

ТИПЫ СУКЦЕССИЙ

Титлянова А.А.

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН

Почти любой эколог произносит слово сукцессия и каждый, вероятно, вносит (вкладывает?) в него свой смысл



**Сукцессионные серии на отвалах угольного разреза.
(Назаровская лесостепь)**

Классик учения о сукцессиях В. Клементс [1916 г.] назвал сукцессией: направленное во времени изменение отдельных компонентов и всей экосистемы в целом.

Клементс определил сукцессию, как детерминированный процесс и считал, что ее ход определяют следующие факторы:

тип нарушения, вызывающего сукцессию,

способность видов к распространению семян,

возможность укорениться и расти, несмотря на жесткие окружающие условия,

трансформацию видами среды их обитания и

конкурентные соотношения между видами



- С.М. Разумовский [1981] назвал экологической сукцессией смену ассоциаций. Движущая сила смены – необратимые изменения своего местообитания самой растительной ассоциацией.
- Демутационная сукцессия (залежная, пирогенная, пастбищная) состоит в постепенном восстановлении ценотической среды, разрушенной внешними воздействиями.

Восстановление происходит в несколько этапов:

обнажившееся местообитание занимает пионерной ассоциацией, которая не нуждается в ценотической среде.

Под защитой пионерной ассоциации появляется следующая ассоциация и следующая, пока не поселятся виды коренной ассоциации.

- **Экзогенные сукцессии возникают под влиянием изменения среды, которые часто вызываются действием человека. И далее Разумовский формулирует свою мысль очень резко: «Для всех видов нарушений общим является то, что в них происходит не конкурентное вытеснение одного сообщества другим, а гибель первого сообщества и занятие освободившейся площади другим сообществом».**

Рассмотрев ряд первичных сукцессий, Уиттекер в своей книге «Сообщества и экосистемы» [1980] пишет: «Несмотря на различные сукцессии и невозможность каких-либо обобщений, можно все-таки говорить о ряде тенденций прогрессивного развития, характерных для многих первичных сукцессий. И далее автор вполне законно говорит о повышении продуктивности экосистем в ходе сукцессионного процесса, повышении биоразнообразия и возрастании относительной устойчивости экосистемы».

Тезис:

- **Сукцессия обладает возможностями самоорганизации и самоподдержания.**
- **Самоорганизация – это постепенное построение или переустройство всех систем биогеоценоза движущегося к терминальному состоянию. Механизмом самоорганизации является сетевая структура биотического круговорота, которая предоставляет организмам не один, а несколько вариантов внедрения или возвращения в биогеоценоз в ходе первичной или вторичной сукцессии.**
- **Самоподдержание – это выживание отдельных видов терминального сообщества в самых неблагоприятных условиях и фактически на всех стадиях сукцессии.**

Что даёт виду возможность выжить в самых неблагоприятных условиях?

- 1. Банк семян в среде, семена или пропагулы приносимые со стороны ветром и водой.**
- 2. Способность растений использовать микрорельеф, закрепившись на микроповышениях, если не любишь переувлажнения, или поселиться в ямке, если предпочитаешь влажность.**
- 3. Замечательная способность степных (и не только степных!) растений сохранять жизнеспособную корне-корневищную систему в течение нескольких неблагоприятных лет и при улучшении условий тут же произвести листья.**

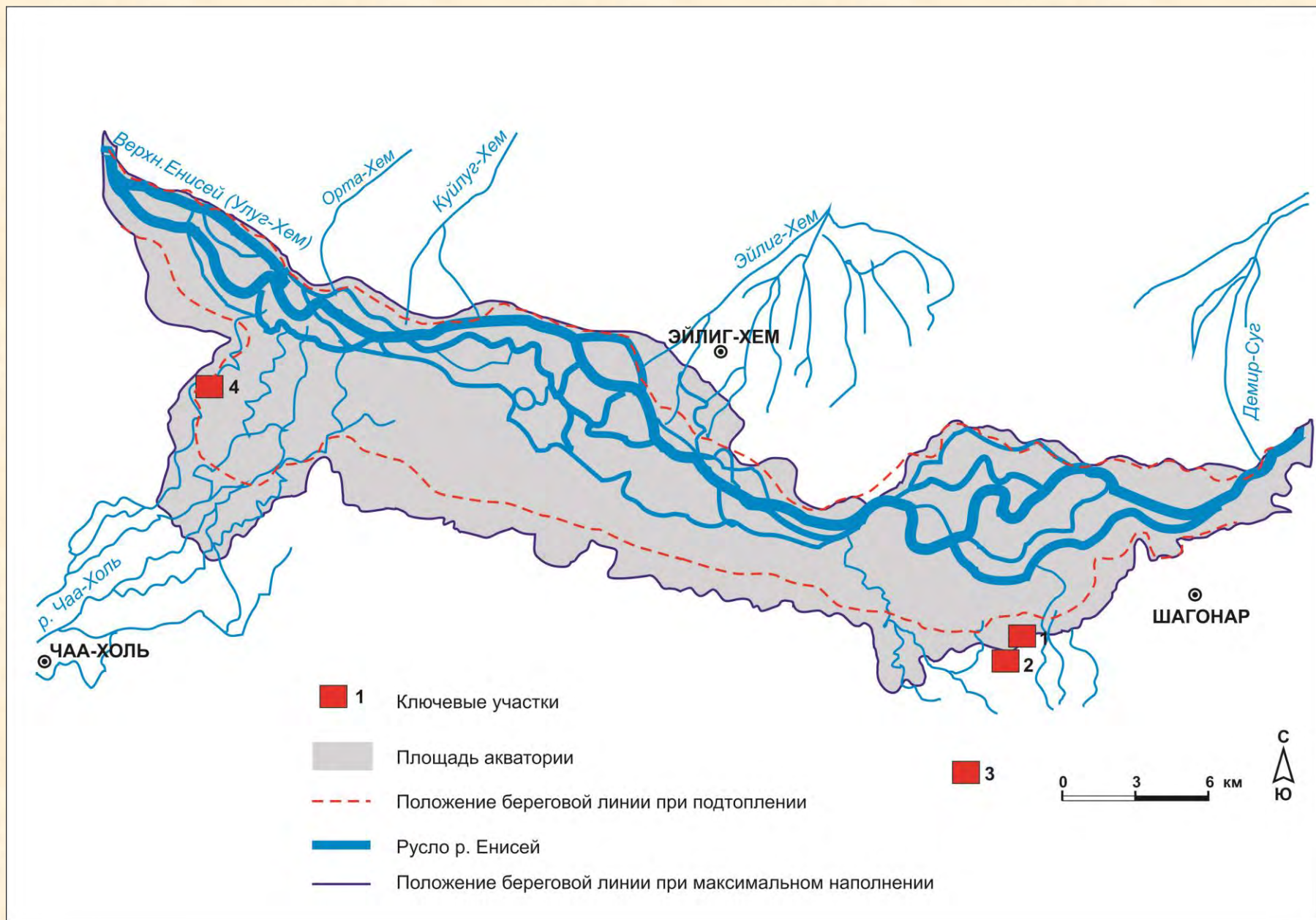


Схема озеровидной части Саяно-Шушенского водохранилища

Итак, сукцессия имела две фазы: катастрофическую, когда в течение 1989-1990 гг. исходные фитоценозы были полностью залиты. Описания 1991 г. регистрировали результаты катастрофической фазы.

После 1991 г. наступила восстановительная фаза, продолжающаяся до сих пор.

В течение катастрофической фазы выпало от 60 до 70% исходных видов.

Однако, заливание вызвало не только массовую гибель растений, но и привнос с водой новых видов, часть которых выпала, а часть укрепились.

В течение восстановительной фазы происходило медленное увеличение числа видов на всех (кроме 3-го КУ) участках.

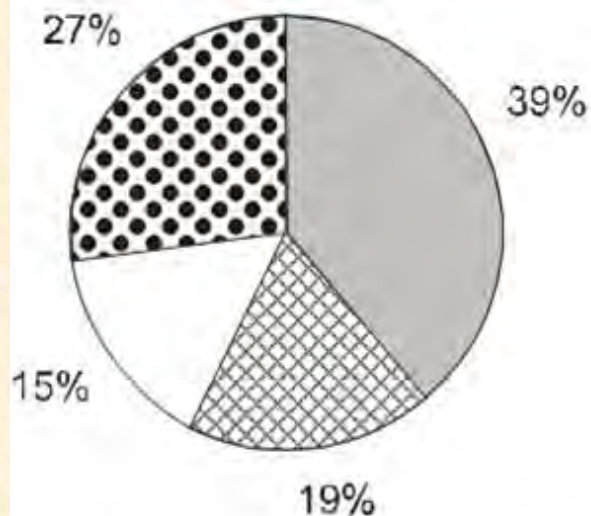
В течение этих двух фаз сукцессии сформировались следующие сукцессионные ансамбли видов.

Ансамбли видов с различными сукцессионными стратегиями

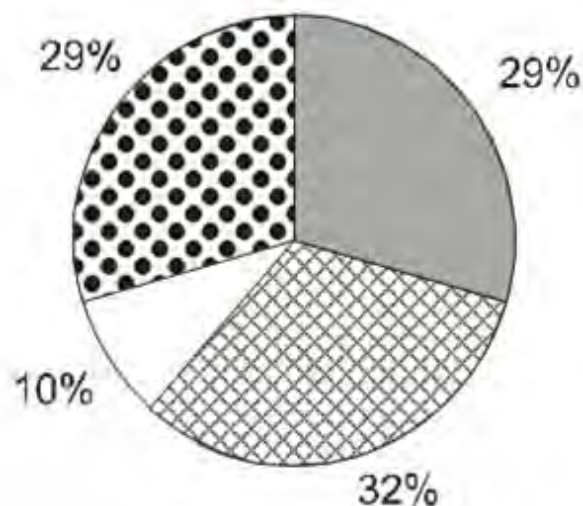
Виды сукцессионных стратегий	Схематическое изображение стратегии			Число видов в ансамбле на ключевых участках		
	Моменты времени			КУ - 1	КУ - 2	КУ - 4
	1977	1991	2012			
Виды, существовавшие до затопления в чиево-волоснецовых степях и лугах	+			51	38	58
Виды, выжившие после затопления	+	+		19	12	9
Устойчивые виды	+	+	+	10	9	8
Виды позднего выпадения	+	+	—	9	3	1
Виды, появившиеся с затоплением	—	+		8	21	7
Виды, оставшиеся к 2012 г.	—	+	+	5	10	4
Временные виды	—	+	—	3	11	3
Вернувшиеся виды	+	—	+	4	3	18
Виды, внедрившиеся в травостой участков	—	—	+	7	9	7
Виды, зарегистрированные в 2012 г.: устойчивые	+	+	+	26	31	37
оставшиеся	—	+	+			
вернувшиеся	+	—	+			
внедрившиеся	—	—	+			
Число потерянных видов по сравнению с 1977 г.	+	—	—	25	7	21

Сложение травяных сообществ видами различных сукцессионных ансамблей в 2012 г. на контрольных участках

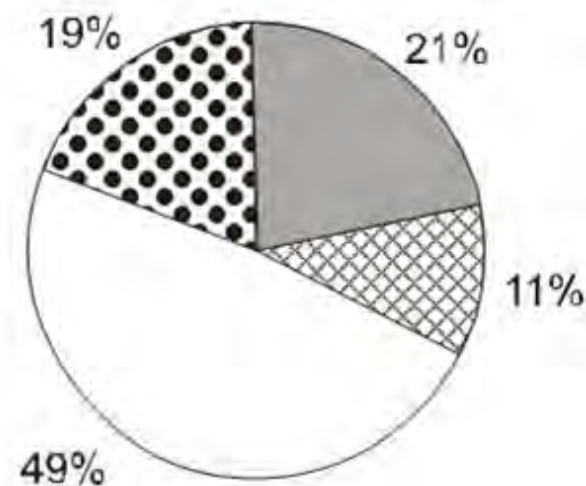
КУ 1



КУ 2



КУ 4



Устойчивые



Вернувшиеся



Оставшиеся



Внедрившиеся

- **Общее направление антропогенной сукцессии, состоящей из катастрофической и восстановительной фаз – олуговение.**

Однако исходные степные виды существуют на всех участках, занимая подходящие им микрообитания.

Под влиянием водохранилища бывшие степи превратились в засоренные луга, но они сохранили фонд степных видов, что позволит им при изменении внешних условий в аридном направлении вновь вывести экосистему на «степную дорогу».

Пастбища в горных степях



- **В степной зоне пастбище – особая система, в которой существуют два главных компонента – трава и животные. Без пастбищной нагрузки нет степи – она переходит в другую экосистему – закустаренное сообщество.**

Между составом фитоценоза и силой пастбищной нагрузки выявлена прямая связь.

При постоянстве режима выпаса сохраняется видовой состав, структура доминирования и величины запасов надземной и подземной фитомассы.

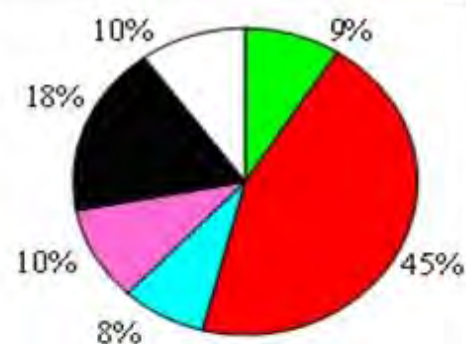
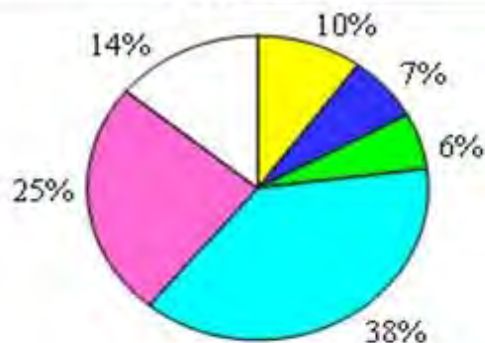
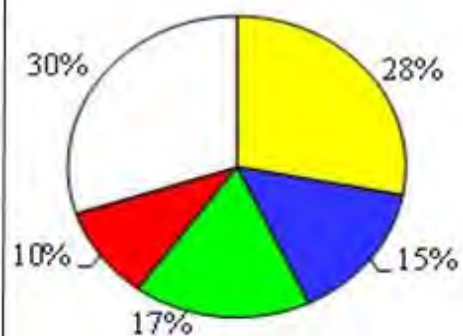
При смене режима – его силы и продолжительности в течение нескольких лет направленно и предсказуемо изменяются все показатели, что особенно ярко демонстрирует структура доминирования.

1998-2000 г.г.

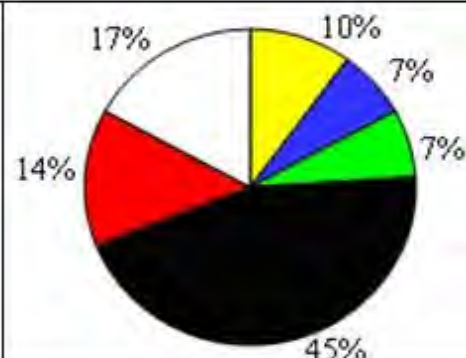
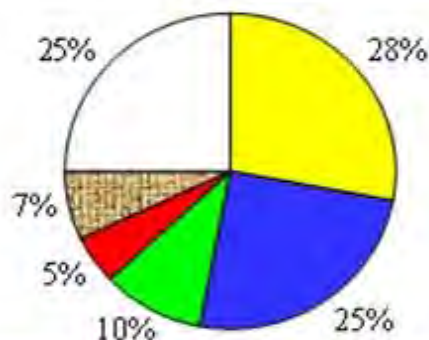
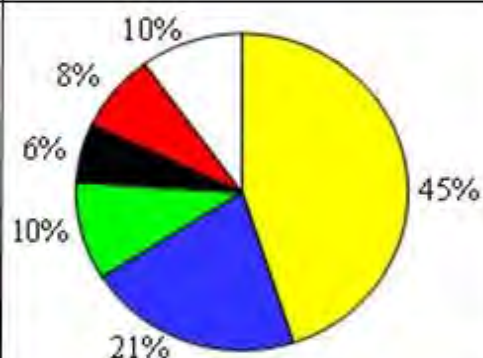
2008-2010 г.г.

2012 г.

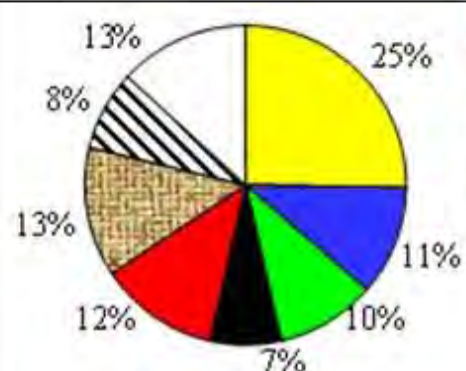
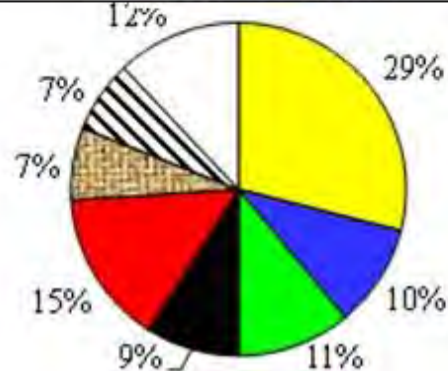
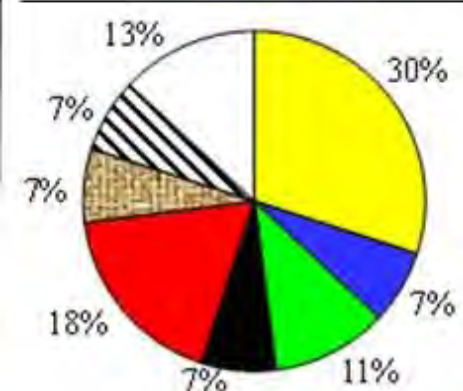
Ямаалыг



Чоогей



Ончалаан



- Stipa krylovii
- Cleistogenes squarrosa
- Artemisia frigida
- Festuca valesiaca
- Caragana pygmaea
- Agropyron cristatum
- Potentilla acaulis
- Koeleria cristata
- Carex korshinskyi
- Другие виды

- **Итак, изменение биотического круговорота под влиянием выпаса ограничено и обратимо, что обеспечивается непрерывной сменой растений-доминантов или изменением их доли участия в травостое.**

Это явление я и называю самоорганизацией, механизмом которой является количественное изменение биотического круговорота.

- **В самоорганизации участвует и самоподдержание. Быстрая смена доминантов в подземном ярусе связана с сохранением в почве корней, корневищ и узлов кущения угнетенных в надземном ярусе видов.**

Наступление благоприятных условий «переводит» популяцию вида из подземного хранилища во все ярусы сообщества. В подземном ярусе заключен механизм, обеспечивающий «упругость» пастбищной сукцессии.

Характеристика залежей

			Почва	Число видов в степи на 100 м ²
п. Сушь	Турано-Уюкская котловина подгорная равнина	луговая – наиболее мезофильный вариант степной растительности Тувы	чернозем обыкновенный	68
п. Сосновка	Тувинская котловина, лесостепная зона	настоящая степь	чернозем южный	50
п. Суг-Аксы	Тувинская котловина, коренная терраса р. Каа-Хем	сухая степь	каштановая среднemosная суглинистая	30-25
п. Эрги-Барлык	Убсунурская котловина, в долине среди мелкосопочника	сухая степь	каштановая маломощная с зацебленной поверхностью	23
п. Унегети	Юг Убсунурской котловины, выровненная поверхность	вторично опустыненная степь	светло-каштановая маломощная супесчаная	28

Полное описание видового состава сообществ с выделением доминантов весовым методом проводили в начале июля на 4-ый, 7-ой, 11-ый и 17-ый годы сукцессии. Изучение залежей показало, что развитие фитоценозов на залежах шло не только закономерно, но и синхронно, о чем свидетельствуют нижеприводимые данные

Число сорных видов в % от общего количества видов на залежах

Исходная степь	Год сукцессии				Терминальная стадия, степь
	4	7	11	17	
Луговая	44	55	27	11	10
Настоящая	60	46	18	17	8
Сухая – 1	67	29	14	4	0
Сухая – 2	80	50	26	12	0
Вторично опустыненная	64	54	20	16	7

СТАДИИ ЗАЛЕЖНОЙ СУКЦЕССИИ

- **В первую фазу** (4-ый год сукцессии) на всех залежах в число доминантов входят сорные виды (от 2 до 5 на залежь). В сумме они составляют от 45 до 75% зеленой фитомассы.
- **Вторая фаза**, 4-7 лет. Из числа доминантов выпадают сорные виды, только на участке Сушь остается два вида. Число доминантов из группы разнотравья варьирует от 2 до 4-х. Во вторую фазу появляется единый главенствующий доминант – залежный злак пырей с вкладом в фитомассу травостоя от 28 до 52%.
- **Третья фаза**, 7-11 лет. Сорных видов нет. Пырей теряет свои позиции, оставаясь только в травостое залежей на участках Сушь и Сосновка. На всех залежах, кроме участка Сосновка, в число доминантов входят степные злаки, которые создают 35-40% фитомассы сообщества. Травостои начинают приобретать степной облик.
- **В конечную фазу**, 11-17 лет, в сообществах превалируют степные злаки. На 17-ый год фитоценозы на залежах – это уже по многим показателям степи.

Число видов	Стадии сукцессии				
	начальная	промежуточные		поздняя	конечная
		I	II		
	0-4 года	4-7 лет	7-11 лет	11-17 лет	17- ? лет
луговая степь, Сушь					
Появившиеся	?	32	31	15	11
Выпавшие	?	8	22	6	5
Сохранившиеся	19	13	21	45	57
настоящая степь, Сосновка					
Появившиеся	?	25	23	13	0
Выпавшие	?	4	16	3	6
Сохранившиеся	15	12	20	38	48
сухая степь, Суг-Аксы					
Появившиеся	?	24	4	7	5
Выпавшие	?	1	12	5	1
Сохранившиеся	12	11	21	22	24
сухая степь, Эрги-Барлык					
Появившиеся	?	14	11	5	4
Выпавшие	?	2	10	4	5
Сохранившиеся	10	8	00	18	18
вторично опустыненная степь, Унегети					
Появившиеся	?	20	10	7	2
Выпавшие	?	3	11	1	5
Сохранившиеся	9	6	14	24	26

Появление терминальных видов, представляющих различные жизненные формы, на самой влажной (Сушь) и самой сухой (Унегети) залежах

Жизненные формы	4 года		7 лет		11 лет		17 лет	
	Сушь	Унегети	Сушь	Унегети	Сушь	Унегети	Сушь	Унегети
Мололетние сорные виды	1	-	2	1	2	1	2	-
1-2 летние травы	-	-	-	2	-	-	-	-
Многолетние травы	2	2	6	3	13	-	4	1
Осоки	-	-	-	-	1	1	-	-
Корневищные злаки	-	-	1	-	2	-	3	1
Дерновинные злаки	-	-	-	1	6	3	4	3
Полукустарнички	-	-	1	-	3	5	1	1
Кустарнички	-	-	-	-	-	-	1	1
Всего видов	3	2	10	7	28	11	15	8

На всех участках I-ая промежуточная фаза – это период максимального появления видов, а вторая промежуточная фаза – период максимального выпадения видов.

Число сохранившихся видов нарастает в течение сукцессии и поздняя фаза – время максимального накопления видов.



Восстановление залежи в степях Тувы

- Отметим, что не было ограничений, связанных с каким-либо дефицитом семян. Все залежи были в равных условиях по данному, самому необходимому фактору сукцессии. Вероятно, семена прорастали в течение всей сукцессии, как только влажность почвы оказывалась подходящей.
- Чем же в таком случае определялось укрепление всходов и их дальнейший рост? Видимо, тем феноменом, который С.М. Разумовский назвал ценотической средой. Именно эта среда и диктует наступление сорняковой и пырейной стадий, а затем последовательность появлений и доминирования корневищных и дерновинных злаков, за которыми следуют кустарнички и кустарники.
- Не имеет значения влажность почвы, ведущим фактором является адаптированность видов не к абиотической среде, а к составу формирующегося фитоценоза.
- Среди всех сукцессий развитие терминального фитоценоза на залежи — наиболее совершенная модель самоорганизации сообщества.

Первичная сукцессия кардинально отличается от трех предыдущих, ибо возникающая система находится в сильнонеравновесных условиях и самоорганизация системы только начинается.

«В сильнонеравновесных условиях процессы самоорганизации соответствуют тонкому взаимодействию между случайностью и необходимостью, флуктуациями и детерминистическими законами»
[Пригожин, Стингерс, 1986].

Система только что складывается, все параметры флуктуируют, сетевая структура круговорота организуется из случайных элементов. Нужны годы и десятилетия, чтобы сложились устойчивые экосистемы.

Мы изучали первичную сукцессию на угольных отвалах в северной лесостепи (Красноярский край) и в сухой степи (Тува).

В Красноярском крае изучили сукцессию растительности, микроорганизмов и простейших; в Туве – развитие растительности.



Схема расположения ключевых участков на разновозрастных отвалах

При изучении сукцессий мы закладывали катены от вершины отвала – Элювиальная позиция (Эль) – через склон, позиция Транс (транзитная) к подножию отвала, аккумулятивная позиция (Ак)

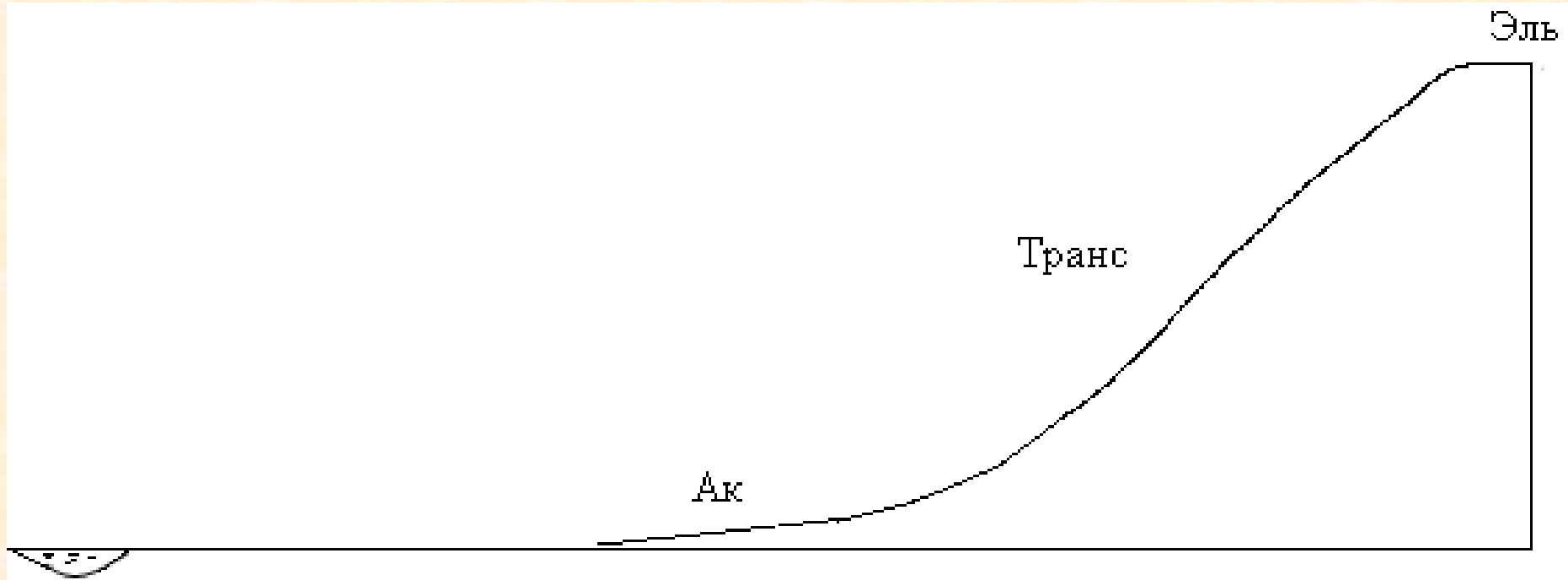


Схема катены на отвале

Бактерии появляются на отвалах на свежевынутых породах немедленно. Поскольку мы отбирали пробы на позициях Эль, Транс и Ак, то могли проводить сравнения не только по возрасту отвалов (0-1г, 7-8 г, 25-26 г) существования, но и по пространству.

Кроме того отбор проводился на всех отвалах в 1986 и 1987 гг. Результаты проанализированы методом главных компонент.

Количество КОЕ (колоний, выросших на среде) микроорганизмов, потребляющих Норг увеличивается с течением времени самозараствания, а также вниз по склону в связи с поступлением органических субстратов с поверхностным и внутрипочвенным стоком.

Это уже организация ассоциации микроорганизмов.

Количество КОЕ микроорганизмов, потребляющих Nin (неорганический!) коррелирует с годом отбора образцов (т.е. с 1986 или 1987) и никак не коррелирует с возрастом отвала.

Далее мы рассмотрим сукцессию сообществ простейших.

Характеристика сукцессии сообщества простейших

Сукцессионная серия	Число особей, тыс./л, Z	Число видов, N	жгутиконосцы		амебы		инфузории		Биомасса, г/м ²
			Z	N	Z	N	Z	N	
Сукцессия на отвале: 2 сут.	45,0	10	39	4	6	5	0,02	1	0,3
2 нед.	128,3	19	112	5	16	9	0,05	5	0,5
1 год	118,8	19	7	6	111	10	0,06	3	2,7
2 года	71,6	18	4	4	8	8	4,20	5	3,0
3 года	72,5	6	70	2	2	3	0,06	1	1,7
4 года	33,2	9	2	2	28	4	0,30	3	0,8
мезофитный луг, пастбище, S	79,8	13	2	3	77	4	0,60	6	1,3

По: [Мордкович, 1993]

Проведенное попарно определение коэффициента корреляции Спирменс показало, что есть только одна статистическая значимая зависимость между возрастом экосистемы и числом видов инфузорий. Все остальное флуктуирует, как хочет. А это значит, что сети, куда включаются и микроорганизмы и простейшие, еще не сложились.

Теперь рассмотрим, насколько быстро идет овладение разными видами растений, и в том числе терминальными, свободного пространства отвалов через 30-40 лет их зарастания.

Количество видов растений, в том числе терминальных, %. На 100 м² (лесостепь Красноярский край) и 500 м² (сухая степь Тувы) на различных позициях катен угольных отвалов

	Красноярский край			Тува		
	Отвал 7-8 лет			Отвал 10 лет		
	Эль	Транс	Ак	Эль	Транс	Ак
Число видов	28	23	35	5	5	14
% терминальных видов	20	31	55	0	20	36
	Отвал 26-27 лет			Отвал 30 лет		
Число видов	14	43	27	8	15	28
% терминальных видов	55	52	59	25	50	32

Характеристика растительности 30-40 летних отвалов в Туве

Показатели	Позиция Эль	Позиция Транс	Позиция Ак
Зеленый мох	нет	сплошной ковер	сплошной ковер
Подрост деревьев	тополь	нет	нет
Кустарниковые ивы	2 вида	3 вида	нет
Фитомасса полыней, % от зеленой массы	80-44	12-15	23-25
Фитомасса степных злаков	11	70-83	66-53

Пока мы не видим синхронности и общих закономерностей в зарастании отвалов в Туве. Со временем не будет в степи ни ивы, ни тополя, ни сплошного покрова зеленого мха. Это всё временные элементы, семена этих растений принесло с берегов Бай-Хаака (7 км). Но как пойдет дальше сукцессия и сколько ей потребуется времени, чтобы выйти на терминальный уровень – неизвестно.

На примере зарастания отвалов мы видим воочию, что *«В сильно неравновесной области не существует универсального закона, из которого можно было бы вывести заключение о поведении всех без исключения систем»* [Пригожин, Стингерс, 1986].

Заключение

- **Первичная сукцессия отличается тем, что там огромную роль играют флуктуации, сдвигающие процессы с детерминистической основы. Но все это происходит только в сильно неравновесной системе. Чем ближе экосистема к терминальному состоянию, тем меньше флуктуации и тем больше влияния сетевой структуры биотического круговорота, организующего экосистему.**
- **Мы рассмотрели четыре вида сукцессии и выявили для себя, что если есть функционирующий фитоценоз, или фитоценозы в спящем виде (начальный этап залежи), то мы прослеживаем элементы самоорганизации экосистемы и самоподдержание видов. Тут действуют в основном детерминистические законы, выражающиеся и в синхронизации процессов и в управлении типа: смена нагрузки – закономерный ответ травостоя.**

**«Таковы наши мифы и заблуждения, которые мы с
великим трудом сумели выставить против прежних»
/Поль Валери/**



БЛАГОДАРЮ ЗА ВНИМАНИЕ

Зона затопления Шагонарского водохранилища