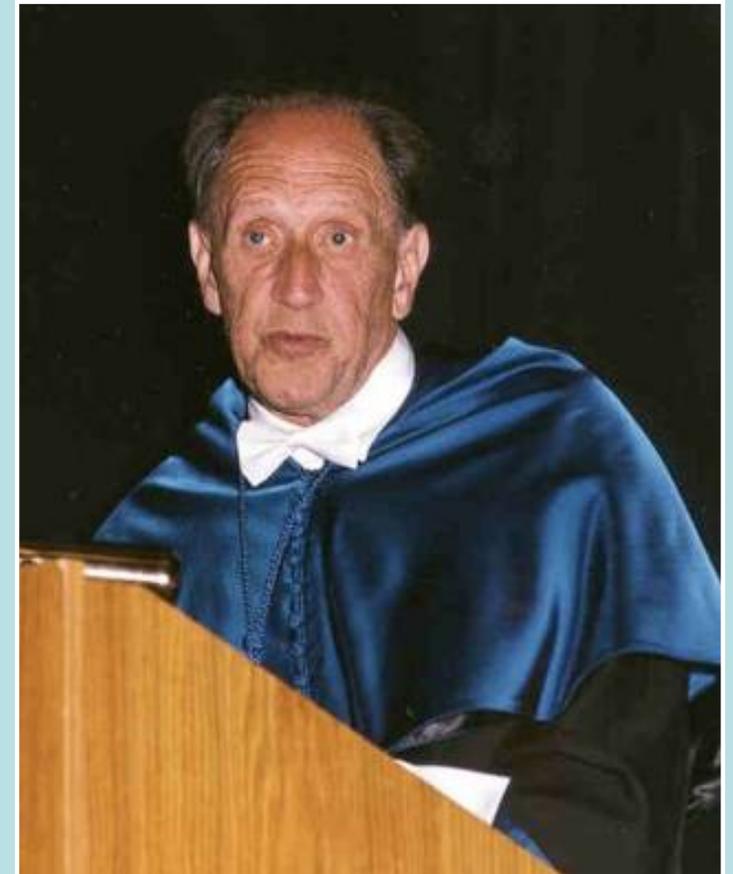
- **модель стимуляции** – в ходе сукцессии происходит улучшение условий среды (например, зарастание скал – лишайники → мхи → травы → кустарники → деревья);
- **модель ингибирования** – обратный стимуляции процесс ухудшения условий среды;
- **модель толерантности** – процесс, аналогичный ингибированию, но с компенсацией за счет внедрения в сообщество все более толерантных видов (при восстановлении леса поселение ели возможно только под полог ольхи, т.е. при некотором ухудшении условий);
- **модель нейтральности** – сукцессия как чисто популяционный процесс (смена видов с разными жизненными циклами и разными **типами эколого-ценотических стратегий**) без заметного воздействия на среду.

ПОСТУЛАТ "НУЛЕВОГО" МАКСИМУМА Маргалефа

Экосистема в сукцессионном развитии стремится к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности (практически, нулевой).

Этот постулат был сформулирован испанским экологом и гидробиологом **Рамоном Маргалефом** в 1963 г.

Из этого постулата следует **закон сукцессионного замедления**.

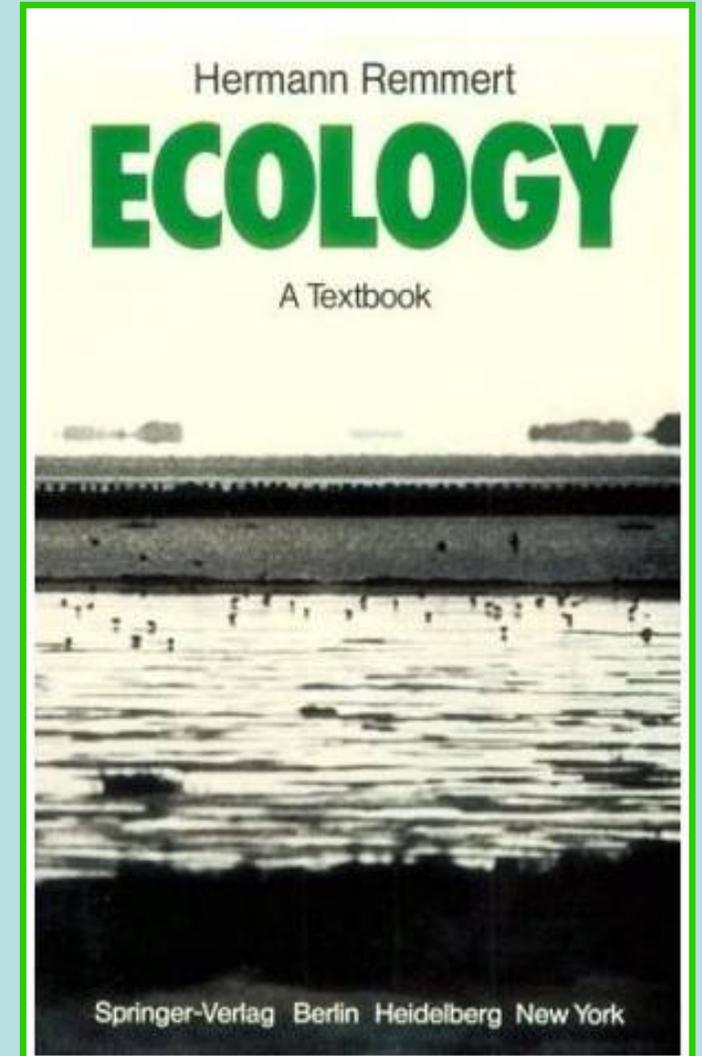


Рамон Маргалеф
Ramon López Margalef
(1919-2004)

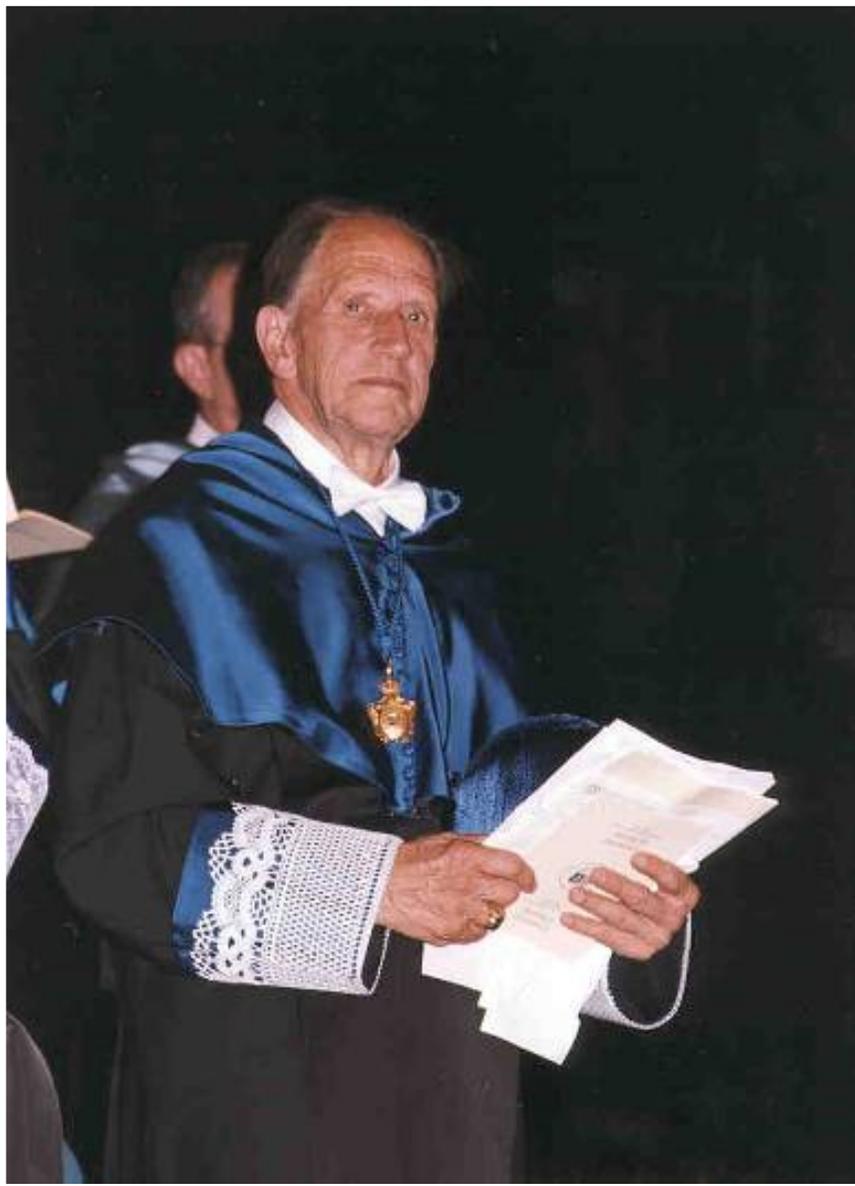
ПРАВИЛО ОПТИМИЗАЦИИ Реммерта

В естественной экосистеме отношение между первичной и вторичной продукцией, как правило, стремится к оптимуму.

Правило предложено немецким экологом **Германом Реммертом** (Hermann Remmert, 1931-1994).



Remmert H. **Ecology**. – Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag and GmbH & Co. KG. – 1980. – 289 p.



DOCTOR *HONORIS CAUSA*
Рамон Маргалевф
Ramon López Margalef

«Климакс оборачивается просто названием утопии, созданной группой экологов. Но это-то и хорошо, поскольку он может служить идеальным пределом или асимптотой, которая может быть, по существу, эталоном действия обратной связи на экосистемном уровне...»

Можно понять Браун-Бланке, который писал, что, возможно, не существует других областей, кроме изучения сукцессии, где так переплетаются факты и фантазии».



Благодарю за внимание ...