***ЛЕКЦІЯ 11.***

**ДИНАМІЧНИЙ РОЗВИТОК ЕКОСИСТЕМИ. СУКЦЕСІЇ**

***План:***

1. Основні тенденції сукцесійного розвитку.

2. Типи сукцесій.

3. Кліматичний клімакс.

1. ***Основні тенденції сукцесійного розвитку****.*

Динамічний розвиток екосистеми або **екологічна сукцесія** полягає в зміні видової структури і біоценотичних процесів з плином часу. Сукцесія відбувається в результаті зміни угрупованням фізіологічного середовища і взаємодій конкуренція - співіснування на популяційному рівні. Таким чином, сукцесія контролюється спільнотою, незважаючи на те, що фізичне середовище визначає характер і швидкість зміни, а часто й обмежує межі розвитку.

Якщо сукцесійні зміни визначаються переважно внутрішніми взаємодіями, то говорять про **аутогенну** сукцесію. Якщо ж на зміни впливають або контролюють їх зовнішні сили середовища (пожежі, шторми), то таку сукцесію називають **алогенною** (спричиненою ззовні).

Аутогенна сукцесія при заселенні нових територій (що виникли в результаті виверження вулкана, осушення боліт) зазвичай починаєтьс з незбалансованого угруповання, і в міру її розвитку спостерігаються такі *тенденції зміни основних характеристик екосистеми*:

1. *Енергетика екосистеми*: зростає біомаса (В) і кількість органічного детриту; зростає валова продукція (Р) за рахунок первинної; зменшується чиста продукція; збільшується дихання (R); співвідношення Р / R наближається до одиниці (рівноваги); співвідношення В / Р зростає.

2. *Кругообіг біогенних елементів*: стає все більш замкнутим; збільшується час обороту і запас важливих елементів; утримується і зберігається більше біогенних елементів.

3. *Види і структура угруповання*: змінюється видовий склад; зростає видове багатство, як компонент різноманітності; r-стратеги в широких масштабах заміщуються К-стратегами; ускладнюються і подовжуються життєві цикли; збільшується величина організмів і (або) їх стадій розселення; значною мірою розвивається взаємовигідний симбіоз.

4. *Стабільність*: зростає резистентна стійкість; знижується пружна стійкість.

5. *Загальна стратегія*: зростає ефективність використання енергії та біогенних елементів.

Привнесені речовини або енергія, геологічні сили, антропогенні порушення можуть змінити, порушити або повернути назад розглянуті тенденції.

*Наприклад,* у результаті внесення добрив на поля або евтрофікації озера в результаті водозбору (надходження в озеро біогенних елементів з ґрунту) в сукцесійному відношенні така система відкидається назад до більш молодого стану.

1. ***Типи сукцесій***

Якщо в силу періодичних змін середовища або внаслідок характеру розвитку самого угруповання порушення відбуваються через більш-менш регулярні проміжки часу, то екосистема зазнає **циклічної сукцесії**. У будь- який момент тут представлені всі стадії сукцесії, які надають безліч місць проживання тваринам і більш дрібним рослинам. Крім того, наявність різних стадій сукцесій створює безліч прикордонних зон, що сприяє збільшенню видової різноманітності диких тварин.

Сукцесія, що починається на ділянці, яка раніше не була зайнята (на потоці застиглій лаві), називається **первинною сукцесію**, тоді як сукцесія, що починається на площі, з якої видалено колишнє угруповання (лісова вирубка, занедбане поле), називається **вторинною сукцесією**.

Послідовність угруповань, що змінюють одне одного в даному просторі називається **сукцесійною серією.** Відносно недовговічні перехідні угруповання називаються серіальними або піонерними стадіями. Термінальна стабілізована система відома під назвою **клімаксу**, який існує доти, поки його не порушують сильний зовнішній вплив.

Характерна риса більшості сукцесійних серій – більш-менш безперервна зміна видів у часі. Зміна видового складу рослинності називається ***флористичною естафетою***, тварин – ***фауністичною естафетою***.

Первинна сукцесія на ранніх стадіях протікає повільно і для досягнення стаціонарного стану, що характеризує зрілість системи, буде потрібно багато часу.

*Класичний приклад* первинної сукцесії – піщані дюни, які утворюються в результаті відступання кордонів озера. Перші поселенці на дюнах – це прибережні злаки, верба, довгоногі жуки-скакуни, що бігають по піску, павуки, коники, що живуть в норах. Слідом за спільнотою перших поселенців слідують ліси з сосни, потім чорного дуба і, нарешті, на самих останніх стадіях – вологі ліси з бука і клена. Незважаючи на те, що розвиток угруповання починається в дуже сухому і ненасиченому життям місці, воно в кінцевому рахунку призводить до вологого і холодного зімкнутого лісу. Багатий на гумус ґрунт, населений дощовими хробаками і равликами, контрастує із сухим піском, на якому він утворився.

***Вторинна сукцесія*** в степових районах складається зі стадій:

1) стадія однорічних бур'янів (2-5 років);

2) стадія короткоживучих злаків (3-10 років);

3) рання стадія багаторічних злаків (10-20 років);

4) клімаксна стадія багаторічних злаків (досягається за 20-40 років).

Таким чином природі потрібно 20-40 років, щоб почавши на голому або переораному ґрунті, побудувати степовий клімакс. Точні терміни залежать від лімітуючих впливів таких факторів, як вологість, випас і т.п. Кілька посушливих років поспіль або надмірний випас викликає повернення сукцесії до стадії однорічних бур'янів.

Складні взаємини аутогенної і алогенної сукцесій спостерігаються наприклад при створенні водосховищ. Коли при цьому затоплюються огрядні ґрунти або ділянка з великою кількістю органічної речовини, першою стадією буває високопродуктивна стадія цвітіння (інтенсивне розкладання, велика кількість біогенних елементів, швидкий і інтенсивний ріст риби). Однак після того, як біогенні елементи розсіюються, а запаси їжі виявляються витраченими, водойма стабілізується на деякому більш низькому рівні продуктивності і зниженому врожаї риби.

Сукцесія, що починається зі стану Р> R – це **автотрофна сукцесія**; навпаки якщо сукцесія починається зі стану Р < R, то це **гетеротрофна сукцесія**.

*Як* *приклад* гетеротрофної сукцесії можна привести сукцесію в сінному відварі. Якщо дати постояти культуральному середовищу, виготовленому з сінного відвару, то розвивається пишна культура бактерій. Якщо потім до неї додати трохи ставкової води, що містить посівний матеріал різноманітних найпростіших, будемо спостерігати сукцесій ну серію зі зміною домінантних форм. Якщо не додавати свіже культуральне середовище або не переводити систему в автотрофний режим, то вона припиняє своє існування і всі організми гинуть або утворюють стадії, що покояться. Така система радикально відрізняється від автотрофної сукцесії, в якій потік енергії підтримується невизначено довго.

На ранніх стадіях сукцесії переважає ***r****-*добір, тобто успішніше вселяються види з високою швидкістю розмноження і росту. Навпаки, на пізніх стадіях екологічної сукцесії тиск відбору сприяє К-стратегам, тобто видам з низьким потенціалом зростання, але більш високою здатністю до виживання в умовах конкуренції.

Дрібні організми володіють селективною перевагою в середовищі, багатому на біогенні компоненти мінерального живлення. Однак з розвитком екосистеми неорганічні біогенні елементи виявляються все більш і більш зв'язаними в біомасі, так що селективна перевага переходить до більших організмів, здатність до запасання речовин у яких вище і життєвий цикл складніше. Завдяки цим властивостям вони адаптуються до використання сезонних або періодичних надходжень біогенів або інших ресурсів.

1. ***Кліматичний клімакс***

Термінальним або стабільним угрупованням сукцесійної серії є **клімаксне угруповання**. Воно підтримує саме себе невизначено довго, всі його внутрішні компоненти врівноважені між собою, і воно знаходиться в рівновазі з фізичним середовищем. В клімаксних екосистемах, на відміну від таких, що розвиваються, річна продукція і імпорт врівноважується річним споживання і експортом.

Для визначеної області розрізняють:

1) єдиний **регіональний** або **кліматичний клімакс**, що знаходиться в рівновазі із загальними кліматичними умовами;

2) різне число **локальних** або **едафічних клімаксів**, відповідних місцевим умовам субстрату (рельєфу, вологості і т.п.).

Людина сильно впливає на хід сукцесії і досягнення клімаксу. Коли стабільне угрупування, що не представляє собою кліматичний або едафічний клімакс для даної місцевості, підтримується людиною, його позначають як **антропогенний субклімакс** (дисклімакс).

*Наприклад,* надмірний випас може привести до утворення пустельної спільноти там, де за умовами мікроклімату міг би зберегтися степ. Пустельна екосистема в даному випадку – *дисклімакс*, а степ – *кліматичний клімакс*.