

A photograph of a rocky landscape with two distinct ponds. The upper pond is filled with bright green algae or aquatic plants, while the lower pond is filled with reddish-brown algae. The surrounding rocks are light-colored and jagged, with sparse vegetation including cacti and small shrubs. The scene is brightly lit, suggesting a sunny day.

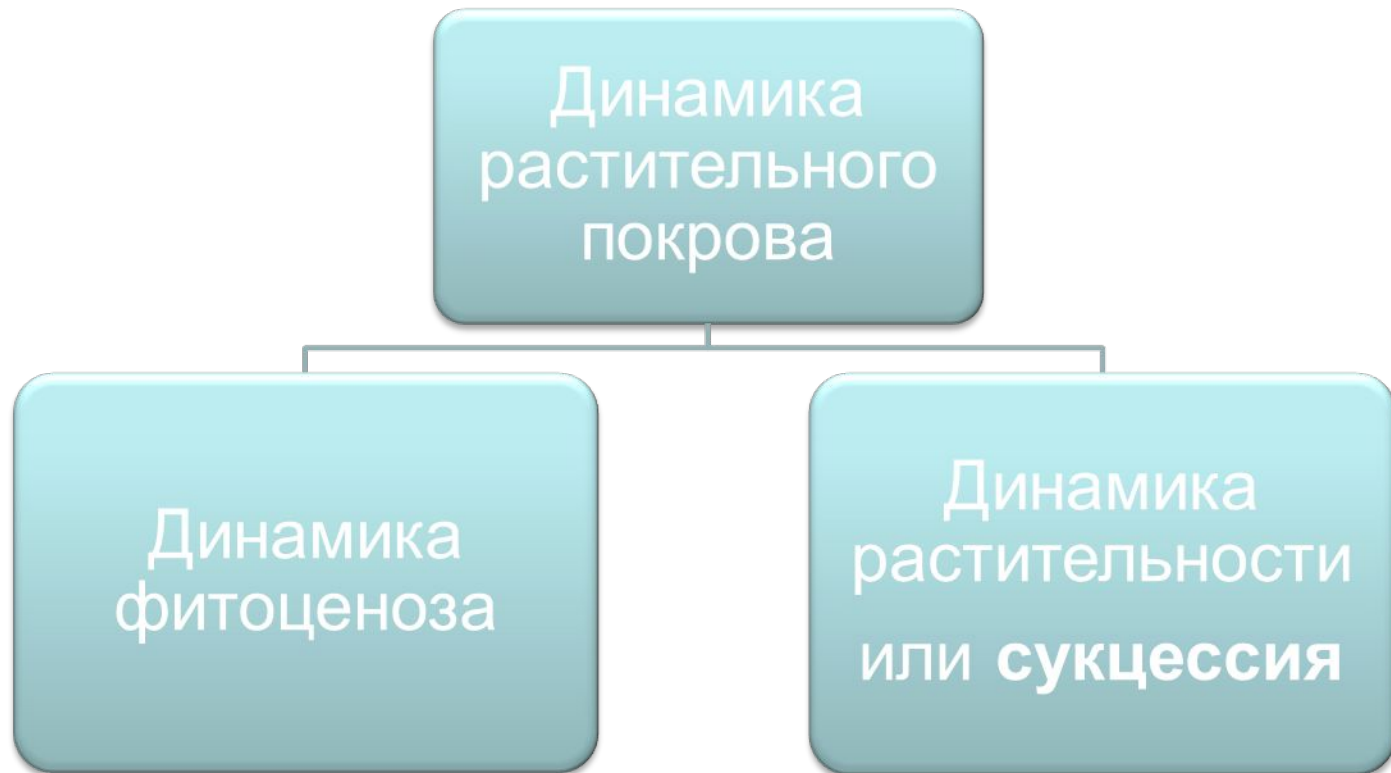
**Тема лекции:
Динамика растительного покрова**

**© Борисова М.А.
Кафедра ботаники и микробиологии ЯрГУ**

План лекции:

1. Динамика фитоценозов
2. Динамика растительности
3. Концепция климакса в растительности

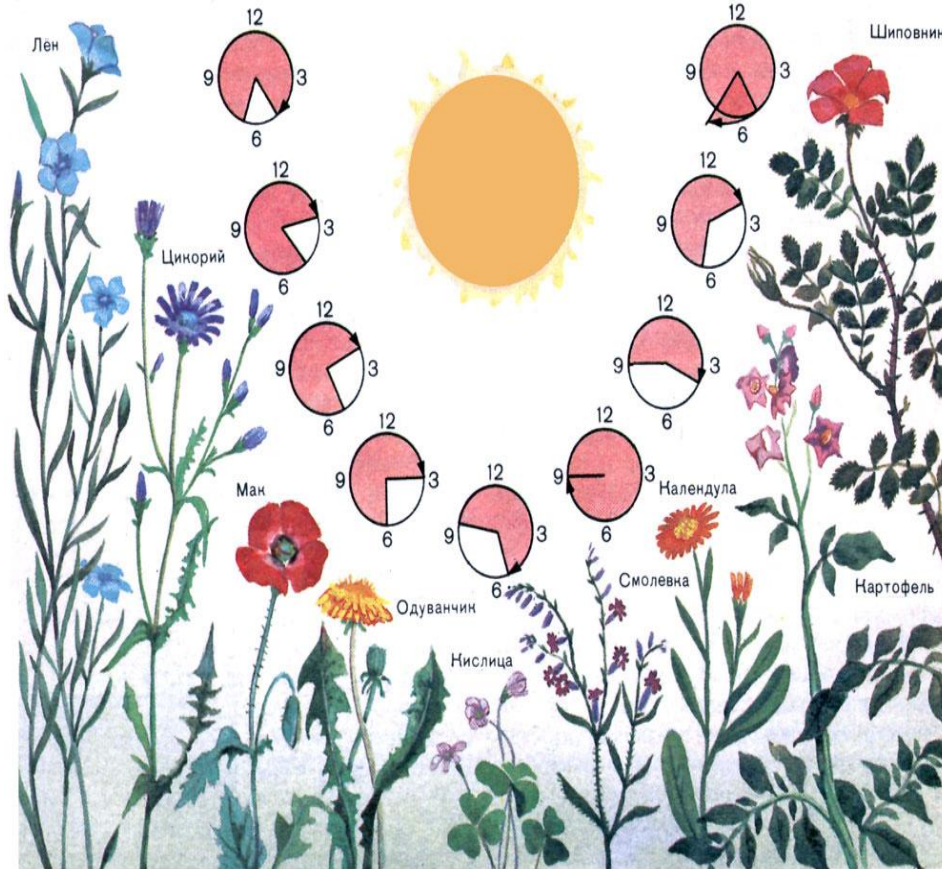
Изменения, происходящие с фитоценозом (экосистема, растительный покров) под воздействием сил извне и внутренних противоречий его развития рассматриваются как **динамика**.



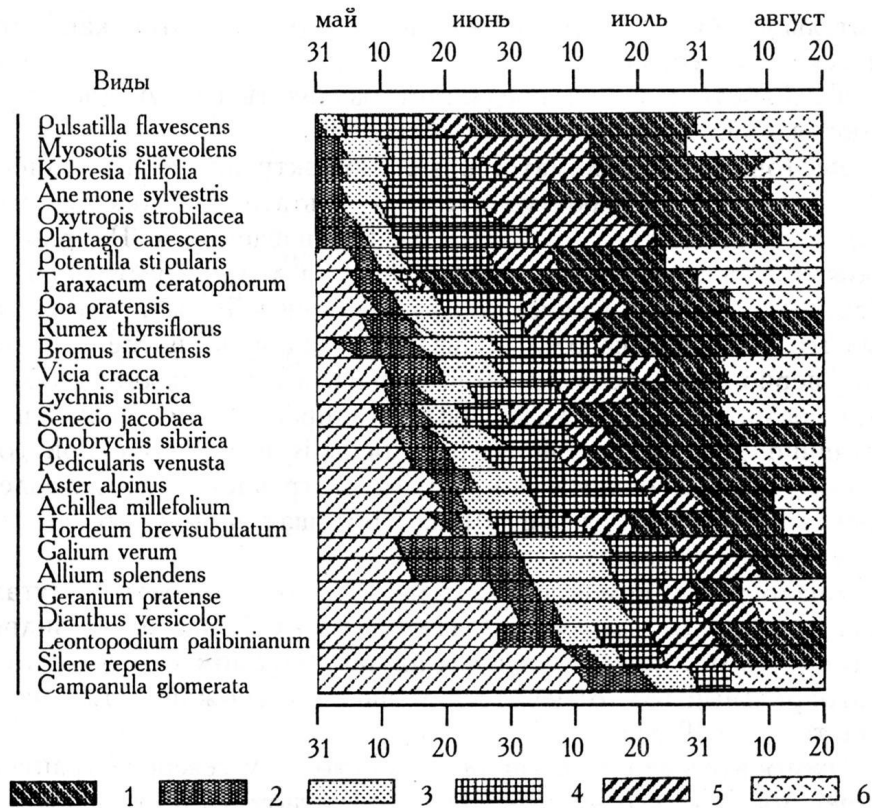
Динамика фитоценозов – это изменения в пределах фитоценоза, не сопровождающиеся заменой эдификатора, резким изменением видового состава и структуры фитоценоза.

1. Суточные изменения

(ритмика жизнедеятельности растений в течение суток)



2. Сезонная динамика - ритмика развития растений в течение сезона (аспектность)



- Рис. 1. Фенологический спектр (а) и кривая цветения растений (б) остепненного луга в пойме реки Лены (по: Кононов, 1982):

1. вегетация,

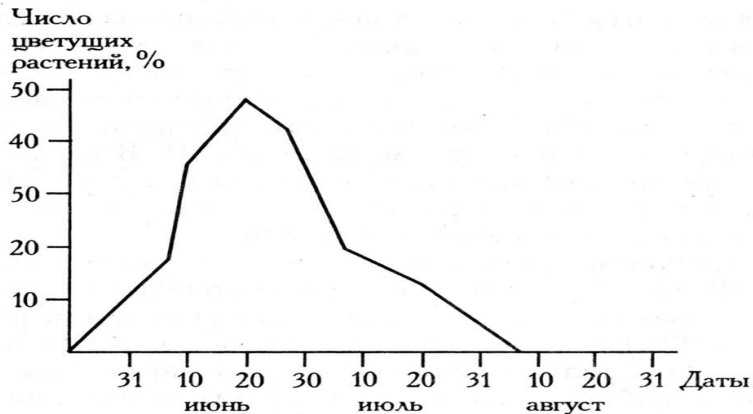
2. бутонизация,

3. цветение,

4. созревание плодов и семян,

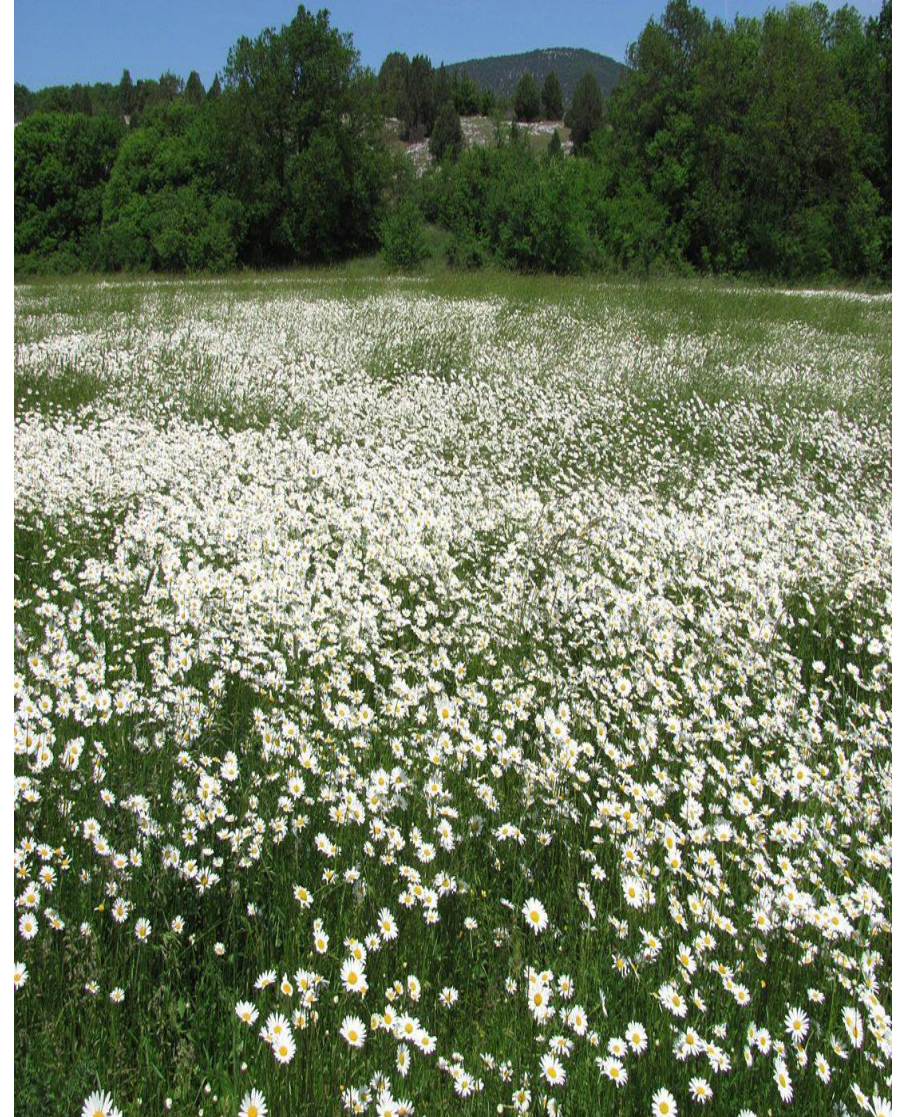
5. осыпание плодов и семян,

6. отмирание.



- **Аспект растительный** - внешний вид или физиономия **растительного** сообщества; зависит от флористического состава и ярусного строения сообщества, встречаемости видов и их ритмологической фазы.
- **Аспект** - сезонные смены растительности, вызванные разными сроками прохождения растениями тех или иных фаз сезонного состояния.

Аспектирование смолки и нивяника на суходольном лугу



Аспекты

горца змеиногo (сырой луг)



горлюхи ястребинковой (суходольный луг)



Сезонные изменения под пологом древостоя в лесу



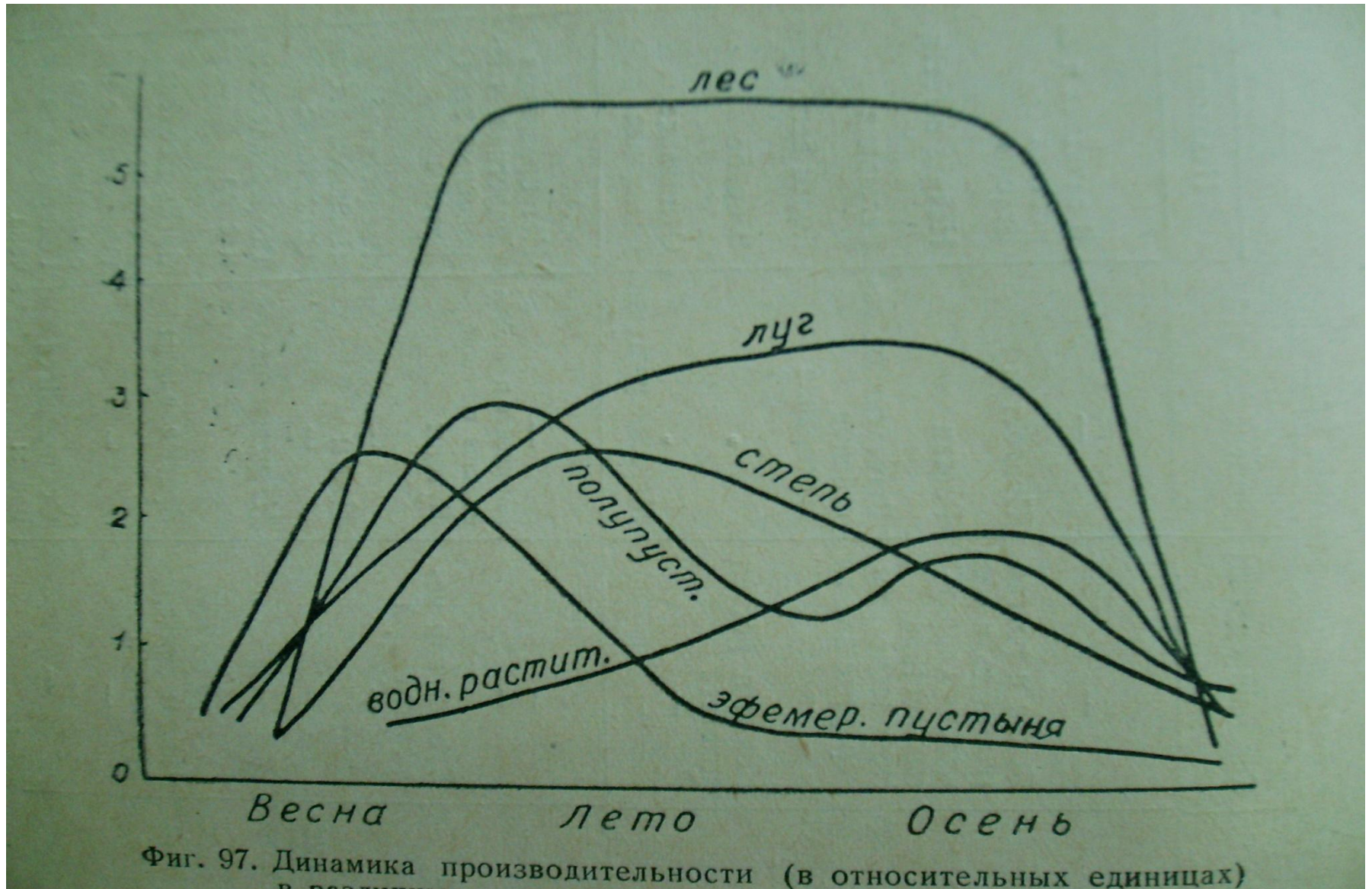
ветреницы лютиковой
в сероольшанике



ветреницы дубравной
в елово-березовом лесу



Динамика производительности (в относительных единицах) в различных типах растительности (Быков, 1953)



3. Погодичные или разногодичные изменения, или флюктуации

Флюктуации – ненаправленные, различно ориентированные или циклические (с циклом не более 10 лет, по Т.А. Работнову) изменения разногодичные растительного сообщества, завершающиеся возвратом к близкому к исходному состоянию.

Причины:

- *экотопические условия* (метеорологические, гидрологические и др. условия экотопа),
- *зоогенные условия*, вызванные интенсивностью и особенностями деятельности животных, обитающих в фитоценозе,
- *фитоциклические условия* (особенности жизненного цикла, урожайности семян, развития вегетативной массы растения и других особенностей, меняющиеся по годам)
- *фитопаразитарные условия* (обусловленные периодичностью размножения паразитарных грибов и др.).
- *антропогенные условия*

Флуктуации, вызванные изменением **фитоциклических** условий по годам

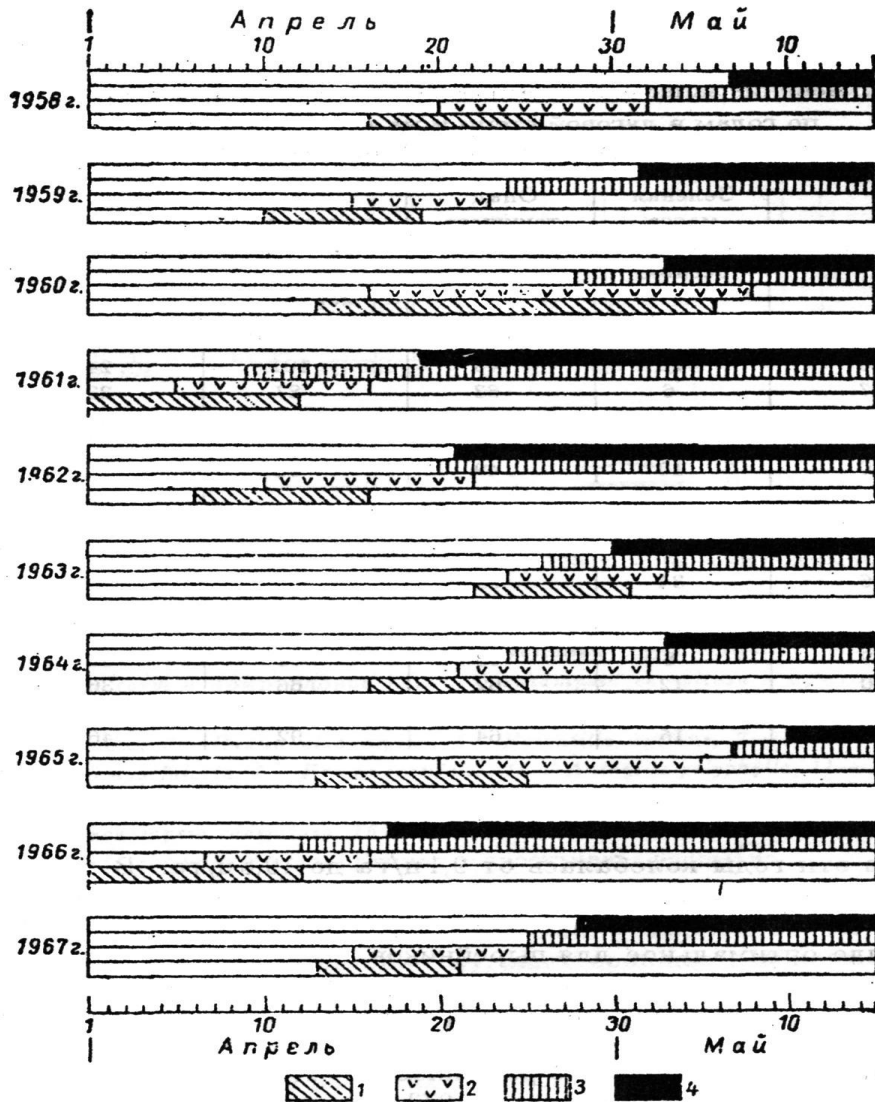
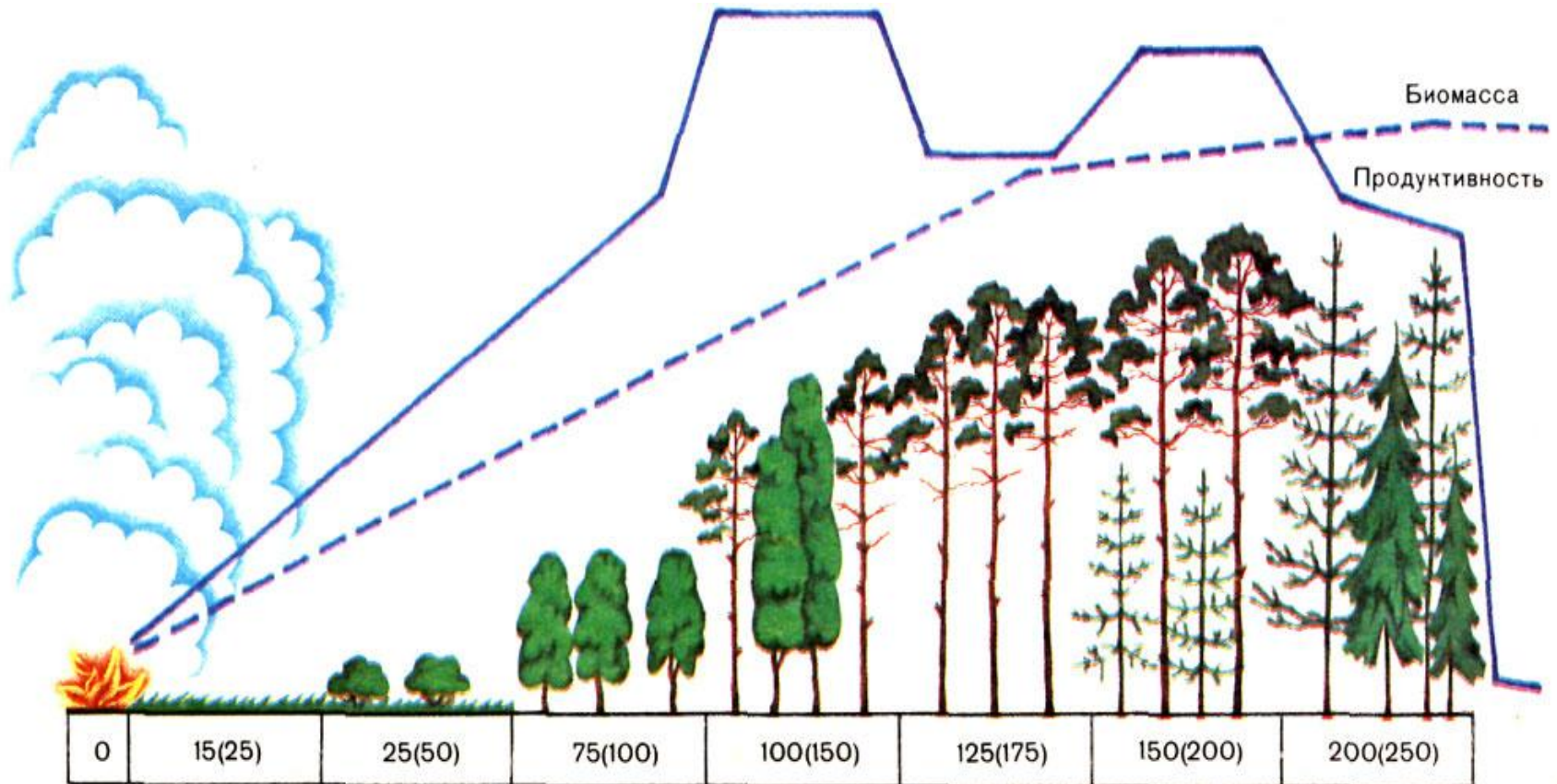


РИС. 2. Сопоставление сроков развития ранневесенних эфемероидов и древесных пород в разные годы (по: Горышина, 1969):

- 1 – цветение *Scilla sibirica*;
- 2 – цветение *Corylus halleri*;
- 3 – развитие листвы у кустарничков и подроста;
- 4 – у древесного полога

Флуктуации, вызванные изменением **фитоциклических** условий по годам



Фазы развития: 15(25) – ветки луга, 25(50) – зарастания кустарником, 75(100) - березового или осинового леса, 125 (175) - смешанного сосново-лиственного леса, 150 (200) – сосново-кедрового леса, 200 (250) - кедрово-пихтового леса

- **Продуктивность фитоценозов** – это способность растений и их сочетаний создавать органическое вещество.
- **Биомасса**– общее количество живого органического вещества в надземной и подземной частях биоценоза.

Динамика фитоценозов:

- 4) **возрастные изменения** (изменение возрастной структуры популяций растений)
- 5) **непрерывно идущие процессы возобновления**
- 6) **микроэволюции** самих видов растений

Динамика растительности – это однонаправленные изменения, приводящие к смене одного фитоценоза другим.



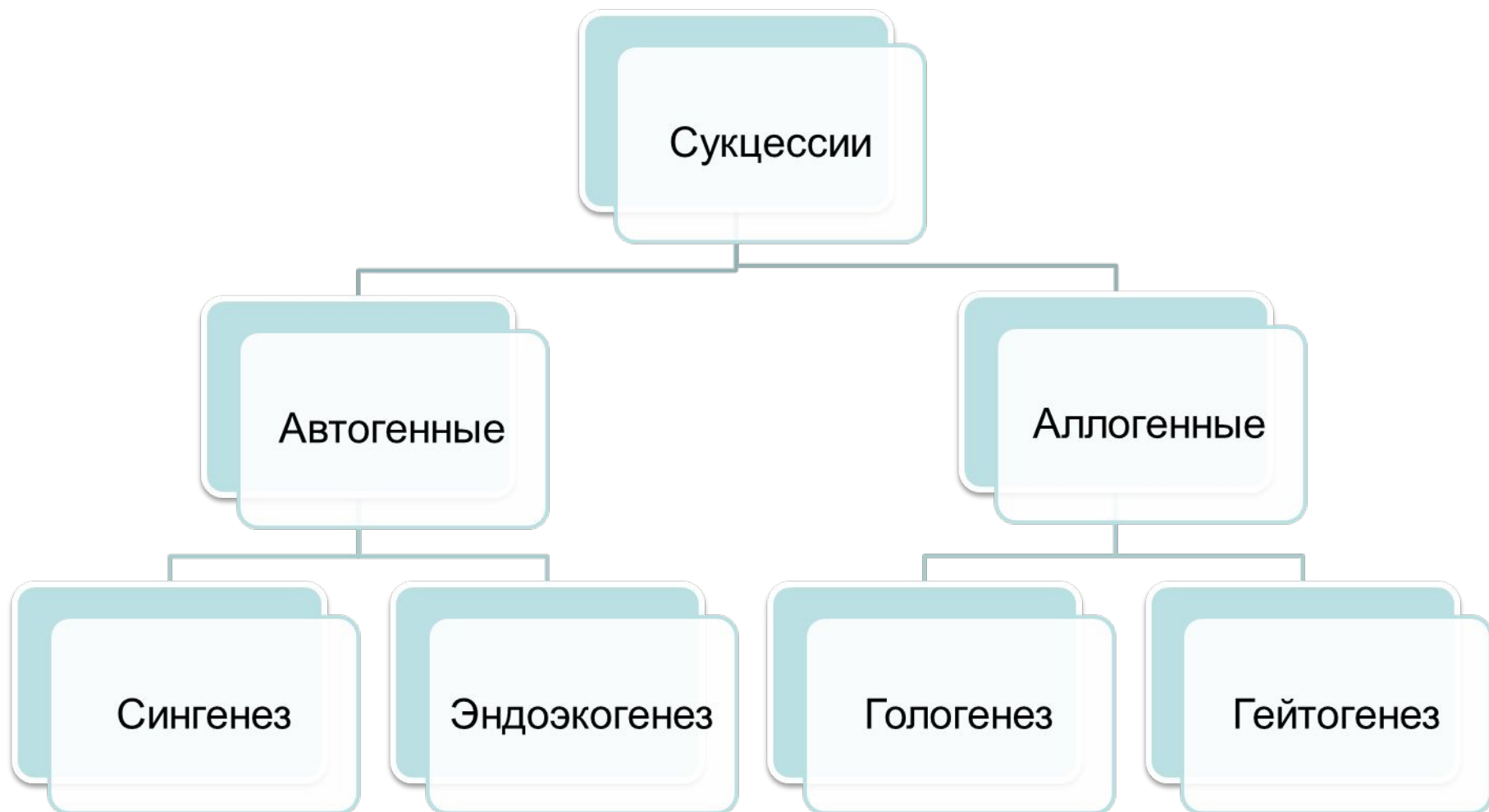
I. Катастрофические нарушения, вызванные природными явлениями (ветровал, пожар)



Нарушения, вызванные антропогенным фактором (рубка и атмосферное загрязнение леса)



- **Сукцессия** (от лат. *successio* — преемственность, наследование) — последовательная необратимая и закономерная смена одного сообщества другим на определённом участке среды.



Автогенные сукцессии (энтодинамические смены) - смены, вызванные внутренними причинами:

1. Сингенез – смены вызваны изменением взаимоотношений между растениями в сообществе.

Пример: сообщества однолетников с R-стратегией → сообщества двулетников с S-стратегией → сообщества многолетников с RC, SC, RCS-стратегией

2. Эндоэкогенез – смены, вызванные изменением условий среды под влиянием жизнедеятельности растений

Примеры: скальная, каменистая, песчаная сукцессии; лесная, луговая, водная, болотная сукцессии

2. Эндозкогенез: каменистая сукцессия



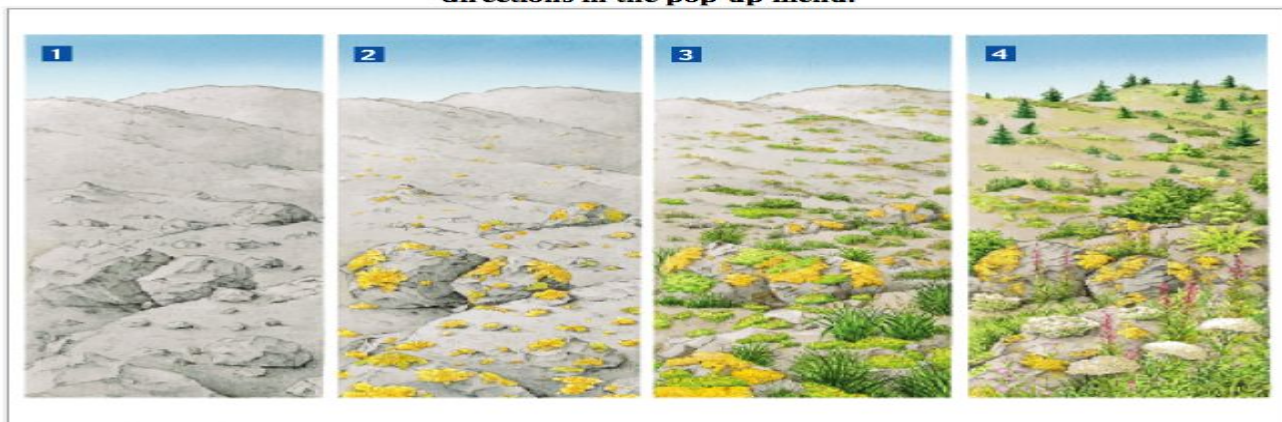
Схема сукцессий на известняковых скалах
в районе Праги,
южная экспозиция (по Клике)



2. Эндозкогенез: песчаная сукцессия



Сукцессионный ряд эндоэкогенеза:



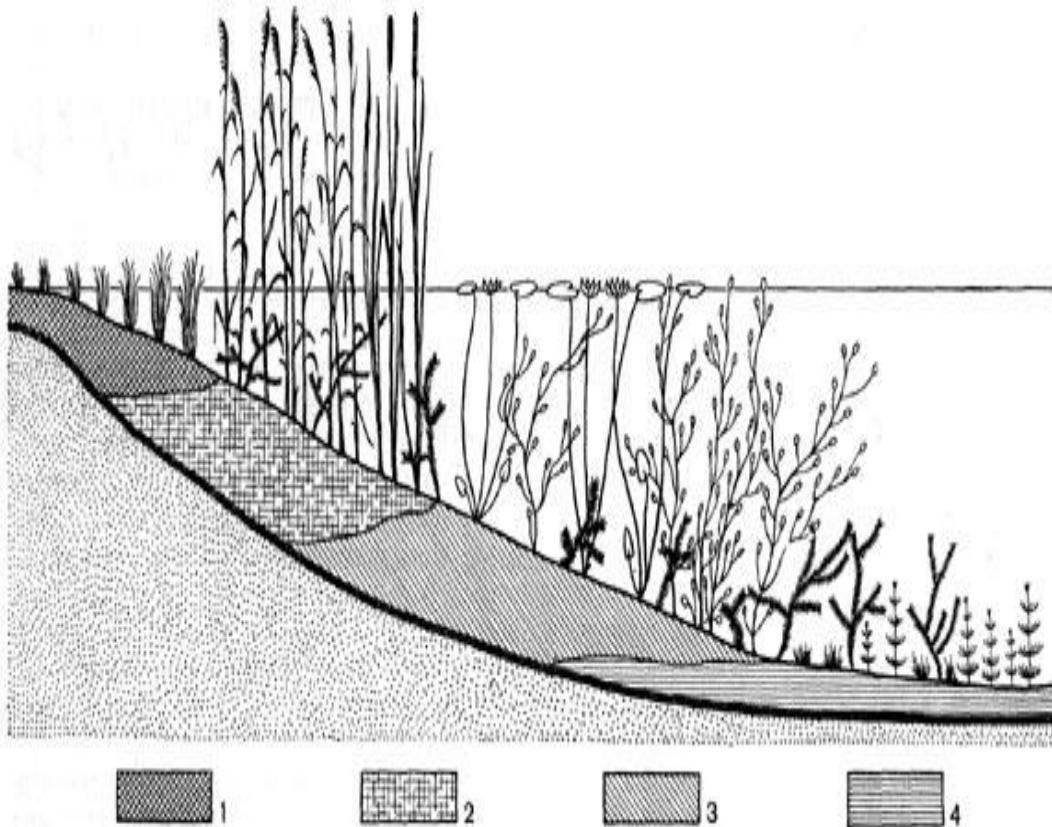
Primary Succession Primary succession occurs on newly exposed surfaces, such as this newly deposited volcanic rock and ash. A volcanic eruption destroys the previous ecosystem (1). The first organisms to appear are lichens (2). Mosses soon appear, and grasses take root in the thin layer of soil (3). Eventually, tree seedlings and shrubs sprout among the plant community (4). **Predicting** What types of animals would you expect to appear at each stage, and why?

Первичная сукцессия в пространстве



Сложная автогенная сукцессия водных фитоценозов

Зонное распределение растительных сообществ



- Рис. 1. Схема зарастания озера:
 - зона осок;
 - зона тростников до глубины 2 м;
 - зона рогозов до глубины 3 м;
 - зона кувшинок до глубины 4 м;
 - зона рдестов до глубины 3-5 (6) м;
 - зона мхов и харовых до глубины 8 м;
 - зона планктона

Грунты: 1 — осоковый торф; 2 — тростниковый и рогозовый торф; 3 — сапропелевый торф; 4 — сапропелит; материк

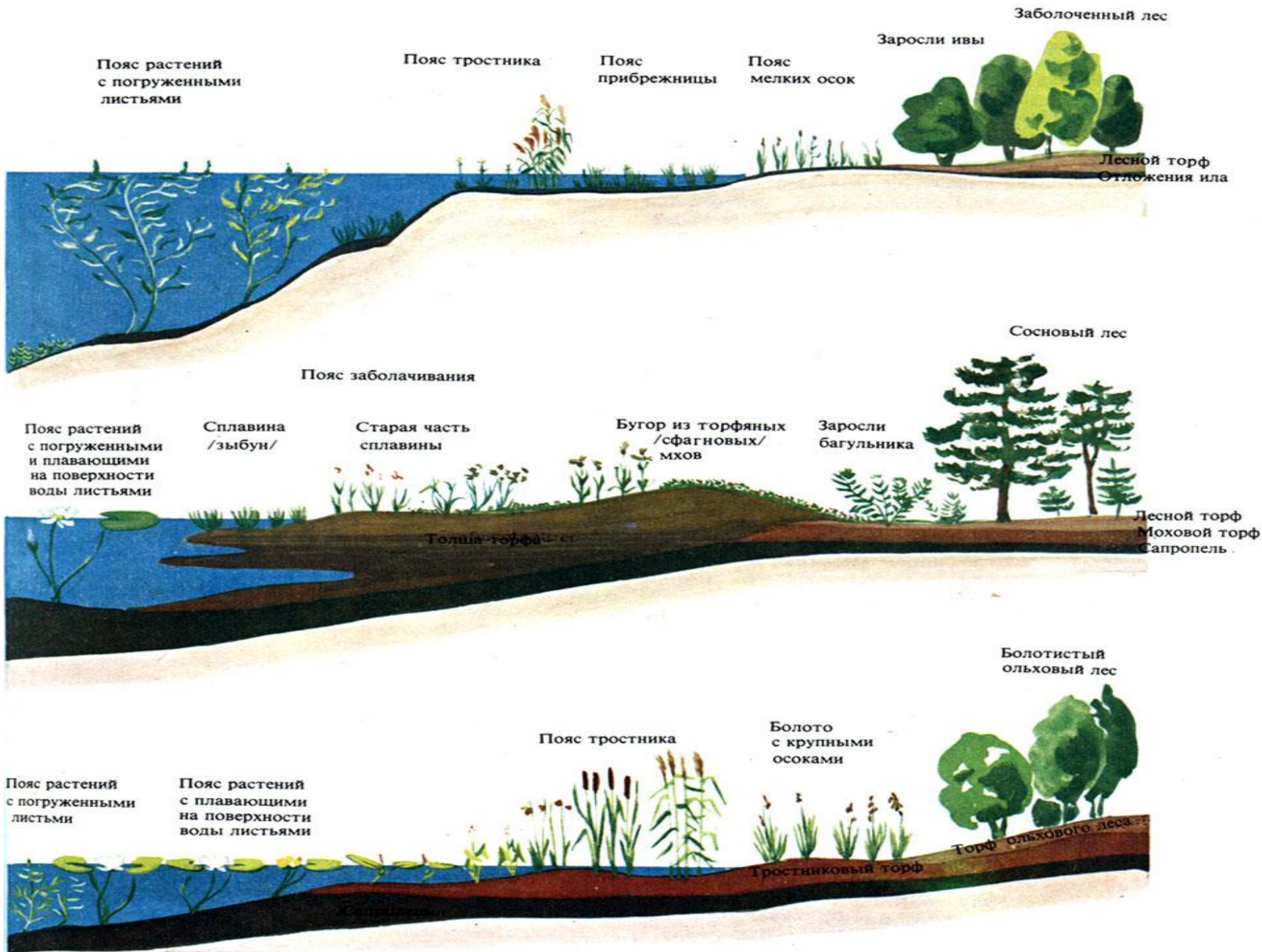


Схема зарастания водоема через образование сплавин

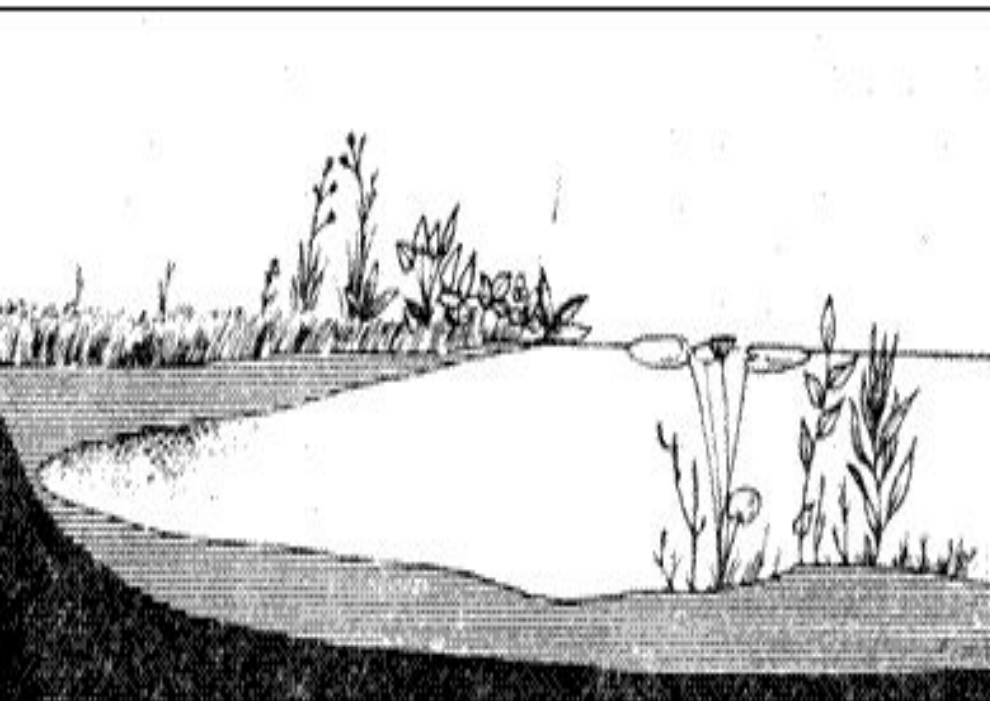
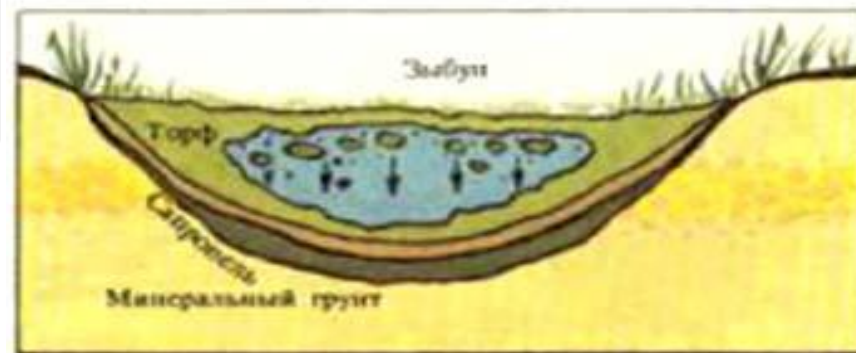
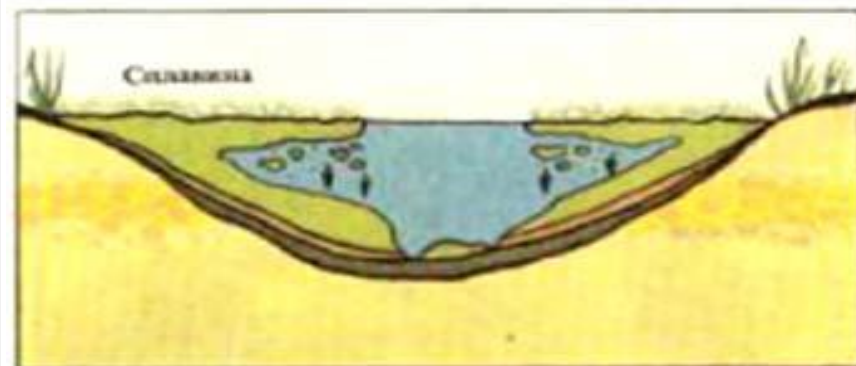
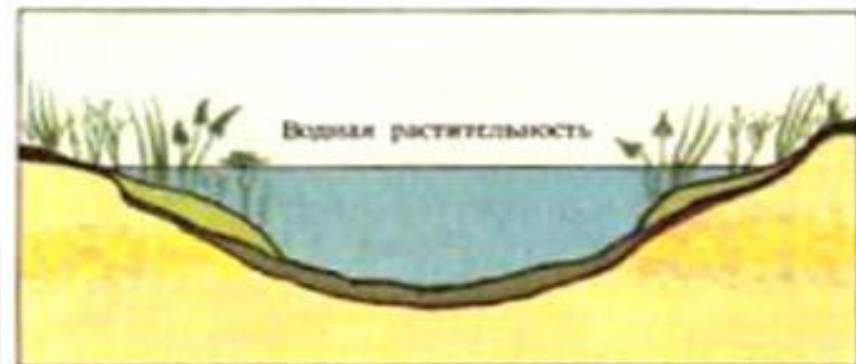


Рис 2. Схема «нарастания» (по Лепиловой). В авангарде наступающей растительности *Sagittaria*, *Menyanthes*, *Calla palustris*, далее осоки, пушица и ковер из сфагнумов, *Nymphaea*, *Potamogeton*, *Ceratophyllum*



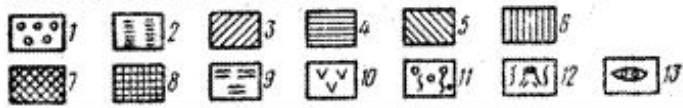
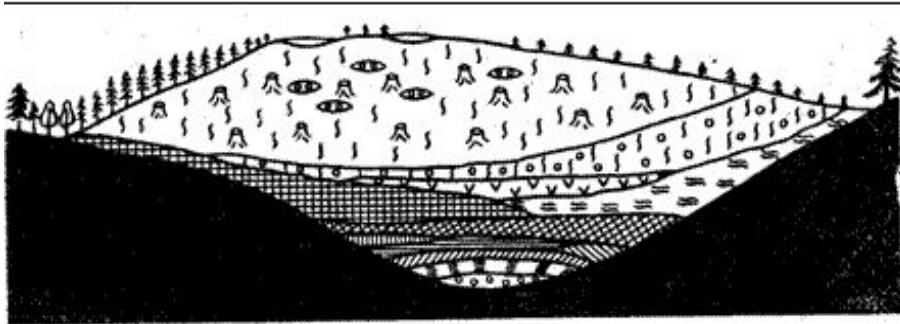


Рис. 3. Схема строения болота, образовавшегося зарастанием озера (по Сукачеву):

1 – пресноводный мергель, 2 – сапропелит, 3 – сапропелевый торф, 4 – тростниковый торф, 5 – камышовый торф, 6 – хвощовый торф, 7 – осоковый торф, 8 – осоково-ивовый торф, 9 – лесной торф, 10 – гипновый торф, 11 – шейхцериево-сфагновый торф, 12 – сфагновый торф с пнями сосны, 13 – отложения мочажин на сфагновом торфе

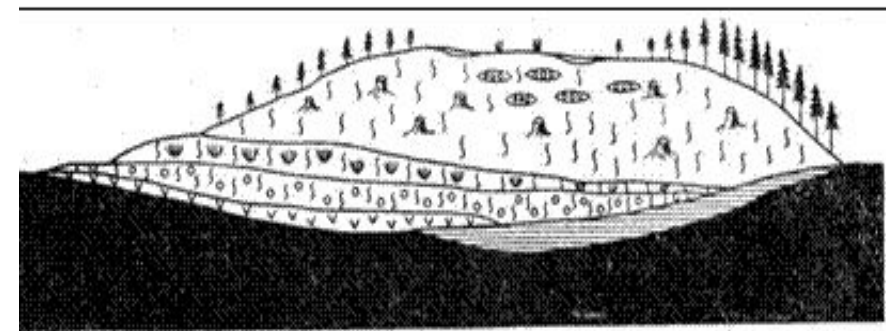
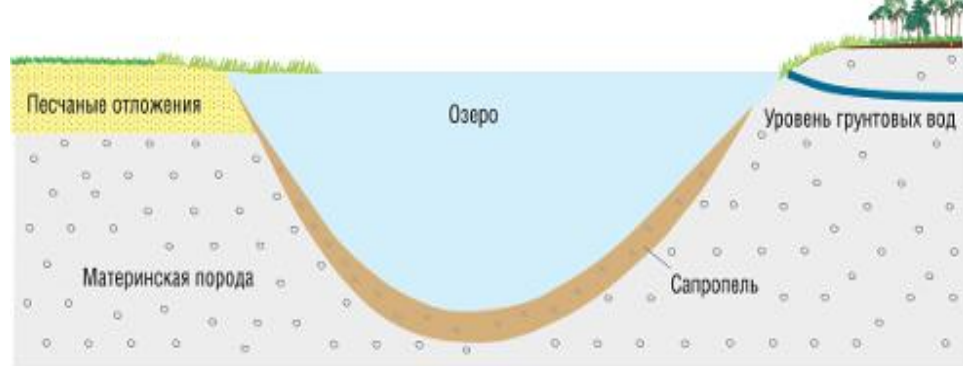


Рис. 4. Схема строения болота, образовавшегося путем заболачивания суши (по В.Н. Сукачеву):

1 – сфагновый торф с пнями сосны, 2 – пушицево-сфагновый торф, 3 – осоковый и лесной торфы, 4 – шейхцериево-сфагновый торф, 5 – гипновый торф, 6 – отложения мочажин на сфагновом ковре



а) озеро



б) заболачивание озера



в) болото

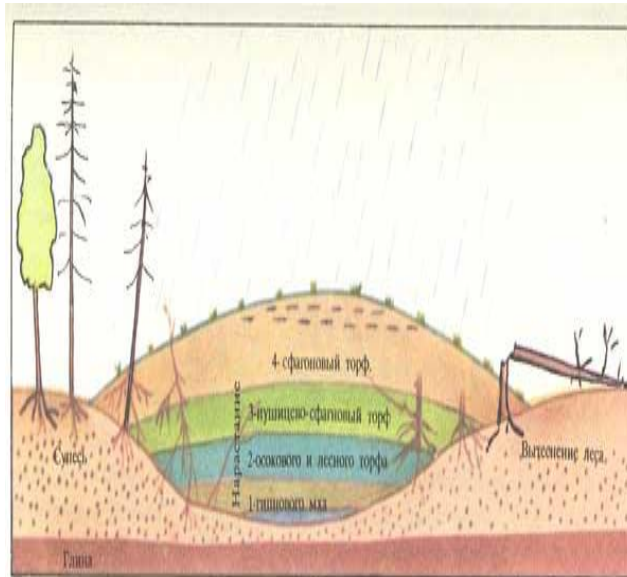
Сложная автогенная сукцессия

1 фаза: осоковое (низинное) болото

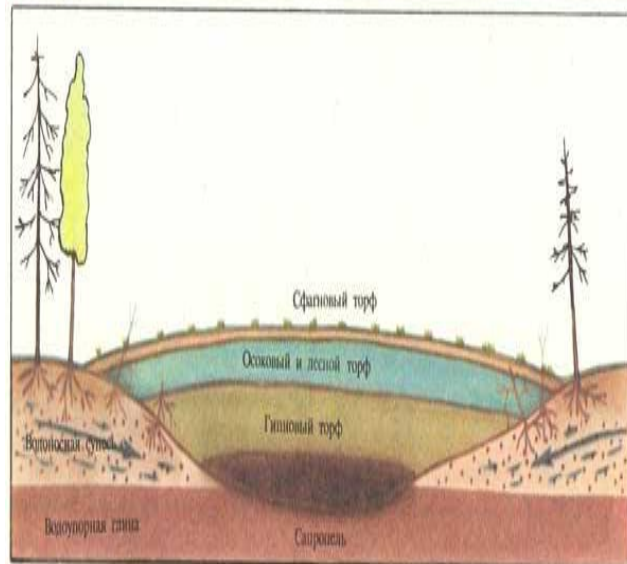
2 фаза: шейхцериево-сфагновое болото

3 фаза: пушицево-сфагновое болото

4 фаза: сосново-сфагновое болото



Низовое болото (черноольшаник)



Верховое болото

Аллогенные сукцессии (экзодинамические смены) —

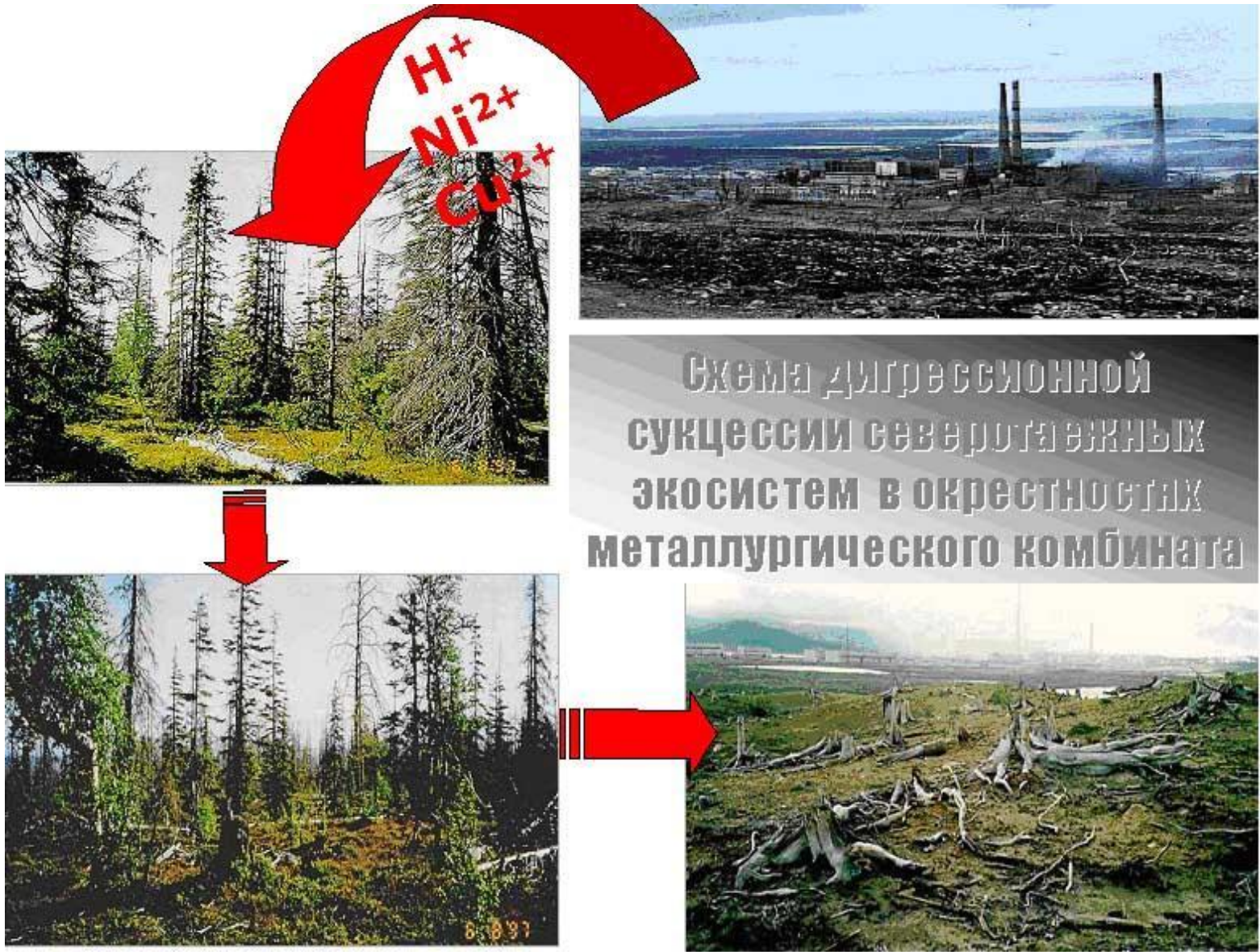
смены, вызванные внешними по отношению к фитоценозу причинами

- **Гейтогенез** — смены, вызванные внешними причинами и связанные с изменениями, протекающими в одном - нескольких сообществах (т.е. локальные изменения конкретных фитоценозов).

Примеры:

- Сукцессия, вызванная влиянием на сообщество радиации, промышленного загрязнения, пожара;
- Сукцессия под влиянием выпаса скота на лугу (замена высокотравья пастбищным низкотравьем);
- Рекреация (влияние на растительность отдыха людей);
- Эвтрофирование водоемов

Гейтогенез



Неправильный выпас скота



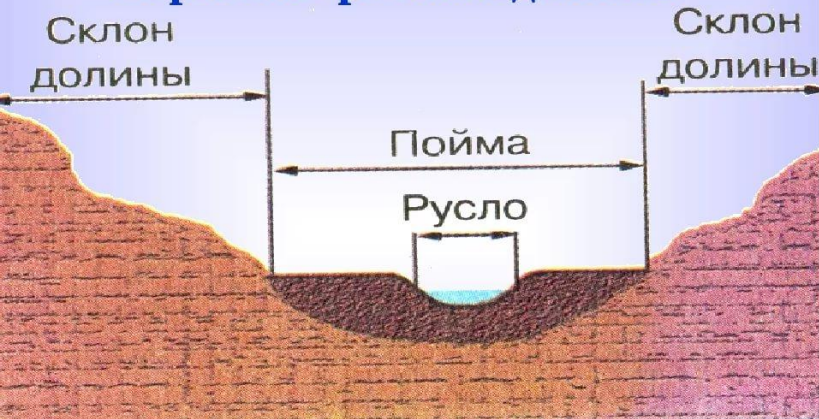
- **Гологенез** – смены, вызванные внешними причинами и связанные с изменениями, охватывающие целые ландшафты.

Примеры:

Природный гологенез: изменение растительности при развитии речной долины;

Антропогенный гологенез: изменение растительности под влиянием строительства гидротехнических сооружений

Строение речной долины



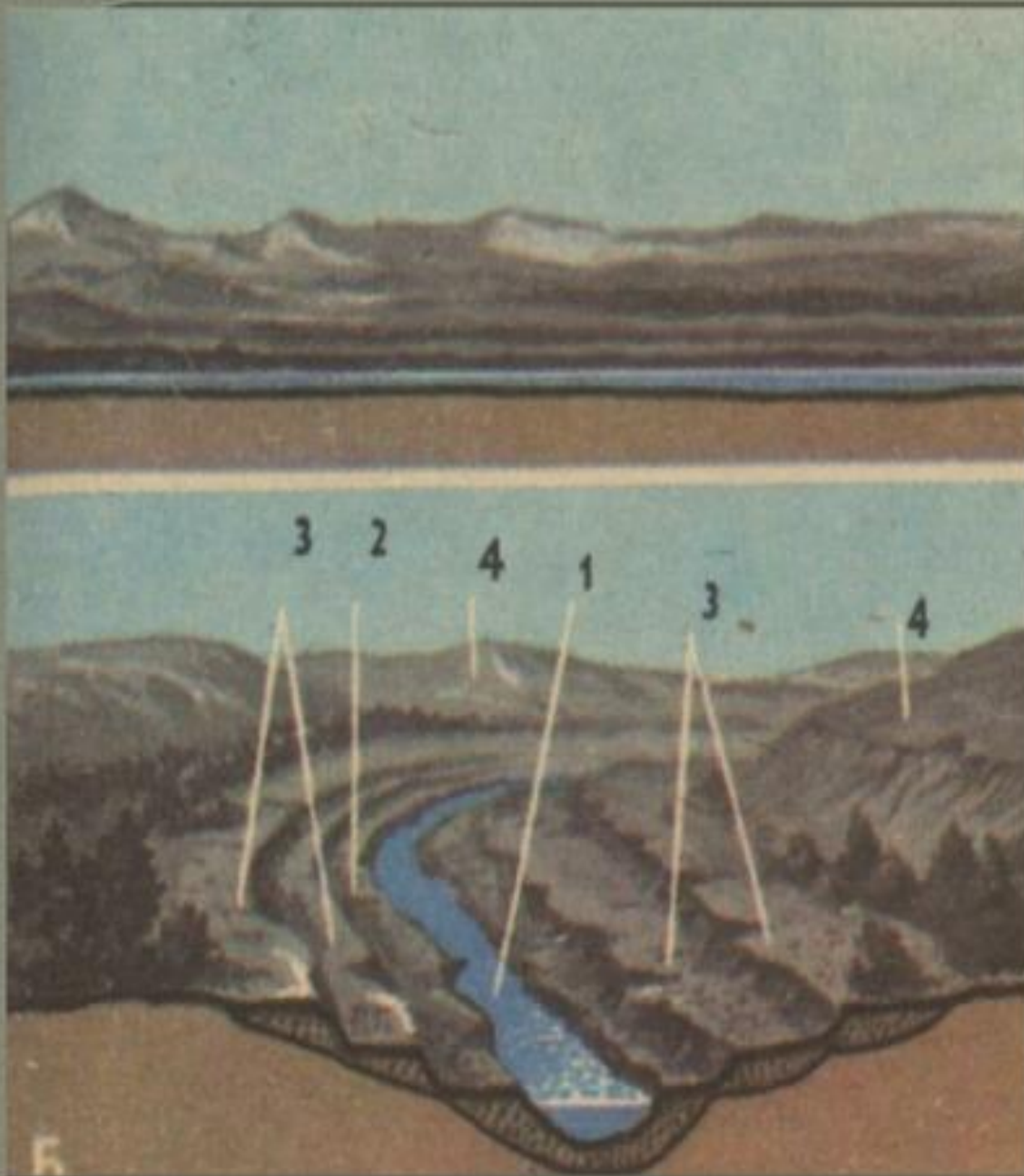
Речная долина- это понижение в рельефе, по которому течет река.

Пойма – самая широкая, покрытая растительностью часть дна речной долины, которая полностью или частично затапливается во время половодья и паводков.



Русло - самая низкая часть речной долины, по которому проходит сток воды.





Разработка речной долины

- 1. Русло.**
- 2. Пойма.**
- 3. Коренные берега реки**
- 4. Террасы**





ВИДЫ СУКЦЕССИЙ

ПО ИСТОРИИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ

```
graph TD; A[ВИДЫ СУКЦЕССИЙ  
ПО ИСТОРИИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ] --> B[ПЕРВИЧНЫЕ  
на не заселенных  
местах,  
Формируются  
почвы долгое  
время]; A --> C[ВТОРИЧНЫЕ  
для экосистем с  
ранее  
существовавшим  
биоценозом,  
Высокая скорость  
восстановления];
```

ПЕРВИЧНЫЕ

*на не заселенных
местах,
Формируются
почвы долгое
время*

ВТОРИЧНЫЕ

*для экосистем с
ранее
существовавшим
биоценозом,
Высокая скорость
восстановления*

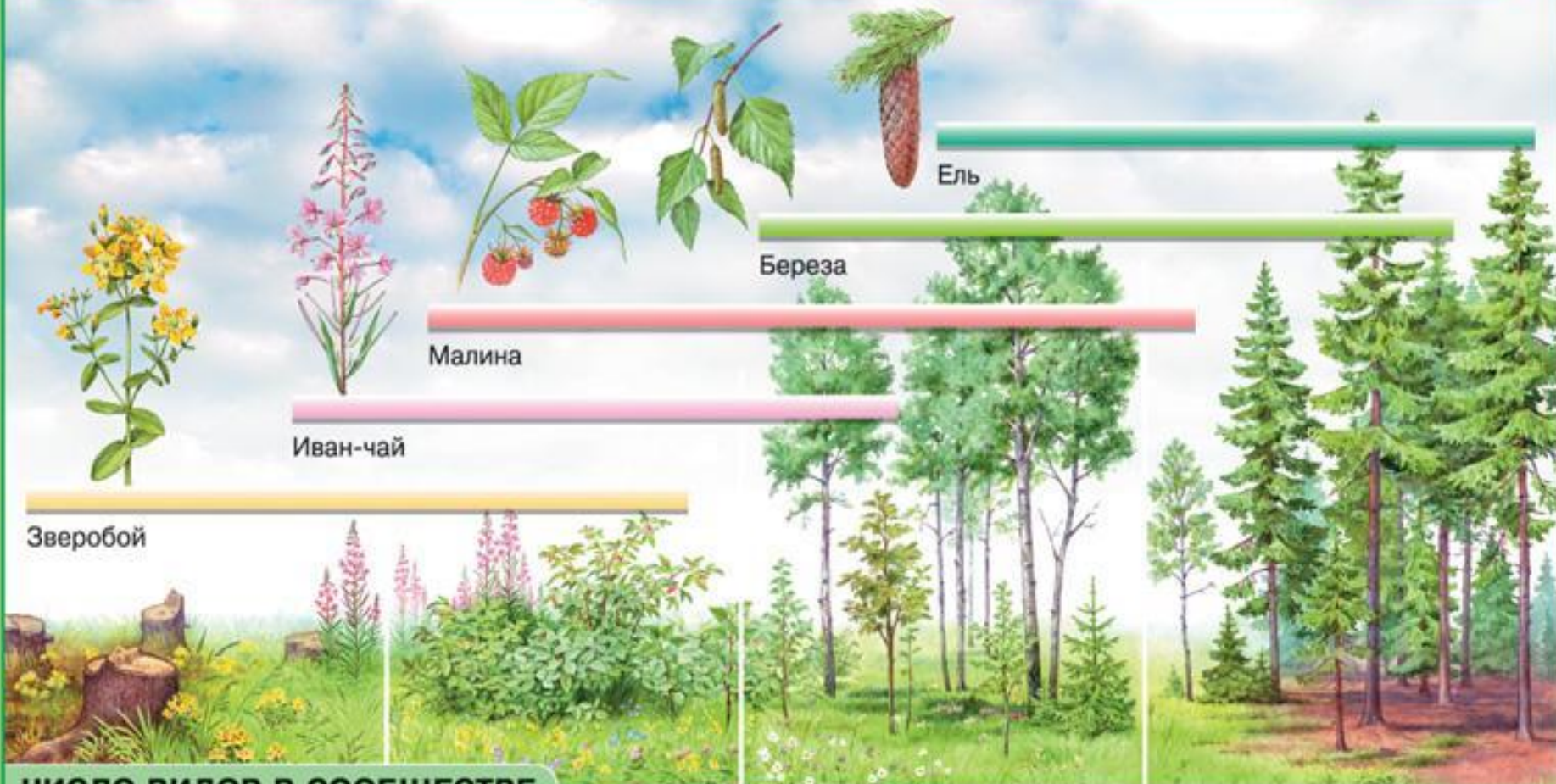
Разновидности сукцессии

Сукцессия *первичная -саморазвитие*

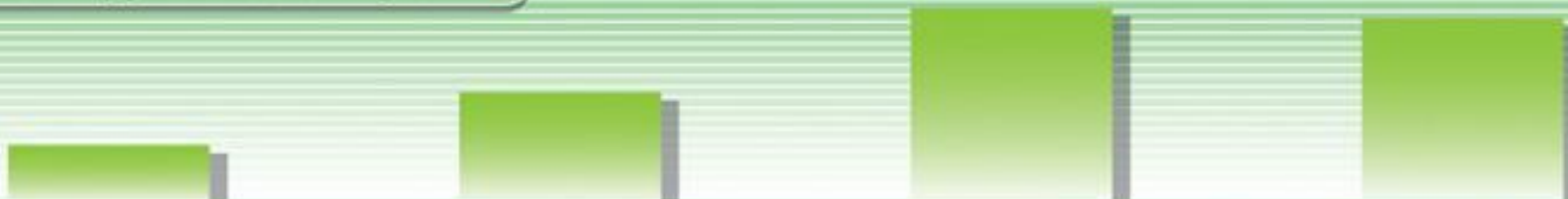
Первичная сукцессия — сукцессия, развивающаяся на лишенных жизни территориях — скалах, обрывах, наносах рек, сыпучих песках, застывшей лаве и др. При заселении таких участков живые организмы за счет своего метаболизма изменяют условия проживания и сменяют друг друга. Основная роль принадлежит накоплению отмерших остатков растений и продуктов разложения.



СУКЦЕССИЯ – САМОРАЗВИТИЕ ПРИРОДНОГО СООБЩЕСТВА

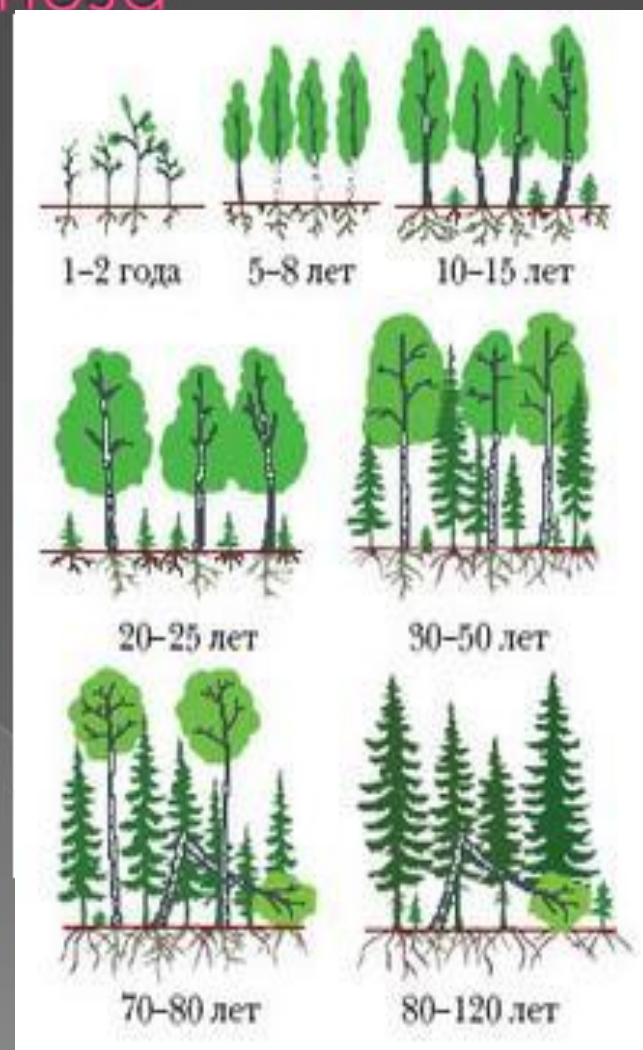
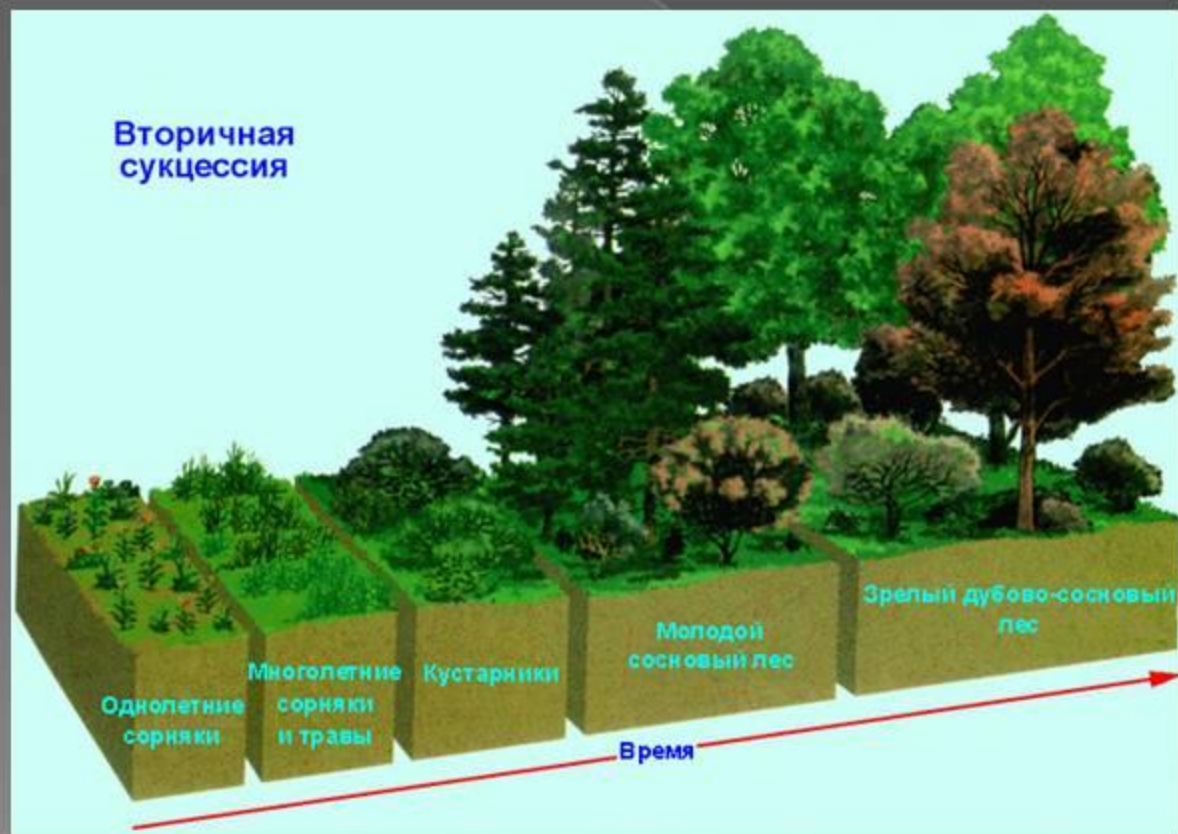


ЧИСЛО ВИДОВ В СООБЩЕСТВЕ



Вторичная сукцессия- возникновение нового биогеоценоза

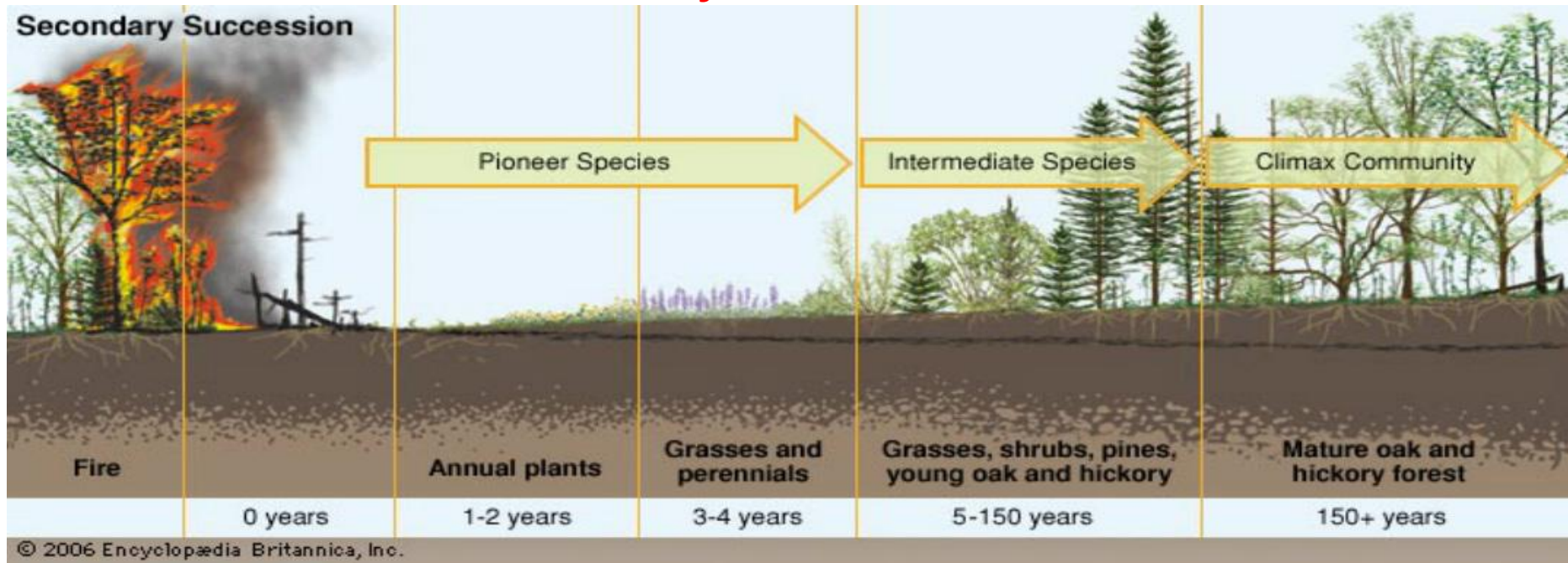
Вторичная сукцессия - сукцессия на местах разрушенных сообществ, где почва и часть организмов сохранились.



Закономерности сукцессии

- На начальных стадиях видовое разнообразие незначительно, продуктивность и биомасса малы, по мере развития сукцессии показатели возрастают.
- По мере развития сукцессии возрастает число биотических взаимоотношений (особенно симбиотрофных), усложняются цепи питания, уменьшается количество свободных экологических ниш. Интенсифицируются процессы круговорота веществ, энергии и дыхания экосистемы.
- Каждый последующий этап сукцессии длится дольше предыдущего, характеризуется более высоким значением отношения биомассы к величине потока энергии, а также своими видами-доминантами.
- Скорость сукцессии сильно зависит от продолжительности жизни тех организмов, которые влияют на функционирование экосистемы (автотрофов).
- Продолжительность последних стадий сукцессии велика, однако динамические процессы при этом не приостанавливаются, а лишь замедляются. Большая часть процессов на этих стадиях - динамические, циклические процессы.
- В зрелой стадии климаксного сообщества биомасса экосистемы достигает максимума или близких к максимуму значений, однако в самом климаксном сообществе продуктивность несколько ниже.

Замена аллогенной сукцессии на восстановительную автогенную сукцессию



Заращение заброшенной пашни и вырубки (смена аллогенной на **восстановительную автогенную сукцессию**)



III. Эволюция фитоценозов (**филоценозenez** по Сукачеву, 1954)

- **Эволюция фитоценозов** – эволюционное изменение фитоценозов, связанный с образованием новых ранее неизвестных природе типов растительности.
- Эволюция растительности как природный процесс протекает в геологических масштабах времени.
- Эволюция может идти по пути арогенеза (обогащения фитоценозов новыми видами) или катогенеза (регрессивного развития, связанного с их упрощением).

Примеры природной эволюции



ландшафт силура (410 млн. лет назад):
формирование сообществ первых
сухопутных растений



ландшафт триаса мезозоя (230 млн. лет
назад): растительность теплолюбивых
голосеменных растений



ландшафт карбона (330 -320 млн. лет назад):
сообщества древовидных плаунов, хвощей и
папоротников)



ландшафт мелового периода в мезозое (140 млн. лет назад):
формирование растительности с господство покрытосеменных
растений)

Антропогенная эволюция:

1. Целенаправленная

Примеры:

- Замена естественной растительности на искусственные фитоценозы
- Интродукция видов из других районов и включение их в состав естественных или искусственных фитоценозов
- Конструирование новых типов искусственных фитоценозов (полевых, лесных, парковых, рекультивационных на техногенных субстратах)

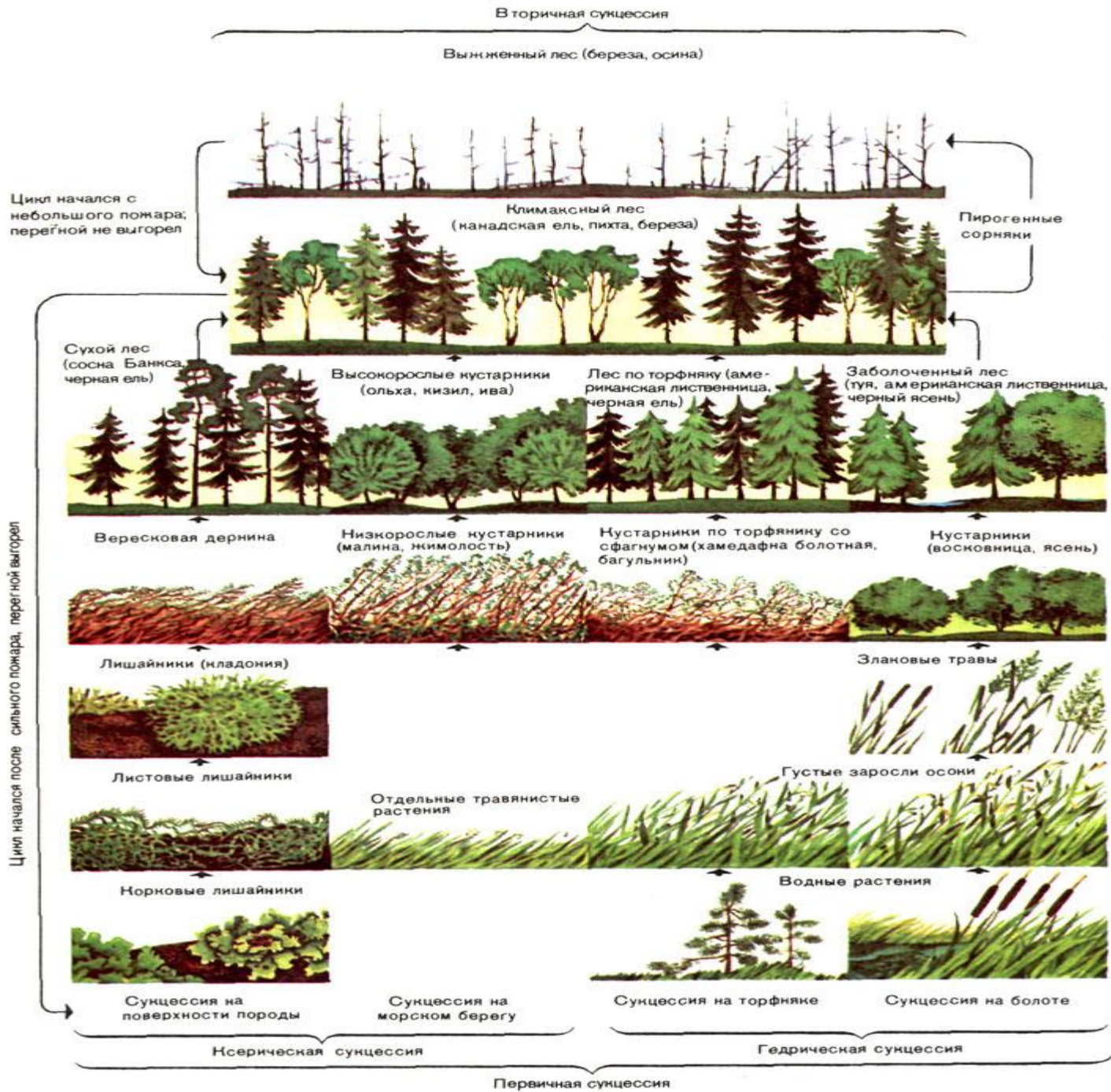
2. Стихийная

Примеры:

- Уничтожение части видов и снижение генотипического разнообразия сохранившихся видов
- Возникновение новых устойчивых к влиянию человека вторичных типов фитоценозов
- Формирование новых фитоценозов на антропогенных субстратах вследствие их самозарастания
- Занос видов в новые районы

Классификация сукцессий фитоценозов

Варианты	Типы и подтипы сукцессии			
	Автогенные		Аллогенные	
	Сингенез	Эндозокогенез	Гейтогенез	Гологенез
По масштабу времени				
Быстрые (десятилетия)	+	-	+	+
Средние (столетия)	-	+	+	+
Медленные (тысячелетия)	-	+	-	+
Очень медленные (десятки тысяч лет)	-	+	-	+
По обратимости				
Обратимые	-	-	+	+
Необратимые	+	+	+	+
По степени постоянства процесса				
Постоянные	+	+	+	+
Непостоянные	-	-	+	+
По происхождению				
Первичные	+	+	-	-
Вторичные	+	+	-	-
По тенденции изменения продуктивности				
Прогрессивные	+	+	+	+
Регрессивные	+	+	+	+
По тенденции изменения видового богатства				
Прогрессивные	+	+	+	+
Регрессивные	+	+	+	+
По антропогенности				
Антропогенные	+	+	+	+
Природные	+	+	+	+



Подведем итоги:

Какая сукцессия называется первичной?

Сукцессия, которая начинается на абсолютно лишенном жизни месте, называется первичной.

Какая сукцессия называется вторичной?

Если сообщество развивается на месте, где существовал хорошо развитый биоценоз, то сукцессия будет вторичной.

Как изменяется численность видов в результате сукцессии?

Сукцессионные изменения всегда сопровождаются повышением видового богатства, т. е. разнообразия организмов.

Что происходит с биомассой в результате сукцессии?

Происходит увеличение биомассы органического вещества. Население сообщества как бы уплотняется по мере увеличения видового богатства.

Как изменяется скорость прироста биомассы в результате сукцессии?

Происходит снижение скорости прироста биомассы сообщества (продукции сообщества) и в увеличении количества энергии, требуемой для поддержания его жизни. Это наиболее важное явление сукцессии. На ранних стадиях первичной сукцессии скорость прироста биомассы растениями высока, но на последующих стадиях она падает.

- **КЛИМАКС** (от греч. Klimax – лестница) – относительно стабильное состояние растительности, возникающее в результате автогенных и аллогенных сукцессий.

Термин введен в 1901 году американскими исследователями Г. Уитфордом и Г. Каулсом.



- **КЛИМАКСОВОЕ СООБЩЕСТВО** — устойчивое, равновесное по отношению к внешней среде сообщество, возникающее в результате сукцессии.

Саморазвитие биоценозов



Фредерик Клементс
1874-1945

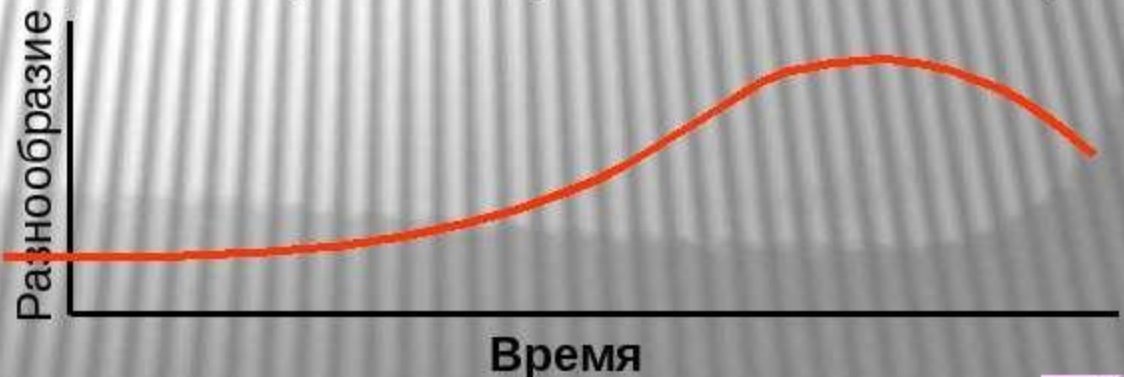
**Теория
сукцессий**

Концепция Климакса

В пределах одного региона результатом последовательных стадий саморазвития растительного сообщества является одна и та же финальная, или климаксовая стадия, начинаются ли они от водной поверхности или твердой скалы...

Ф.Клементс «О сукцессии растительных сообществ», 1929

Сукцессия – саморазвитие растительного сообщества



Моноклимакс Клементса (США)

- ▶ В пределах одного региона все сукцессии должны неизбежно конвергировать к одному и тому же климаксовому сообществу, которое определяется климатом (климатический моноклимакс)
- ▶ В лесных районах сукцессии болот, озер, залежей, поверхности скал и отложений в речной долине, все заканчиваются стадией леса.
- ▶ Пример: климаксовые леса евроазиатской темнохвойной тайги в качестве эдификатора имеют разные виды, но одной жизненной формы и одной экологической группы (теневыносливые хвойные виды) – ель обыкновенная, е.сибирская, пихта

Исходя из того, что характер климакса зависит от особенностей растительности и природных условия, Уиттекер предлагал различать типы климакса по соотношению длительности жизни доминантов и продолжительности процесса формирования устойчивого сообщества.

Его система включала:

- **Аклимакс** – в сообществе доминируют организмы время генерации которых меньше, чем цикл изменения условия среды. Флуктуации сообществ беспрестанны. Климаксовые и серийные сообщества неразличимы.

Примером аклимакса является океанический планктон: состав быстро размножающихся водорослей варьирует ежедневно в зависимости от погодных условий. Различить стадии сукцессии невозможно.

- **Циклоклимакс** – цикл генерации доминантов совпадает с годовыми колебаниями условий среды. Климакс может быть охарактеризован главными доминантами-однолетниками, но серийные сообщества от него неотличимы.

В качестве *примера* Уиттекер приводит – синузия однолетников в пустыне.

- **Катаклимакс** – генерация доминантов происходит в период между повторяющимися воздействиями среды, уничтожающими растительность (пожары, заносы и т.д.). Климаксовые и серийные сообщества в большей или меньшей степени различимы.

- **Суперклимакс** - генерация доминантов длительна, изменения среды незначительны. Биомасса низка, популяции более или менее стабильны, но серийные сообщества неотличимы от климаксовых.

Пример. Явление суперклимакса характерно для тундр, где зрелые и молодые сообщества слагаются одними и теми же немногочисленными доминантными видами. Фактически более зрелые фитоценозы отличаются от начальных стадий сукцессии возрастом доминантов и накопленной биомассой.

- **Эуклимакс** – генерация доминантов длительна, изменения состава доминантов в ходе сукцессии более или менее непрерывны, биомасса высокая. Серийные сообщества хорошо отличимы от климаксовых. Клементсовские сукцессии, которые на современном этапе рассматриваются как частный случай более разнообразного явления.