# А.А Титлянова

# РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ БИОТИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА

***"Вполне вероятно, что наряду с лимитирующими факторами функционирование сети биотического круговорота регулируется определенными сетевыми законами, о которых мы еще практически ничего не знаем. Тем не менее, на сегодняшний день, круговорот веществ выглядит не кругом, а сетью процессов".***

***А.А.Титлянова***

СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

*ИНСТИТУТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ И АГРОХИМИИ*

**А.А. Титлянова**

# РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ БИОТИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА

**Ответственный редактор**

**доктор биологических наук И.Н. Шарков**

**Новосибирск**

**2023**

УДК 574.4
ББК 28.081
Т45

Титлянова А.А. Развитие теории биотического круговорота / А.А. Титлянова, отв. ред. И.Н. Шарков; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Институт почвоведения и агрохимии.- Новосибирск: Издательский дом ООО «Окарина», 2023 –

ISBN 978-5-901863-13-8

Утверждено к печати

Ученым советом Института почвоведения агрохимии СО РАН

## Предисловие редактора

Продукционные и деструкционные процессы и формируемые ими потоки биогенных элементов составляют суть функционирования всякой экосистемы. В наземных экосистемах – биогеоценозах и агроценозах – изучение этих процессов важно для понимания фундаментальных закономерностей трансформации органического вещества в почвах, количественной оценки круговорота химических элементов и разработки на этой основе оптимальных моделей управления системой «почва – растение – атмосфера». Тема чрезвычайно сложная для исследователей, о чем в полной мере можно судить по предлагаемой читателю книге А.А. Титляновой, посвятившей изучению продукционно-деструкционных процессов не одно десятилетие. Эта сложность обусловливается, прежде всего, многоуровневой структурной и функциональной организацией экосистем как природных образований. Но не меньшую роль, по-видимому, играет и недостаток производительных инструментальных методов, позволяющих количественно оценивать показатели запаса веществ и интенсивности процессов в различных блоках экосистемы. Можно полагать, что стремление автора сформировать целостное представление о функционировании биогеоценозов в виде теории биотического круговорота будет способствовать консолидации усилий ученых, расширению и углублению исследований в этой сфере.

Для почвоведов и агрохимиков, изучающих изменение почвенного плодородия при утрате почвами гумуса, особый интерес представляют приводимые в книге результаты продукционно-деструкционных процессов при трансформации биогеоценозов в агроценозы. Так, в сравнении с травяными экосистемами в почвы агроценозов растительного вещества поступает до 3-х раз меньше, однако, как известно, до установления стационарного состояния содержание гумуса в них при этом падает только на 25–30%. То есть органическое вещество почв агроценозов значительно более консервативное и в сравнении с их целинными (или залежными) аналогами требует для своего поддержания существенно меньше растительных остатков. Поэтому причиной дальнейшего снижения содержания гумуса в старопахотных почвах могут быть только эрозионные потери почвы.

С другой стороны, образующееся в почвах агроценозов растительное вещество подвергается более глубокой минерализации в сравнении с соответствующими почвами травяных экосистем. Об этом также свидетельствуют результаты длительных полевых опытов, показывающие, что большее поступление растительного вещества в почвы вследствие интенсификации агротехнологий повышает содержание в них С орг не более чем на 0,1% от массы пахотного слоя. Для неэродированных черноземов Сибири это составляет менее 10% от количества углерода, которое эти почвы потеряли за десятилетия после перевода из целинного состояния в пашню. Существенно повысить содержание органического вещества в пахотных почвах, увеличив тем самым их плодородие и депонирующую функцию по отношению к атмосферному $CO_2$, можно только одним способом – путем перевода их в залежь минимум на 25–30 лет. Чтобы понять, какими факторами контролируется закрепление растительного углерода в органическом веществе почв биогеоценозов и агроценозов, на наш взгляд, требуются специальные исследования механизмов, определяющих протекание в них минерализационно-гумификационных процессов.

В книге описан системный подход к организации исследований биотического круговорота, даны четкие формулировки основных положений, терминов и понятий, раскрывающих структурно-функциональную сущность экосистем.

Особая привлекательность книги для читателей заключается в компактном изложении автором результатов биогеоценологических исследований, проводившихся на протяжении нескольких десятилетий в различных регионах страны и ряде зарубежных стран. Разумеется, краткость изложения не исключает получения читателем более полной информации из приводимых в книге литературных источников.

Полагаю, что теоретические обобщения и экспериментальный материал книги будут интересны широкому кругу ученых – экологам, агрохимикам, почвоведам, географам, изучающим особенности структурной и функциональной организации различных экосистем, разрабатывающих более совершенные системы управления плодородием почв в агроценозах, исследующих возможности повышения депонирующей функции экосистем в отношении парниковых газов.

Научный редактор,
доктор биологических наук
И.Н. Шарков

Живые организмы, регулируя круговорот веществ,
служат мощным геологическим фактором,
преобразующим поверхность нашей планеты.
В.И. Вернадский

То, что мы наблюдаем – это *не* природа как *таковая*,
а природа, подвергнутая нашему
методу задавать *вопросы*.
В. *Гейзенберг*

# Введение

Учение о биосфере было создано выдающимся русским ученым В.И. Вернадским. Он показал, что биосфера отличается от других сфер Земли тем, что в ее пределах проявляется геологическая деятельность всех живых организмов.

Специфическая черта биосферы как особой оболочки Земли - непрерывно происходящий в ней биотический круговорот веществ, регулируемый деятельностью живых организмов.

В биосфере, как и в каждой экосистеме, постоянно осуществляется круговорот углерода (C), азота (N), водорода (H), кислорода (O), фосфора (P), калия (K), кальция (Ca), серы (S) и других химических элементов.

Продукционный процесс стоит в центре потоков вещества и энергии и обеспечивает жизнь на планете Земля.

Первичный продукционный процесс создают зеленые растения, потребляющие солнечную энергию, двуокись углерода и воду из атмосферы, воду и питательные элементы из почвы.

Продукционный процесс осуществляется на суше и в океане, и связан в единую систему благодаря воздушным течениям и речной сети. Продукционный процесс создает пищу и условия существования всем организмам Земли.

Организмы, прежде всего автотрофы, осуществляющие продукционный процесс, в течение всей своей жизни поедаются травоядными животными, но в основной своей части отмирают.

Мертвое растительное вещество (мортмасса) потребляется огромным количеством позвоночных и беспозвоночных животных, грибами и бактериями. В результате данного процесса значительная часть мортмассы, превращается в двуокись углерода и воду.

Но и на этом цикл не заканчивается. Некоторое количество исходного растительного органического вещества превращается в почвенное органическое вещество, которое создает плодородие почвы. Продукционный процесс - вот та основа, на которой зиждется состав атмосферы, водный обмен и жизнь огромного количества видов, включая человека.

Что создает продукционный процесс? Ежегодно образующуюся фитомассу тундр, лесов, лугов, степей, пустынь. Интенсивность продукционного процесса измеряется его производительностью, которая называется чистой первичной продукцией - NPP (Net Primary Production).

Чистая первичная продукция может быть как надземной - ANP (Aboveground Net Production), так и подземной - BNP (Belowground Net Production). Величины продукции измеряются в единицах массы на единицу площади за единицу времени.

# Глава 1

## Системный подход к изучению биотического круговорота и разработка методик исследования на его основе

При системном подходе к изучению экосистемы одним из основных этапов является построение структурно-функциональной схемы экосистемы. Основными процессами в экосистеме являются:

а) обмен веществами и энергией между компонентами экосистемы,

б) обмен веществами и энергией между соседствующими экосистемами.

При разработке определения понятий, описывающих биотический круговорот, авторы опирались на работы (Ляпунов, 1970; Ляпунов, Титлянова, 1971; 1974).

Системный подход сейчас приобретает все большее распространение применительно к проблемам, связанным с изучением систем, состоящих из различных взаимодействующих между собой элементов.

Член-корреспондент РАН А.А. Ляпунов предложил использовать системный подход для описания функционирования экосистемы. Для этого было необходимо дать определение блоков и потоков субстанции, формирующих круговорот и целостное описание круговорота в некоторой абстрактной экосистеме (Ляпунов, 1970).

Была введена система определений. Под **Субстанцией** понимаются вещества и энергия, циркулирующие в биосфере. Под **Блоком** понимается любое природное тело, в которое субстанция поступает, в котором она хранится, быть может, перерабатывается и из которого она выходит. **Потоком субстанции** из одного блока в другой (а также потоком, входящим в экосистему и исходящим из экосистемы) называется та субстанция (с учетом ее вида), которая в данный момент находится в процессе перемещения из одного блока в другой. При этом под процессом перемещения понимаются как процессы механического движения (выпадение атмосферных осадков, течение вод, перемещение животных), так и процессы химического (растворение и выпадение осадков, выделение и поглощение газов) и биологического характера (поедание растений животными, размножение и отмирание организмов и т.д.).

**Звеном** называются два блока и непосредственно связывающий их один или несколько параллельно действующих потоков. **Путем** называется совокупность звеньев, по которой осуществляется переход некоторой субстанции от начального блока к конечному. **Круговоротом** называется путь, состоящий из нескольких звеньев у которого начальные и конечные блоки совпадают. Если некоторые блоки круговорота имеют входы, исходящие из блоков, не принадлежащих к этому круговороту или выходы, ведущие к блокам, не принадлежащим к этому круговороту, то эти блоки называются **входами в данный круговорот** или **выходами из него**. Все прочие блоки называются **внутренними блоками круговорота**. **Структура круговорота** - это перечисление всех его блоков и всех связывающих эти блоки потоков, с указанием входных и выходных потоков.

Все блоки характеризуются запасом вещества или энергией, все потоки - интенсивностями. **Запас вещества в блоке** измеряется в единицах массы на единицу площади (г/м$^2$ или т/га), интенсивность - в единицах массы на единицу площади за

единицу времени (сутки, месяц, год). **Режимом функционирования блока** называется функциональная зависимость его запасов от времени. **Режимом функционирования потока** называется функциональная зависимость его интенсивности от времени.

**Режимы биотического круговорота.** Можно выделить стационарный, периодический, переходный и случайный режимы биотического круговорота.

**Стационарный режим** характеризуется тем, что интенсивности всех потоков и запасы субстанции во всех блоках остаются постоянными, т.е. в каждом блоке системы расход субстанции равен ее приходу. Идеальный стационарный режим в природе не существует. В любой период времени происходят флюктуации запасов в блоках и интенсивностей потоков. Лишь за период 5-6 лет средние значения остаются постоянными во времени.

**Периодический режим** характеризуются тем, что изменение всех параметров происходит периодически. При периодическом режиме в среднем по периоду все параметры остаются постоянными.

**Переходный режим** устанавливается в тех случаях, когда экосистема переходит от одного длительного состояния функционирования к другому. Причины перехода могут быть разными. Переход от одного периодического режима к другому обычно связан с медленным изменением физико-географических или климатических факторов. К таким «медленным» изменениям относятся: отступление ледников, опускание и поднятие суши, осушение морей. Кроме того, экосистемы могут переходить от нулевого функционирования к некоторому ненулевому например, зарастание пожарищ, заселение искусственных водоемов, первичное образование и эволюция экосистем на скалах или, наоборот - к нулевому функционированию, т.е. гибели экосистемы например, отравление водоемов, эрозия почв под влиянием неразумной деятельности человека.

**Случайный режим** функционирования устанавливается в тех случаях, когда случайная составляющая климатических условий бывает особенно резко выражена, например, когда количество осадков от года к году сильно меняется. В таких случаях может происходить осушение болот или заболачивание лугов, резкое изменение акватории озер, обмеление рек.

Системный подход к изучению биологического круговорота и функционирования экосистем разработанный А.А. Ляпуновым с участием А.А. Титляновой был в дальнейшем использован для разработки методологии изучения продукционно-деструкционных процессов в травяных экосистемах (Ляпунов, Титлянова, 1971, 1974).

Все процессы преобразования можно грубо разбить на три группы, каждая из которых характеризуется определенным типом зависимости интенсивности процесса от запаса вещества в блоке источнике (т.е. в блоке, откуда выходит вещество или продукт его преобразования) и в блоке приемнике (т.е. в блоке, куда входит вещество или продукт его преобразования).

*I группа.* Интенсивность процесса может быть принята пропорциональной запасу соответствующего вещества в блоке-источнике. Например, количество образующейся в единицу времени ветоши пропорционально запасу зеленой фитомассы; количество минерализующейся в единицу времени подстилки пропорционально запасу подстилки.

*II группа.* Интенсивность процесса пропорциональна запасу соответствующего вещества в блоке-приемнике. Например, количество органического вещества, отчуждаемого в единицу времени из блока «растение» в блок «животные»,

пропорционально запасу органического вещества в блоке «животные» в том случае, когда пища находится в избытке, а количественный видовой состав блока «животные» остается постоянным.

*III группа.* Интенсивность процесса принимается пропорциональной произведению запасов соответствующих веществ в блоке-источнике и блоке-приемнике. Это имеет место в схеме жертва-хищник, когда жертва находится в недостатке.

Таким образом, интенсивность каждого процесса может быть представлена в первом приближении в виде произведения двух или трех членов некоторого фактора интенсивности и запаса вещества, хранимого в блоке-источнике или блоке-приемнике или же в обоих этих блоках одновременно. Фактор интенсивности представляет собой интенсивность потока, продуцируемого (или потребляемого) единицей количества вещества в блоке источнике (или блоке- приемнике). Например, количество ветоши, образуемой в единицу времени 1 граммом зеленой фитомассы; количество углекислого газа, образуемого в единицу времени 1 граммом минерализующейся подстилки; количество фитомассы, потребленной в единицу времени 1 граммом фитофага, и т.д.

Фактор интенсивности является функцией набора параметров, влияющих на процесс, и поэтому меняется с течением времени. С течением времени может меняться также состояние вещества в блоках, а следовательно, будет меняться фактор интенсивности процесса и сама интенсивность процесса. Изменение интенсивности одного процесса влечет за собой изменение интенсивности сопряженных процессов.

Для полного описания круговорота в экосистеме необходимо было найти все факторы интенсивности для определенного времени, а также типа их изменений во времени. В дальнейшем факторы интенсивности использовались при оценке работы экосистемы во времени или сравнения работы различных экосистем за один и тот же промежуток времени, например, год.

Круговорот углерода в экосистеме представляет собой совокупность продукционных, деструкционных процессов и процессов ресинтеза органических соединений. Под продукционным процессом понимается сочетание процессов, приводящих к созиданию растительного органического вещества. Деструкционные процессы включают в себя процессы отмирания растений или их отдельных частей, образования мортмассы и распада последней до простых минеральных веществ. Процесс ресинтеза - это совокупность процессов, приводящих к образованию новых органических соединений из продуктов переработки растительного вещества. К ним относятся соединения, строящие ткани гетеротрофов и органическое вещество почвы.

# Глава 2

## Методики исследования биотического круговорота на основе системного подхода

За последние десятилетия выработана методология изучения продукционно-деструкционных процессов, включающая в себя следующие основные принципы.

**Первым методологическим принципом** изучения является создание полной системы наших качественных представлений о совокупности продукционно-деструкционных процессов.

В продукционном звене создается чистая первичная продукция системы как результат фотосинтеза и процессов дыхания растений: NPP = Ph – Resp, где NPP — чистая первичная продукция, Ph — интенсивность фотосинтеза, Resp - интенсивность дыхания автотрофов.

Продукция расходуется в экосистеме по нескольким направлениям. В общем виде за определенный промежуток времени NPP = ΔB+ΔM+C+S, где ΔB - увеличение массы живых органов, ΔM - та часть NPP, которая, пройдя через стадию живой фитомассы, превратилась за этот же отрезок времени в мортмассу, C - доля NPP, потребленная фитофагами, S - доля NPP, представленная корневыми выделениями и продукты вымываемые осадками из надземной фитомассы.

Процессы деструкции, начинающиеся с отмирания фитомассы, т.е. с образования мортмассы и продолжающиеся процессами разложения последней, неразрывно связаны с ресинтезом.

Исследования, посвященные продукционно-деструкционным процессам, могут касаться любого звена круговорота углерода. Первый методологический принцип требует точного представления о месте этого звена в общей схеме и знаний об источниках углерода и энергии для осуществления изучаемых процессов.

**Вторым методологическим принципом** является выделение и точное употребление тех количественных характеристик, которыми описывается круговорот. Таких характеристик всего четыре - две основные и две производные.

1. **Запас вещества Q** (фитомасса, мортмасса, зоомасса, гумус и т.д.) измеряется в единицах массы на единицу площади, предпочтительнее в *г/м*$^2$.
2. **Интенсивность процесса I** (фотосинтез, дыхание, продукция, минерализация гумуса и т.д.) измеряется в единицах массы на единицу площади за единицу времени, предпочтительнее в *г/м*$^2$**год*. Продукция есть интенсивность процесса, поэтому она не может измеряться ни в *г*, ни в *г/м*$^2$, а только в *г/м*$^2$ за единицу времени -сутки, месяц, год (в зависимости от целей исследования).
3. **Удельная скорость процесса** f = I/Q показывает, как быстро работает (фотосинтез, дыхание) или превращается (минерализация, гумификация) 1 г вещества; измеряется в единицах, обратных времени - *год*-$^1$.
4. **Время оборота вещества** τ = Q/I показывает, как долго происходит оборот углерода (или азота, фосфора и т.д.); измеряется в единицах времени.

Чрезвычайно важно каждый раз писать, какие объекты и характеристики рассматриваются и приводить размерность. К сожалению, некоторые статьи приходится разгадывать, как головоломки, ибо термины не объясняются и размерности отсутствуют.

**Третьим методологическим принципом** является установление режима круговорота. Режим может быть стационарным, периодическим или переходным. Характеризуется он равенством или неравенством NPP и $Resp_h$ (h – гетеротрофы), а также Iin и Iout (Iin - вход вещества в экосистему, Iout - выход из нее).

**Четвертым методологическим принципом** является правильное установление положения, занимаемого экосистемой в широтном или долготном ряду зональности и на катене. Грубо говоря, зональная позиция определяет количество солнечной энергии, получаемое экосистемой и количество влаги поступающей в экосистему с атмосферными осадками, от чего зависят, в свою очередь, интенсивности продукционно-деструкционных процессов (Титлянова, 1988).

Катенная позиция определяет количество влаги, получаемое данной экосистемой, за счет воды поступающей с верхних позиций катены. В связи с этим сравнительный анализ их может проводиться либо для катен разных зон, либо для разных экосистем одной катены, либо для экосистем разных катен, но занимающих на катене аналогичные позиции.

Выполнение этих четырех методологических принципов гарантирует сравнимость материалов, полученных различными исследователями, создает базу для понимания между учеными разного профиля, ликвидирует неясности и разночтения, связанные с путаницей в терминологии или с неадекватным применением терминов и понятий. В своей работе мы пользовались широко принятой системой терминологии и обозначений (табл. 1).

Как было указано выше, первичная продукция травяных экосистем складывается из продукции надземных и подземных органов растений. Наиболее простым и старым способом определения величины ANP является оценка по величине запаса зеленой фитомассы в период ее максимального развития - Gmax.

Такая оценка далека от действительности. Ясно, что в любой момент вегетационного сезона некоторая часть зеленой фитомассы уже отмерла (перешла в ветошь и частично в подстилку), а некоторая еще будет образована в связи с появлением новых листьев и побегов.

Таким образом, величина Gmax не равняется величине ANP и принципиально не может быть приравнена к ней. Как было указано выше, первичная продукция травяных экосистем складывается из продукции надземных и подземных органов растений. Наиболее простым и старым способом определения величины ANP является оценка по величине запаса зеленой фитомассы в период ее максимального развития - Gmax.

Такая оценка далека от действительности. Ясно, что в любой момент вегетационного сезона некоторая часть зеленой фитомассы уже отмерла (перешла в ветошь и частично в подстилку), а некоторая еще будет образована в связи с появлением новых листьев и побегов.

Таблица 1.

Термины и обозначения

| **Термины** | **Символы** |
|---|---|
| **Запас, г/м$^2$** | |
| Зеленая фитомасса | G |
| - максимальный запас | Gmax |
| - средний запас за сезон | Gav |
| Многолетние живые надземные органы | Pr |
| Надземная фитомасса | G +Pr |
| Живые подземные органы | B |
| Фитомасса - живые органы | G +Pr+B |
| Ветошь - пожелтевшие листья и побеги, стоящие на корню | D |
| Подстилка - опавшие мертвые растения и их органы | L |
| Надземная мортмасса | D + L |
| Мертвые подземные органы, подземная мортмасса | V |
| Мортмасса | D + L + V |
| Растительное вещество | G + Pr + D + L + B + V |
| **Интенсивность процесса, г/м$^2$*год** | |
| Надземная первичная продукция | ANP |
| Подземная первичная продукция | BNP |
| Первичная продукция | NPP = ANP + BNP |
| Разложение подстилки | AM |
| Разложение подземных растительных остатков | BM |

Таким образом, величина Gmax не равняется величине ANP и принципиально не может быть приравнена к ней.

Нами в соответствии с теоретическими положениями указанными выше была разработана методика определения полной величины ANP с применением балансовых уравнений (Мордкович и др., 1985).

Для надземного яруса уравнения выглядят следующим образом.

$$\Delta G = G2 - G1 + \Delta D$$

$$\Delta D = D2 - D1 + \Delta L$$

$$\Delta L = L2 - L1 + \Delta M$$

Искомая величина ANP равняется сумме приростов G за определенный срок, то есть,

$$ANP = \Sigma\ \Delta G$$

Для надземной фитомассы символы Gn, Dn, Ln - обозначают запасы на определенный срок (где n – срок).

Символы ΔG, ΔD, ΔL - обозначают приращение запасов за срок от n до n+1.

Для определения чистой подземной продукции (BNP) используются следующие балансовые уравнения.

$\Delta B = B2 - B1 + \Delta V$

$\Delta V = V2 – V1 + \Delta W$

где ΔB - прирост живых подземных органов растений, ΔV - отмирание живых подземных органов растений, ΔW - минерализация мертвых подземных органов растений.

Искомая величина BNP равняется сумме приростов B за сезон, то есть

$BNP = \Sigma \Delta B$

$NPP = ANP + BNP$

Настоящая методика позволяет определить с известной ошибкой величины ANP и BNP, однако данный метод требует большого количества повторностей для каждого срока учета. В течение сезона G, D, L определяется 5 раз (обычно один раз в месяц) в 10 повторностях.

Величины ΔD и ΔV определяются 4 раза в сезон в 10 повторностях. Общее число проб надземной фитомассы за сезон составляет 230 проб.

В зависимости от структуры и полноты травостоя размеры площадок могут быть разные. Обычно для травяных экосистем мы использовали площадки 50*50 см.

Подземная фитомасса (B и V) определяется 5 раз в сезон в 10 повторностях и ΔV и ΔW определяется 4 раза за сезон в 10 повторностях. Отбор подземной фитомассы производится пробоотборником, размером 1 $дм^3$ в центре площадки. Глубина отбора почвенных проб может быть разной в зависимости от глубины распространения корней. Достаточная глубина отбора образцов 50 см.

Большинство исследователей отбирает монолиты до 30 см. Общее количество проб для определения ANP и BNP определенной экосистемы за сезон составляет 410.

Обработка проб включает разборку живой фитомассы по видам, отмывку L, отмывку общей массы подземных органов от почвы и разделение «корней» на живые и мертвые в лабораторных условиях.

Такую огромную работу могут выполнить 5 человек работающих в весенне-летне-осенний сезон (с апреля по сентябрь) в поле и не менее трех месяцев зимой в камеральных условиях. Если имеется несколько точек, где надо определить ANP и BNP, то применить вышеизложенную методику просто невозможно, не хватит ни времени, ни людей.

В связи с этим был предложен упрощенный метод оценки ANP и BNP, «метод минимальной оценки», дающий приближенные величины ANP и BNP, которые всегда ниже величин, определенных по полной программе (Титлянова, 1977).

Метод минимальной оценки состоит в том, что одно из приращений ΔG, ΔD, ΔL в надземной и ΔB, ΔV или ΔW в подземной части фитоценоза полагается равным нулю.

В начале исследований продукционного процесса (1950-1960 годы) обычно определяли динамику запасов G и (B+V).

При этих исследованиях за величину ANP принимался запас Gmax в надземной части фитоценоза (табл. 2). За величину BNP принималась разница между максимальными и минимальными запасами (B + V). При сравнении методов оценки ANP, видно, что величина ANPreal может превосходить Gmax более чем в два раза.

Таблица 2.

Подземная и надземная продукция в экосистеме вейникового луга (Бараба), определенная разными методами, г/м$^2$*год

| **Метод** | **Показатель** | **Величина показателя** |
|---|---|---|
| | | **ANP** |
| Максимальный запас | Gmax | 181 |
| Минимальная оценка | ANPmin | 213 |
| Балансовый | ANPreal | 387 |
| | | **BNP*** |
| Определение разницы максимальных и минимальных запасов | (B+V)max – (B + V)min | 544 |
| Минимальная оценка | BNPmin | 915 |
| Балансовый | BNPreal | 1910 |

*определение BNP проводилось в слое от 0-40 см

При оценке BNP различными методами видно, что величина BNP определенная как разница между максимальными и минимальными величинами (B+V) в 2 раза ниже, чем определенная методом минимальной оценки и в 4 раза ниже, чем определенная балансовым методом. Как показывает таблица 2, оценка ANP и BNP зависит от метода их определения.

Если учитываются только запасы надземной и подземной фитомассы - оценки самые низкие, если учитывается только часть приращений запасов - оценки промежуточные, и только при учете в динамике всех запасов в надземной и подземной фитомассе и всех приращений этих запасов - оценка максимальная и наиболее близка к действительности.

Весь вышеизложенный материал показывает, как теоретические положения системного подхода к различным объектам привели к разработке метода оценки полной чистой первичной продукции в травяных экосистемах (Титлянова, 1977). Метод был проверен на стационаре Карачи.

# Глава 3

## Изучение продуктивности фитоценозов и круговорота химических элементов в экосистемах на стационаре Карачи

Стационар Карачи был организован в 1966 году в Барабинской низменности Новосибирской области. Данный стационар принадлежал к сети стационаров МБП (Международная Биологическая Программа). На стационаре исследовались - структура, функционирование и эволюция биогеоценозов. Впервые в нашей науке было решено соединить изучение абиотических потоков химических элементов с биотическими потоками тех же элементов. Практически всеми работами на стационаре руководила профессор Н.И. Базилевич.

Одной из тем научной работы являлось изучение абиотических и биотических потоков химических элементов.

К абиотическим потокам относятся:

- поступление химических веществ с атмосферными осадками,
- поступление и вынос химических веществ с водами поверхностного стока,
- поступление и вынос химических веществ с водами внутрипочвенного бокового стока,
- вынос химических веществ из почвы в подпочву с нисходящими гравитационными растворами,
- вынос химических веществ из почвы в грунтовые воды с нисходящими гравитационными растворами,
- поступление и вынос химических веществ с потоками почвенно-грунтовых вод,
- поступление химических веществ из почвенно-грунтовых вод в подпочву и из подпочвы в почву с восходящими растворами,
- поступление химических веществ из подпочвы в почвенно-грунтовые воды.

Общее чисто абиотических потоков 12, из них экспериментально определены 9. В водах всех этих потоков определялись биофильные элементы - азот, фосфор, калий, кальций, натрий, хлор, железо, алюминий, марганец и часть микроэлементов. Данным направлением руководила профессор Н.И. Базилевич.

К биотическим потокам относятся: фотосинтез, дыхание надземных органов растений, дыхание подземных органов растений, транслокация веществ из листьев в корни, поглощение химических элементов корнями растений из почвы, транслокация химических веществ из подземных органов в надземные, вымывание химических веществ атмосферными осадками из надземных органов, корневые выделения в почву, отмирание надземных органов растений, отмирание подземных органов растений, переход ветоши в подстилку, минерализация мертвых надземных и подземных растительных остатков, гумификация мертвых надземных и подземных растительных остатков, минерализация мертвых подземных растительных остатков, минерализация гумуса. Итого 16 биотических потоков, интенсивности 11 потоков были определены экспериментально, интенсивности 5-ти потоков были вычислены исходя из литературных данных. Работами в этом направлении руководила А.А. Титлянова. В результате проведения специальных опытов

по определению полной продукции, которые продолжались 3-4 года были получены величины ANP, BNP, NPP для четырех экосистем (табл. 3)

Таблица 3.

Чистая первичная продукция травяных экосистем на катене Карачи, т/га*год (воздушно сухое вещество)

| **Экосистема** | **ANP** | **BNP** | **NPP** | **BNP/ANP** | **Авторы исходных данных** |
|---|---|---|---|---|---|
| Разнотравно-бобово-злаковая степь на черноземе обыкновенном | 3,3 | 8,3 | 11,6 | 2,5 | Шатохина, 1976 |
| Злаково-бобовая-разнотравная степь на черноземе обыкновенном | 4,2 | 10,9 | 15,1 | 2,6 | Шатохина, 1976 |
| Разнотравно-бобово-вейниковый луг на черноземо-луговой солонцевато-солончаковатой почве | 4,4 | 23,6 | 28,0 | 5,4 | Титлянова, 1977 |
| Болото светлухово-осоково-вейниковое на торфяно-болотной слабосолочаковой почве | 11,8 | 67,0 | 78,8 | 5,7 | Шатохина, Вагина, 1976 |

Впервые была оценена полная чистая первичная продукция, прирост подземных органов растений учитывался в слое почвы 0-50 см. Указанная выше методика позволяющая оценить реальную величину чистой первичной продукции была применена в четырех экосистемах: расположенные на вершине гривы - 2 степи, экосистема в транзитной позиции - вейниковый луг, и болото, лежащее в аккумулятивной позиции.

Для остальных шести экосистем расположенных на катене Карачи для определения величины чистой первичной продукции применялся метод минимальной оценки (Вагина, Шатохина, 1976).

Надземная продукция **ANP** в этом ряду экосистем изменялась от степи к болоту - от 3,3 до 11,8 т/га*год. Подземная продукция **BNP** увеличивалась в том же направлении - от степи к болоту от 8,3 до 67,0 т/га*год. Величина **NPP** изменялась соответственно от 11,6 до 78,8 т/га*год, т. е. в 7 раз. Поскольку все четыре экосистемы были расположены на одной катене в одних климатических условиях, все изменения величин продукции были связаны с количеством воды в почвах данной экосистемы. Степи, находящиеся в элювиальной позиции, теряли влагу за счет скатывания дождевых вод и снега. Луг, находящийся в трансэлювиальной позиции, как получал, так и терял воду за счет поверхностного стока, но был увлажнен значительно сильнее, чем степь. Болото, расположенное в аккумулятивной позиции, получало воду, как за счет осадков, так и за счет поверхностного стока. Следовательно, величина продукции определялась тем количеством воды, которое находилось в почве данной экосистемы. Основной частью

продукции являлась подземная - отношение BNP/ANP изменялось от 2,5 до 6,0 и увеличивалось с увлажнением.

Впервые в рамках МБП были получены величины чистой первичной продукции близкие к реальным. Оказалось, что продукция травяных экосистем очень высока за счет прироста подземных органов растений и превосходит продукцию лесов. Полученные данные были совершенно новыми и вызывали большие сомнения, как у ботаников, так и у физиологов растений.

Однако, в тоже время, близкие к нашим данным были получены американскими экологами для прерий Северной Америки.

Для оценки чистой первичной продукции травяных экосистем, расположенных на различных широтах и долготах, требовалось провести длительные (не менее трех лет) опыты в разных странах и различных типах травяных экосистем.

В вышеописанных опытах в биотических потоках определялись те же элементы, что и в абиотических. В целом был получен огромный эмпирический материал. Рассмотрев отдельные стороны движения элементов, была создана блок-схема функциональной модели обменных процессов (Титлянова, Базилевич, 1976).

На основании изученности биотических и абиотических процессов были созданы функциональные модели обменных процессов для пяти экосистем:

- луговая разнотравно-злаковая степь на черноземе обыкновенном,
- разнотравно-пырейно-типчаковая солонцеватая степь на среднестолбчатом солонце лугово-степном,
- разнотравно-бобово-вейниковый луг на черноземно-луговой солонцевато-солончаковатой почве,
- солончаковый бескильницевый луг на корковом солонце луговом,
- болото светлухово-осоково-вейниковое на торфяно-болотной слабосолончаковой почве.

При характеристике запасов или поступлении химических элементов в растения рассматриваются отдельно углерод, азот и совокупность всех остальных элементов в целом *M*.

В пределах каждой экосистемы выделены следующие блоки: атмосфера - A, надземная зеленая фитомасса - G, подземная фитомасса (живые корни и другие подземные органы растений) - B, мертвые надземные растительные остатки: ветошь - D , подстилка – L; мертвые подземные растительные остатки - V, почва - Sl, подпочва - Sl', грунтовые воды - W.

Анализ функциональных моделей исследованных экосистем позволяет высказать несколько общих положений об их функционировании.

***Биотический круговорот***, включая в себя транспортные процессы, формируется, в основном, процессами преобразования, т.е. процессами синтеза органических и органоминеральных соединений, их трансформации, ресинтеза и распада до более простых соединений. Совокупность процессов преобразования замыкает миграцию химических элементов в пределах элементарного биогеоценоза. Абиотические процессы, включающие в себя процессы преобразования, являются, в основном, транспортными

процессами и играют главную роль в миграции веществ, которая связывает между собой элементарные биогеоценозы.

Каждый химический элемент (или любая совокупность элементов) участвует как в биотических, так и в абиотических процессах. Можно ввести ряд биогеоценотических интегральных показателей, характеризующих роль биотических и абиотических процессов в миграции любого элемента (или совокупности элементов). Такими интегральными показателями могут служить соотношения суммы интенсивностей абиотических (входных или выходных) процессов к интенсивности процесса поглощения данного элемента фитоценозом (т.е. поступление в блок продуцентов).

Проводя условную нижнюю границу биогеоценоза по линии раздела почва - подпочва мы должны учесть

**из входных абиотических процессов** только следующие:

- поступление химических элементов с атмосферными осадками,
- поступление химических элементов с водами поверхностного стока,
- поступление химических элементов с водами внутрипочвенного бокового стока,
- поступление химических элементов из подпочвы в почву с восходящими пленочно-капиллярными растворами;

**из выходных абиотических процессов:**

- вынос химических элементов из почвы с водами поверхностного стока,
- вынос химических элементов с водами внутрипочвенного бокового стока,
- вынос химических элементов из почвы в подпочву с нисходящими гравитационными растворами.

Тогда сумма интенсивностей абиотических входных потоков будет охватывать общий вход абиотических процессов в ту или иную экосистему, а суммой интенсивностей абиотических выходных потоков является общий выход абиотических процессов.

Процессом поступления углерода в фитоценоз будем считать фотосинтез за вычетом дыхания растений и процессом поступления азота и суммы минеральных элементов - поглощение их подземными органами растений из почвы. Тогда интенсивность биотического процесса для углерода будет равна чистой первичной продукции фитоценоза, а для азота и суммы минеральных элементов - поглощение химических веществ подземными органами растений из почвы.

Биогеоценотическими интегральными показателями абиотичности (К) для углерода будут значения следующих отношений:

1) К для Саб (для входных процессов) равен общему входу абиотических потоков, деленный на сумму надземной и подземной чистой первичной продукции.

2) К для Сбиот (для выходных процессов) равен общему выходу абиотических процессов, деленному на сумму надземной и подземной чистой первичной продукции.

Соответственно для азота:

1) К для Nаб (для входных процессов) равен общему входу абиотических потоков, деленный на поглощение азота подземными органами растений из почвы.

2) К для Nбиот (для выходных процессов) равен общему выходу абиотических потоков, деленному на поглощение азота подземными органами растений из почвы.

Соответственно для суммы минеральных элементов:

1) К для Маб равен общему входу абиотических потоков, деленный на поглощение минеральных элементов подземными органами растений из почвы.

2) К для Мбиот равен общему выходу абиотических потоков, деленный на поглощение минеральных элементов подземными органами растений из почвы.

Данные, приведенные в таблице 4, позволяют определить степень биотичности или абиотичности любого выбранного процесса.

Таблица 4.

Показатели абиотичности

| **Показатель** | **Луговая степь** | **Солонцеватая степь** | **Вейниковый луг** | **Бескильницевый луг** | **Травяное болото** |
|---|---|---|---|---|---|
| К для С аб | 0,005 | 0,003 | 0,047 | 0,170 | 0,140 |
| К для С б | 0,023 | 0,011 | 0,070 | 0,140 | 0,00 |
| К для N аб | 0,013 | 0,013 | 0,090 | 0,340 | 0,035 |
| К для N б | 0,023 | 0,023 | 0,080 | 0,290 | 0,00 |
| К для М аб | 0,084 | 0,072 | 0,145 | 0,860 | 0,630 |
| К для М б | 0,100 | 0,056 | 0,350 | 0,530 | 0,002 |

***Элементы-биофилы углерод (С) и азот (N)***, участвующие в процессах преобразования, задерживаются биологическим круговоротом в пределах биогеоценоза. Их абиотичность исключительно низка. Совокупность минеральных элементов включается в транспортные процессы и принимает большое участие в обмене между биогеоценозами - их абиотичность выше, чем у С и N.

***Чем ближе к стационарному состоянию*** приближается биогеоценоз, тем более замкнутым становится его биологический круговорот и тем меньшую роль в миграции играют абиотические процессы. Климаксовые биогеоценозы характеризуются наибольшей замкнутостью биологического круговорота и наименьшей степенью абиотичности.

Гипотеза подтверждается данными таблицы 4. Для экосистем луговой и солонцеватой степей показатели абиотичности лежат в пределах тысячных и сотых. Для нестационарного биогеоценоза вейникового луга показатели абиотичности составляют сотые и десятые. Для неустойчивых биогеоценозов бескильницевого луга и травяного болота показатели абиотичности не опускаются ниже десятых у углерода, приближаются

к 0,3-0,4 у азота и составляют больше 0,5 у минеральных элементов. Естественно, что показатели абиотичности, учитывающие выходные потоки по углероду, азоту и минеральным элементам в биогеоценозе болота близки или равны нулю в связи с тем, что этот биогеоценоз является аккумулятивной экосистемой, и вынос химических веществ из него практически отсутствует.

Различные подсистемы биогеоценоза могут достигать различной ***степени стационарности***. Биологический круговорот может быть уже близок к стационарному состоянию (приход вещества в каждый блок равен выходу), а система обменных процессов в почве будет находиться в переходном режиме (например, прогрессирующее засоление и рассоление почвы). Полученные результаты заставляют отказаться от упрощенного представления о состоянии биогеоценоза в целом и, для каждой подсистемы, находить характерные времена трансформаций и сукцессий.

Если в различных подсистемах биогеоценоза интенсивность процессов не сбалансирована и знаки баланса противоположны, то ***система биогеоценоза в целом является неустойчивой во времени***. Так, например, если грунтовые воды засоляются, а почва рассоляется, то изменение уровня грунтовых вод может изменить в почве знак баланса на обратный, и почва начнет засоляться. Засоление почвы вызовет перестройку видового состава фитоценоза, что в свою очередь отразится на интенсивности процессов биологического круговорота. Такая неустойчивость во времени характерна для полугидроморфных и гидроморфных биогеоценозов межгривных равнин, в отличие от устойчивых экосистем луговой степи.

Таким образом, устойчивость экосистемы связана с соотношением интенсивностей биотических и абиотических процессов. Чем ниже показатели абиотичности, тем устойчивее биогеоценоз и меньше норма его реакции на изменение условий окружающей среды. В работах Карачинского стационара по МБП были разработаны новые методики для определения интенсивностей, как для абиотических, так и для биотических процессов. Эти новые методики позволили соединить в одну систему биотические и абиотические процессы и показать степень устойчивости изученных экосистем. Результаты исследований были новыми для экологии 1960-х годов и вызвали интерес мировой экологической науки. Комитет МБП предложил руководителям работ Н.И. Базилевич и А.А. Титляновой написать сводные работы по продуктивности и круговороту химических элементов в травяных экосистемах не только изученных данными авторами, но и другими исследователями травяных экосистем Европы, Азии, Северной и Южной Америк. Статьи этих авторов включены в серию книг International Biological Programme (IBP) том 18 и том 19 (Titlynova, Bazilevich, 1979; Bazilevich, Titlynova, 1980).

Работа на Карачинском стационаре проводилась сотрудниками ИПА СО АН СССР, ЦСБС СО АН СССР, а также учеными Почвенного института им. В.В. Докучаева и сотрудниками Московского и Новосибирского государственных университетов. По итогам работ Карачинского стационара опубликованы книги - Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, том 1- Биогеоценозы и их компоненты (1974) и том 2 - Биогеоценотические процессы (1976).

# Глава 4

## Изучение продуктивности различных травяных экосистем

Данные о величинах надземной и подземной продукции, полученные на стационаре Карачи, явились очень интересными характеристиками круговорота в изученных экосистемах, но не стали общими характеристиками для аналогичных или близких экосистем расположенных в другой географической точке. Требовалось провести оценки этих величин по созданной методике (минимальная оценка) в других географических областях СССР. Были выбраны четыре степи, на заповедных участках которых, проводилось определение величин надземной и подземной продукции травостоев. Луговая степь изучалась в Курской области, Стрелецкая степь (51° с.ш., 36° в.д.) под руководством Н.И. Базилевич (1988). Настоящие степи находились в трех географических точках: 1) Казахстан, Шортанды (51°с.ш., 70°в.д.), изучалась сотрудниками ИПА СО АН СССР под руководством Н.Г. Шатохиной (1988), 2) Хакасия (53° с.ш., 91° в.д.) Ф.И. Хакимзяновой (1988), 3) Забайкалье, Харанор (50° с.ш., 116° в.д.) - сотрудниками ИГ СО АН под руководством В.А. Снытко (1988). Полученные данные приведены в таблице 5.

Работы по определению чистой первичной продукции (NPP) в травяных экосистемах по методике А.А. Титляновой начались одновременно в Барабинской низменности и в Забайкалье в 1969 г. и закончились в Карачах в 1972 г., а в Забайкалье 1974 г. Цикл работ в Хакасии был проведен с 1973 по 1976 гг., в Казахстане с 1976 по 1980 гг., в Курской области с 1980 по 1983 гг.

В течение 14 лет была определена чистая первичная продукция различных экосистем (луговые степи, настоящие степи). Эти данные полностью сравнимы между собой, поскольку получены в пространстве 50°-54° с.ш. и 36°-116° в.д. по единой методике.

В данном пространстве максимальный запас зеленой фитомассы изменяется от 6,0 т/га в Курской области (луговая степь) до 1,0 т/га в Казахстане (настоящая степь, вершина увала) и составляет, в среднем, 2,2 т/га воздушно сухого вещества.

Запас живых подземных органов растений в слое почвы 0-50 см изменялся от 9,6 т/га в Забайкалье (настоящая степь, северный склон) и Курской степи (луговая степь) до 22,0 т/га в Казахстане (Шортанды, настоящая степь), составляя, в среднем по изученному ряду экосистем 15 т/га.

Продукция надземной фитомассы изменяется от 10,2 т/га*год в Курской области (луговая степь) до 1,5 т/га*год в Забайкалье (настоящая степь, северный склон сопки), составляя, в среднем, 3,8 т/га*год.

Продукция подземной фитомассы изменяется от 26,8 т/га*год в Курской области (луговая степь) до 11,6 т/га*год в Хакасии (Койбальская настоящая степь, средняя часть южного склона), составляя, в среднем, 17,9 т/га*год.

Подземная продукция превосходит надземную почти в 6 раз. Это отношение значительно меняется, составляя в луговой степи Курской области 2,6 и 9,6 в настоящей степи Забайкалья.

Полная чистая первичная продукция фитомассы (NPP) изменяется от 37,0 т/га*год в Курской области (луговая степь) до 15,2 т/га*год в Хакасии (Койбальская, настоящая степь), составляя, в среднем, 22,8 т/га*год воздушно сухого вещества.

Изученные экосистемы лежат в пределе долгот от 36°-116° в.д. На этом пространстве меняется климат, который характеризуется изменением температур и количеством осадков. Так, в Курске, среднегодовые осадки составляют 580 мм, среднегодовая температура +5,6°С, в Хараноре среднегодовые осадки составляют 340 мм, среднегодовая температура -2,7°С.

Таблица 5.

Характеристика продукционного процесса в различных травяных экосистемах

| **Тип экосистемы** | **Стрелецкая степь** | **Луговые степи, вершина гривы, т.12** | **Солонцеватая степь, вершина гривы, т.31** | **Остепненный луг, верхняя часть склона гривы, т.32** | **Настоящая степь, верхняя часть склона** | **Настоящая степь, вершина холма** | **Настоящая степь, средняя часть южного склона** | **Настоящая степь, северный склон** | **Настоящая степь, южный склон** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Координаты | 51° с.ш., 36° в.д. | 54° с.ш., 75° в.д. | 54° с.ш., 75° в.д. | 54° с.ш., 75° в.д. | 50° с.ш., 70° в.д. | 50° с.ш., 70° в.д. | 53° с.ш., 91° в.д. | 50° с.ш., 116° в.д. | 50° с.ш., 116° в.д. |
| Местоположение | Курская область | Барабинская низменность, Карачи | Барабинская низменность, Карачи | Барабинская низменность, Карачи | Казахстан, Шортанды | Казахстан, Шортанды | Хакасия, Койбальская степь | Забайкалье, Харанор | Забайкалье, Харанор |
| Почва | чернозем типичный тяжело суглинистый | чернозем обыкновенный | лугово-степной средний солонец | лугово-степной глубокий солонец | лугово-черноземная | чернозем карбонатный | чернозем южный солонцеватый | чернозем мучнисто-карбонатный маломощный | чернозем мучнисто-карбонатный солонцеватый |
| G max запас зеленой фитомассы, т/га | 6,0 | 3,1 | 1,8 | 2,0 | 1,4 | 1,0 | 1,9 | 1,1 | 1,7 |
| B средний запас живых подземных органов растений т/га, | 9,6 | 15,2 | 17,2 | 16,8 | 22,0 | 14,9 | 18,2 | 9,6 | 10,8 |
| ANP, т/га*год | 10,2 | 3,6 | 2,8 | 4,2 | 3,8 | 2,3 | 3,6 | 1,5 | 2,5 |
| BNP, т/га*год | 26,8 | 18,3 | 23,5 | 20,0 | 23,1 | 15,9 | 11,6 | 14,4 | 17,5 |
| NPP, т/га*год | 37,0 | 21,9 | 26,3 | 24,2 | 26,9 | 18,2 | 15,2 | 15,9 | 20,0 |
| Отношение BNP/ANP | 2,6 | 5,1 | 8,4 | 4,8 | 6,1 | 6,9 | 3,2 | 9,6 | 7,0 |
| Авторы | Базилевич и др., 1988 | Титлянова, Шатохина, 1976 | Вагина, Шатохина, 1976 | Вагина, Шатохина, 1976 | Мордкович, Шатохина, Титлянова, 1985 | Мордкович, Шатохина, Титлянова, 1985 | Хакимзянова, 1988 | Снытко, Нефедьева, Дубынина, 1988 | Снытко, Нефедьева, Дубынина, 1988 |

Всем известно, чем теплее и влажнее, тем лучше растет трава. Можно было бы ожидать, что надземная продукция будет последовательно уменьшаться от Курской области к Забайкалью, однако такой последовательности не наблюдается. Надземная продукция в Курской области в 4 раза выше, чем в Забайкалье, однако, последовательного ряда уменьшения величины ANP в ряду от Курска до Забайкалья не наблюдается.

Еще сложнее обстоит дело с подземной продукцией – величина BNP в изученном ряду также максимальна в луговой степи Курской области, но минимальна не в Забайкалье, а в Хакасии. От Курска до Забайкалья величина BNP то повышается, то понижается. Следовательно, кроме климатических условий имеются другие факторы, определяющие продукцию травяных экосистем. К таким факторам относятся - положение экосистемы в рельефе от элювиальной позиции к аккумулятивной, от свойств почвы и от экспозиции экосистемы на повышенных элементах рельефа. Ярким примером влияния экспозиции и почвы являются три экосистемы расположенные в одной географической точке (Карачи) и находящиеся на двух катенах - незасоленной и засоленной. На незасоленной катене в элювиальной позиции (вершина гривы) сформировалась луговая степь, на элювиальной позиции засоленной катены (вершина гривы) образовалась солонцеватая степь, в верхней части транзитной позиции находится остепненный луг. Три экосистемы отличаются друг от друга ботаническим составом травостоя, почвами и водным режимом. В связи с влиянием данных показателей, в этих трех системах отличаются величины ANP и BNP. Максимальная величина ANP (3,6 т/га*год) характерна для травостоя луговой степи, максимальная величина BNP (23,5 т/га*год) для солонцеватой степи. Благодаря высокой подземной продукции солонцеватая степь отличается наиболее высокой величиной NPP. Данный пример показывает, что при одном и том же климате на расстоянии метров формируются экосистемы, отличающиеся по величине NPP в 1,2 раза, ANP в 1,5 раза, BNP в 1,3 раза. Величиной ANP, близкой к ANP луговой степи (4,2 т/га*год), характеризуется настоящая степь Казахстана (3,8 т/га*год). Степь в Казахстане лежит южнее степи Барабы на 5 градусов и западнее на 4 градуса. Несмотря на то, что климат в Казахстане немного теплее и суше, величины продукции ANP луговой степи в Карачах и настоящей степи в Казахстане близки. Экосистемы с резким различием по климату (Бараба и Забайкалье) могут иметь близкие величины ANP. Следовательно, положение экосистемы в рельефе, различное свойство почвы, в том числе засоление, могут влиять на величину продукции в той же степени, как влияет континентальность климата. Это положение подтверждается при сравнении экосистем в Казахстане. Не смотря на отдельные отклонения, наблюдается увеличение отношения BNP к ANP с Запада на Восток от 2,6 до 9,6. В этом ряду имеются значительные отклонения, так в Барабинской низменности отношение BNP к ANP достигает 8,4, что связано с изменением роста растений в связи со значительной солонцеватостью почвы. Следующий случай повышения отношения BNP к ANP наблюдается в степи Забайкалья, где ухудшаются свойства почвы в связи с ее закарбоначенностью. У нас не имеется объяснения для резкого сниженного отношения BNP к ANP в Хакасии. Изменение величины BNP к ANP показывает, что чем жестче условия - меньше вегетационный сезон и больше глубина промерзания почвы, тем большая часть фитомассы сосредоточена в подземном ярусе. При полном отмирании надземной фитомассы часть подземной фитомассы остается живой. Именно подземная часть растений, корни и корневища, сохраняют жизнь травяной экосистемы при любых климатических условиях. Можно полагать, что в экстремальных условиях для сообщества эволюционно выгодно концентрировать свой основной фонд биомассы в почве — среде, более защищенной от влияния, резко меняющихся, внешних условий.

Основные идеи изучения потоков вещества и энергии в экосистеме для травяных экосистем были изложены в тексте доклада «Теоретические и экспериментальные задачи биогеоценологии» А.А. Титлянова и Н.Г Шатохина, представленного в сборнике Доклады сибирских почвоведов к X международному конгрессу почвоведов (1974).

# Глава 5

## Процесс минерализации мертвого растительного вещества

Выше рассматривался продукционный процесс в травяных экосистемах, процесс в котором создает растительное вещество. Одновременно с процессом созидания растительной массы происходит ее отмирание - создание мертвой растительной массы и её разложения. При разложении органических веществ одновременно протекают два процесса: минерализация до конечных продуктов окисления ($CO_2$, $H_2O$, N) и гумификация. Определенная часть органических соединений, перешедших за год в почву, минерализуется в течение этого же года. Другая часть, менее доступная микроорганизмам трансформируется в гумусовые вещества.

Существует два, принципиально отличающихся, метода определения величины разложения растительного вещества:

1. Одноразовое внесение растительных остатков в почву (материал, помещенный в мешочки).

2. Изучение постоянного поступления растительных остатков в мортмассу, как это происходит в природных условиях.

Первым методом определяется кинетика процесса разложения и биохимическая трансформация вещества на различных стадиях его минерализации. Метод не позволяет установить природную интенсивность процесса разложения, когда в почву в течение всего сезона поступают новые порции мертвой фитомассы.

Вторым методом (по динамике запасов и расчету баланса) оценивается природная интенсивность разложения, но не может быть выявлена кинетика этого процесса.

Естественно, что при изучении деструкции необходимо применять оба метода.

Первым методом (литературные данные) установлено: кинетика разложения характеризуется тремя фазами (быстрая, замедленная, медленная), особенности разлагающегося материала и гидротермические условия влияют на скорость разложения в быстрой фазе и не проявляются в медленной. За год разлагается около 50%, за четыре года - около 80% исходного количества.

Опыт с постоянным внесением свежих порций органического вещества в почву был поставлен в Карачах на вейниковом лугу и луговой степи Н.А. Тихомировой (1973). Результаты опыта представлены в таблице 6.

Таблица 6.

Баланс углерода при разложении подстилки

| **Статьи баланса** | **Вейниковый луг, %** | **Луговая степь, %** |
|---|---|---|
| Поступило в подстилку растительного вещества | 100 | 100 |
| Сохранилось в подстилке к концу года | 35 | 22 |
| Минерализовалось | 55 | 68 |
| Перешло в суглинок | 10 | 10 |
| Закрепилось в суглинке | 5 | 8 |
| Общая минерализация | 60 | 70 |

Результаты опыта показали, что за год минерализуется 60-70% органического вещества, поступившего в подстилку в течение года.

Динамика минерализации мертвой подземной и надземной фитомассы была изучена А.А. Титляновой (1977) в вейниковом лугу (Карачи) в 1970-1971 годах. Данные представлены в таблице 7.

Таблица 7.

Динамика минерализации мертвой подземной и надземной фитомассы, т/га за период

| **Период наблюдения** | **Разложение подстилки, ΔM** | **Разложение подземных органов растений, ΔW** |
|---|---|---|
| 05.70-06.70 | 0,34 | 5,1 |
| 06.70-07.70 | 0,89 | 3,5 |
| 07.70-08.70 | 0,22 | 5,4 |
| 08.70-09.70 | 0,48 | 9,2 |
| 09.70-10.70 | 0,64 | -2,2 |
| 10.70-05.71 | 0,47 | 0,0 |
| За год | 3,0 | 21,0 |

ΔM — минерализация надземного растительного вещества (подстилка), ΔW — минерализация мертвого подземного вещества.

Разложение подстилки происходит в течение всего года и достигает 3 т/га*год. За зимний период достигает 16%. В течение сезона существует два максимума разложения, первый максимум приходится на июнь (30%) и сентябрь (21%).

В подземной сфере существует один максимум минерализации — август, в течение которого разлагается 44%.

Продукция надземной фитомассы за этот же год составила **3,9** т/га*год**,** продукция подземной фитомассы составила **26,8** т/га*год.

В сезоне 1970 года минерализация мертвой фитомассы была меньше на 22%, чем её прирост как в подземной, так и в надземной сфере.

В различные годы продукция может быть больше или меньше деструкции, как в надземной, так и в подземной сфере сообщества. Однако за 5 лет устанавливается баланс, когда приход (продукция) равен её расходу (деструкция).

# Глава 6

## Продуктивность агроценозов

С 1977 по 1981 годы лаборатория биогеоценологии работала в Казахстане совместно с отделом агропочвоведения (зав. отделом академик Кирюшин В.И.) ВНИИ зернового хозяйства ВАСХНИИЛ (Целиноградская обл., пос. Шортанды). Работа была посвящена круговороту химических элементов в агроценозах.

Целью наших совместных работ являлось:

— дать количественное описание обменных процессов углерода, азота, фосфора и калия в конкретном агроценозе яровой пшеницы,
— наметить общие закономерности биогеохимических циклов углерода и азота в зерновых агроценозах,
— показать возможные перспективы совершенствования систем земледелия, учитывающих факторы биологического круговорота.

Целинные почвы экспериментального участка были распаханы в 1951-1954 гг. и затем на них высевалась пшеница в системе зерновых севооборотов: три года пшеница, один год - пар. Было известно, что распаханные целинные почвы постепенно теряют гумус, а также азот, который вымывается в нижележащие слои почвы.

В совместной работе с отделом агропочвоведения надо было установить причины потерь азота и гумуса из верхнего слоя почвы.

В соответствии с уменьшением растительных остатков, поступающих в почву, уменьшается количество новообразованных гумусовых веществ, а интенсивность распада гумусовых веществ в почве остается прежней.

В результате, вход углерода в почву с растительными остатками меньше, чем выход углерода из почвы при минерализации гумусовых соединений и почва теряет накопленный Сорг. Потери азота связаны в основном с тем, что в паровых полях нет растений, потребляющих азот, и азот в виде нитратов вымывается из почвы дождевыми водами в нижележащие слои почвы.

В качестве примера, приводим данные о величине продукции и количестве растительных остатков, поступающих в почву, в трех агроценозах (табл. 8).

Приведенные данные показывают, что надземная продукция агроценозов выше, чем ANP травяных экосистем, в то время как подземная продукция агроценозов в 6 – 9 раз ниже, чем в травяных экосистемах. Возврат органического вещества в почву агроценозов зависит от системы земледелия.

Если выносится только зерно (Шортанды), то возврат органического вещества в почву агроценозов в 2,5 раза меньше, чем в степи. Если же выносится и часть соломы, то возврат уменьшается в 4 - 5 раз.

Количество растительных остатков, из которых образуются гумусовые вещества, в почве агроценозов меньше, чем в степях и лугах на 20 - 300% (*до трехсот!*). Поступающие в почву, растительные остатки частично минерализуются, частично переходят в почвенные органические вещества.

Таблица 8.

Сравнение баланса растительного вещества в агроценозах пшеницы и травяных экосистемах, т/га*год

| **Место-положение** | **Почва** | **Удобрение** | **NPP** | **ANP** | **BNP** | **Отчужде-ние с урожаем** | **Поступ-ление в почву** | **Запас мортмассы в почве** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| НСО Искитим, агроценоз пшеницы | чернозем оподзолен-ный | N, P, K | 11,2 | 8,1 | 3,1 | 6,7 | 4,5 | 9,2 |
| | чернозем оподзолен-ный | без удобрений | 10,5 | 7,2 | 3,3 | 5,7 | 4,9 | 8,2 |
| НСО, Приобье, остепненный луг | лугово-чернозем-ная | без удобрений | 24,5 | 6,1 | 18,4 | 0 | 24,5 | 31,4 |
| НСО, Карачи, агроценоз пшеницы | чернозем обыкновен-ный | без удобрений | 13,7 | 10,6 | 3,1 | 7,3 | 6,4 | 9,5 |
| НСО, Карачи, луговая степь | чернозем обыкновен-ный | без удобрений | 21,9 | 3,6 | 18,3 | 0 | 21,9 | 11,3 |
| Казахстан, Шортанды, агроценоз пшеницы | чернозем южный | P | 11,4 | 9,3 | 2,1 | 2,4 | 9,0 | 10,3 |
| Казахстан, Шортанды, настоящая степь | лугово-чернозем-ная | без удобрений | 22,8 | 3,5 | 19,3 | 0 | 22,8 | 14,9 |

Наличие различных органических остатков в почве приводит к её оструктуриванию, т.е. образованию агрегатов различного размера. В некоторых агрегатах частицы скреплены мелкими корнями, в других муцигелем, третьи представляют собой смесь гумуса и минеральной части.

Довольно часто центром образования агрегатов являются экскременты животных. Наличие агрегатов создает порозность почвы, от чего зависят ее воздушный и влажностный режимы. Вероятно, главной причиной агрегирования являются мелкие корни, размер которых меньше 2 см.

В результате исследований выяснилось, что доля мелких живых и мертвых корней в общем запасе подземной фитомассы колеблется от 40 до 60%. Низкий запас корней в агроценозе (в 6-9 раз ниже, чем в естественных травяных экосистемах), их ежегодное отмирание и механическая обработка почвы приводят к разрушению агрегатов, потере структуры и образованию пылеватости почвы. Перевод целинных земель в агроценозы неизменно сопровождается потерей гумусовых веществ, нитратного азота и структуры почвы. В связи с этим, для высоких урожаев сельскохозяйственных культур требуется дополнительное внесение минеральных и органических удобрений.

# Глава 7

## Структурно-функциональная организация и устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям

В результате работ по МБП были получены данные о запасах фитомассы, ее продуктивности в различных экосистемах. Возник вопрос о структурно-функциональной организации и о связи структур и функций различных групп организмов в экосистеме. Данные вопросы разрабатывались как в нашей стране, так и за рубежом.

Кратко сформулируем основные положения и выводы в развитии данного направления в экологии. В статье А.А. Титляновой (1990) поставлен вопрос, что следует понимать под структурно-функциональной организацией экосистемы и как оценивать степень изученности данной проблемы в травяных экосистемах.

Под структурно-функциональной организацией понимается динамическое взаимодействие между структурой и функционированием системы. Понятие структуры и функционирования травяной экосистемы описано выше.

Любая природная система столь сложна, что рассматривая ее структуру и функционирование, можно выделить лишь какие-то ее свойства. Экосистема может быть описана лишь целым набором структур и функций. Для травяных экосистем представляется целесообразным выделить три дополняющих друг друга структуры.

1. Видовая структура, где компонентами являются виды, а связями - конкурентные, симбиотические и другие межвидовые взаимоотношения.
2. Трофическая структура, где компоненты - трофические группы, выделенные с разной степенью детальности, а связи - питание одних групп другими.
3. Структура биологического круговорота, где компонент - любое природное тело, участвующее в обменных процессах, а связи — сами обменные процессы, т.е. перенос вещества и энергии.

Соответственно функционирование структур определяется следующим образом:

1. Функционирование видовой структуры - это смена видов во времени (т.е. в сезонном цикле или сукцессии) за счет конкурентных и адаптационных механизмов.
2. Функционирование трофической структуры - это изменение состава и объема трофических групп и интенсивности питания в сезонном цикле или сукцессии.
3. Функционирование биологического круговорота - это изменение фондов веществ и энергии в компонентах и интенсивностей обменных процессов в сезонном цикле и сукцессии.

Рассмотрим, как меняются структурные и функциональные показатели в травяных экосистемах под влиянием некоторого фактора, в данном случае - пастбищной нагрузки. Нагрузка может быть слабой, средней и интенсивной.

Ответ видовой структуры экосистемы на пастбищную нагрузку однозначен - изменение видового состава травостоя. При интенсивной нагрузке преимущества получают низкорослые, мелкодерновинные, хорошо кустящиеся злаки; при перевыпасе - однолетнее разнотравье, в котором присутствуют стелющиеся формы, растения с колючками, плохопоедамемые и несъедобные травы.

В одних случаях, при сильной нагрузке, происходит опустынивание степных травостоев, в других случаях меняется видовой состав - ковыль замещается типчаком и даже осочкой, однако, бывшие доминанты, хотя и в угнетенном состоянии, сохраняются в травостое.

При снижении или снятии пастбищного пресса фитоценоз начинает восстанавливаться. Ф.И. Хакимзяновой (1988) в течение 15 лет изучалась сукцессия

восстановления в связи со снижением пастбищной нагрузки. Снятие или уменьшение пастбищной нагрузки ведет к сукцессии травостоя. В настоящей степи Хакасии после 15 лет удаления пастбищной нагрузки тырсово-мелкодерновиннозлаковатый травостой превратился в овсецовую степь. Наблюдения показали, что овсец активно вытеснял ковыль за счет увеличения числа и быстрого роста дерновин. Таким образом, возродилась типичная для Койбальской степи четырехзлаковая степь. В изменившихся условиях резко возросла конкуренция видов.

Следовательно, ответ фитоценоза (видовая структура сообщества) на увеличение пастбищной нагрузки или ее удаление один и тот же - сукцессия, однако в первом случае замещение видов идет на адаптационной основе, во втором - на конкурентной.

**Трофическую структуру** сообщества животных и ее изменение проиллюстрируем лишь одним показателем - соотношением биомассы растительноядных и сапротрофных животных. Это отношение составляет в луговых степях Европы 1:19, в настоящих степях 1:4, в сухих степях 1:3. В надземном ярусе зоомасса образована, в основном, консументами-биофагами, а в почве редуцентами-сапрофагами.

Пастбищное воздействие нарушает трофическую структуру зоомассы: с усилением нагрузки возрастает доля растительноядных животных, а сапрофагов, соответственно, уменьшается. Такие изменения объясняются тем обстоятельством, что фитофаги в травяных экосистемах представлены преимущественно млекопитающими и напочвенными беспозвоночными, доля биомассы которых возрастает при выпасе.

Роль фитофагов на пастбищах становится особенно большой при учете биомассы домашнего скота (Злотин и др., 1985).

**Структура биологического круговорота** описывается на примере органического вещества, формирующего различные компоненты экосистемы. Структура органического вещества (ОВ) в травяных экосистемах сложена гумусом (Г), растительным веществом (ОВ), микробобиомассой (МБ) и зоомассой (ЗМ). В целом в травяных экосистемах отношение Г: РВ: МБ: ЗМ = n1000: n100: n10: n1, где величина **n** меняется в зависимости от типа экосистемы (Френч и др., 1979).

Так, например, в настоящих степях на 300 т/га гумуса приходится 45 т/га растительного вещества, 2 т/га микробобиомассы и 0,1 т/га зоомассы. За последние десятилетия были проведены обширные исследования, касающиеся зоомассы и микробобиомассы почв. Наши представления о деятельности микроорганизмов и микрофауны в почве к моменту написания статьи были крайне фрагментарны. Мы можем поставить лишь ряд вопросов, на которые со временем будут найдены ответы:

- Какая часть зоомассы и микробобиомассы разлагает органическое вещество?
- От чего зависит активность минерализации органического вещества?
- Переменна ли в течение сезона минерализационная способность единицы активной массы?
- Как влияют отдельные группы беспозвоночных на численность простейших и регулирует ли последняя численность и активность микроорганизмов?

Ясно, что данное звено биологического круговорота требует пристального внимания и интенсивного изучения. Экспертная оценка (принимали участие А.А. Титлянова, Н.А. Тихомирова, В.Г. Мордкович, А.В. Наумов) изученности различных вопросов, касающихся структуры и функционирования травяных экосистем, приведена в таблице 9.

Таблица 9.

Экспертная оценка знаний структуры и функционирования травяных экосистем

| **Структура** | **Компоненты** | | | |
|---|---|---|---|---|
| Видовая | Растения<br>+++ | Животные<br>++ | Микроорганизмы<br>+ | |
| Трофическая | Наземных животных | | Почвенных животных | |
| | Позвоночных<br>+ | Беспозвоночных<br>+ | Позвоночных<br>+ | Беспозвоночных<br>+ |
| Биологического круговорота | Продукционное звено<br>+++ | | Деструкционное звено<br>+ | |
| **Функционирование** | **Смена видов** | | | |
| Видовой структуры | Растения<br>++ | Животные<br>+ | Микроорганизмы<br>+ | |
| Трофической | Изменение | | | |
| | Состава<br>рофических групп<br>+++ | Объема<br>рофических групп<br>++ | Интенсивности питания<br>+ | |

Обозначения: +++ достаточно полные знания, ++ существенные знания, + фрагментарные знания.

К 1990 году мы имели удовлетворительные знания о растениях в травяных экосистемах: видовом составе сообществ, дыхании и фотосинтезе отдельных растений, гораздо меньше сведений о трофической структуре животного населения и структуре деструкционного звена в целом.

На уровне фитоценоза достаточно полные знания мы имеем о продукции и, лишь фрагментарно, о фотосинтезе и дыхании. В то же время, на уровне отдельного растения гораздо лучше изучены фотосинтез и дыхание, чем продукция.

Особенно мало информации о разложении органических веществ, минерализации мортмассы и гумусовых веществ, об участии в этих процессах отдельных групп деструкторов и о взаимодействии различных трофических групп.

В статье (Френч и др., 1979) были поставлены вопросы подлежащие дальнейшему изучению, как продукционного, так и деструкционного звена круговорота. Ответы на часть из этих вопросов были получены в последующие десятилетия.

К данному разделу относится также круговорот углерода и его связь с циклами азота и фосфора. Эта связь была рассмотрена в статье А.А. Титляновой «Круговорот углерода и его связи с циклами азота и фосфора» (1989).

В данной статье рассматриваются 4 темы: продукция экосистем, деструкционный процесс, связь циклов углерода, азота и фосфора, биологический круговорот и почвообразование.

Циклы C, N и P связаны между собой, как в продукционном, так и в деструкционном звеньях круговорота.

Связь C и N определяется вхождением азота в белки. Существует, по крайней мере, три механизма, позволяющих углеродному циклу функционировать при недостатке азота.

Первый механизм заключается в постоянной транслокации азота из стареющих тканей в растущие. За счет внутреннего круговорота в лесах, обитающих на неплодородных почвах, обеспечивается около 50% продукции. Эффективность использования азота максимальная: на 1 кг азота, потребленного из почвы, создается 500-600 кг сухого растительного вещества.

Второй механизм основан на быстром протекании деструкционных процессов. Так, например, в степях запас азота в фитомассе дважды оборачивается в течение сезона.

Третий механизм выражается в симбиозе высших растений и азотфиксирующих бактерий.

Азот из растительных тканей высвобождается в основном в результате минерализации растительных остатков. Процесс минерализации регулируется соотношением углерод/азот.

На первых стадиях разложения наблюдается повышение концентрации азота в субстрате за счет минерализации безазотистых соединений, азотфиксации и потребления азота гифами грибов из почвы.

Только после достижения критической концентрации азот, в разлагающемся материале, начинает высвобождаться. Чем выше критическая концентрация азота, тем выше скорость разложения субстрата в первый год. Следовательно, в деструкционном процессе связь между циклами азота и углерода проявляется и в скорости разложения органического вещества.

# Глава 8

## Режимы биологического круговорота

Режимам биологического круговорота был посвящен специальный проект Института почвоведения СО АН СССР (зав. лабораторией биогеоценологии А.А. Титлянова) и Института почвенной биологии Южно-Чешского биологического центра АН ЧСФР (зав. лабораторией Марта Тесаржова). Результаты совместной работы опубликованы в книге «Режимы биологического круговорота» (1991). Книга включает в себя следующие главы:

1. Описание биологического круговорота.
2. Объекты и методы исследования.
3. Стационарный режим.
4. Периодический режим.
5. Переходный режим.
6. Взаимодействие циклов и смена режимов.

Обобщение материала приведено в главе 6, содержание которой кратко изложено ниже.

**Связь между сезонным продукционным и деструкционным процессом.**

Выше неоднократно говорилось о режимах биологического круговорота. Полученные независимые результаты исследований в лугах Чехословакии и России подтвердили гипотезу, что существует прямая связь между продуктивностью травяных экосистем и скоростью разложения в почве растительных остатков: чем выше скорость разложения, тем больше продукция.

Осуществляется ли эта зависимость между процессами за один и тот же отрезок времени или существует запаздывание в проявлении связи? Коэффициенты корреляции, вычисленные для лугов Чехословакии, сгруппированных по степени антропогенной нагрузки, показывают, что в одном и том же году существует связь в некосимых и косимых неудобряемых природных лугах.

Если же рассмотреть зависимость между скоростью разложения целлюлозы в предшествующем году и продуктивностью луга в текущем году, то эта зависимость подтверждается высокими коэффициентами корреляции для всех групп лугов, кроме сеяных, неудобряемых.

Наиболее тесная связь найдена для неудобряемых природных лугов (косимых и некосимых). Установлено, что наиболее продуктивные травяные экосистемы характеризуются и наиболее высокими скоростями разложения растительных остатков.

Таким образом, было показано, что освобожденные осенью предыдущего года питательные элементы дают старт быстрому росту растений весной и в начале лета следующего года.

**Связь между циклами азота, углерода и фосфора в продукционно-деструкционных процессах.**

Связь между циклами азота и углерода в продукционном процессе описана ранее в Главе 7 «Структурно-функциональная организация и устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям».

В деструкционном процессе связь между циклами азота и углерода проявляется в регулировании скорости разложения органического вещества концентрацией азота. Зависимость между обменными процессами углерода и азота наблюдается и при переходном режиме круговорота.

При распашке целины интенсивность нитрификации в агроценозе повышается, а потребление минерального азота растениями снижается, т.к. первичная продукция агроценоза вдвое ниже, чем продукция степной экосистемы. В почве начинают накапливаться излишки нитратного азота, которые подвергаются денитрификации и миграции с гравитационными водами.

Таким образом, разбаланс углеродного и азотного циклов, нарушение равновесных отношений между интенсивностями процессов, сочленяющих циклы, приводит к потерям азота из экосистемы.

Азотный и фосфорный циклы связаны соотношением этих элементов в почвах и растениях и влиянием фосфора на процессы потребления азота растениями и азотфиксацию. Содержание фосфора в материнской породе, в почвах умеренного выветривания, это основной фактор, регулирующий, в ходе почвообразования, накопление органического углерода и азота.

По мере исчезновения первичных минералов фосфора, уровень органического углерода и азота, после установления их максимума, начинает уменьшаться.

Уровень доступного фосфора в почве определяет рост микробной популяции, от активности которой зависят минерализации органических веществ и освобождение минеральных форм азота.

По-видимому, рост микробной популяции – ключевой фактор, связывающий циклы фосфора, азота, серы, углерода и других элементов питания.

В сложной системе сочлененных циклов мы до сих пор не знаем многих конкретных механизмов управления. И, все-таки, имеющиеся сведения позволяют, с большим основанием, предположить, что фосфор является элементом, регулирующим цикл азота, через него и круговорот углерода, и, что рост микробной популяции - главная арена взаимодействия этих элементов.

**Режимы биологического круговорота на разных временных шкалах.**

Анализируя режимы круговорота, необходимо указывать о каких интервалах времени идет речь. Предположим, что система медленно движется от одного состояния к другому. Ежегодные флуктуационные отклонения часто маскируют медленный тренд перехода экосистемы из одного состояния в другое.

На 10-летней шкале тренд перекрывается флуктуациями, на 100-летней - отчетливо проявляется. На шкалах времени большой длительности происходят процессы, приводящие к накоплению или потере углерода. Эти процессы идут с малыми скоростями на отдельных площадях ареала с климаксовой растительностью.

В настоящее время, практически все климаксовые экосистемы подвергаются антропогенному воздействию. Ответ на воздействие, если оно импульсно, носит характер флуктуации. Если же воздействие достаточно длительное, то режим круговорота трансформируется в переходной.

После прекращения воздействия или изменения его типа, круговорот возвращается в периодический режим или сдвигается на другую траекторию переходного режима. В книге приводятся примеры переходных режимов.

**Циклы разных химических элементов в одной экосистеме.**

Режимы циклов разных элементов могут не совпадать, их балансы часто имеют противоположные знаки. Подобная ситуация изучена Н.И. Базилевич на недренированной катене в Западной Сибири.

Из экосистемы элювиальной позиции теряются C, N и несолевые компоненты (Si, Fe, Al) и накапливаются K, а также соли Na и Mg.

В экосистеме транзитной позиции для всех элементов, кроме калия, режим переходной с потерями, у калия — переходной с накоплениями.

В экосистеме аккумулятивной позиции накапливаются C, N, K, Cl, Mg; бикарбонат-ионы, сульфаты; Na и Ca вымываются из верхнего слоя, но накапливаются в целом в метровом слое почвы.

В то же время, Si, Fe, Al, освобождающиеся при разрушении алюмосиликатов в процессе осолодения, в больших количествах мигрируют в грунтовые воды и подпочву и теряются из аккумулятивной экосистемы.

Следовательно, в зависимости от своих химических свойств, протекающих почвенных процессов и сочетания определенных форм водной миграции режимы круговорота у разных элементов в одной и той же экосистеме могут быть разными.

**Закономерности и особенности ритмики сезонных циклов и траекторий перехода.**

Все параметры биологического круговорота периодически изменяются в течение года и флуктуируют от года к году. Следовательно, для характеристики периодического режима круговорота, необходимо знать периодическую (внутрисезонную) и флуктуационную (межгодичную) изменчивость параметров. Запас живых подземных органов ***B*** резко меняется в течение сезона и мало изменяется от года году. Подземная мортмасса изменяется в сезоне меньше чем ***B***, но от года к году больше. В настоящих степях варьирование показателей несколько ниже, чем в сухих, луговых степях и лугах.

Межгодичная изменчивость максимального запаса зеленой фитомассы (Gmax) значительно больше изменчивости средних за сезон запасов ***B*** и ***V***. Вариабельность интенсивностей процессов выше, чем варьируемость запасов.

В многолетнем ряду изменения параметров биотического круговорота с периодическим режимом разница между максимальной и минимальной величинами параметра (в разные годы) от его средней межгодичной величины (Xmax – Xmin)/Xсред., выраженное в % в разных экосистемах достигает нижеуказанных значений:

- Для максимального запаса зеленой фитомассы (Gmax) — 40-100%,
- Для запаса живых подземных органов (B) - 20-50%,
- Для запаса мертвых подземных органов (V) - 20-90%,
- Для надземной продукции (ANP) — 30-100%.
- Для подземной продукции (BNP) — 20-120%,
- Для интенсивностей минерализации надземной мортмассы (ΔM) — 80-190%,
- Для интенсивности минерализации подземной мортмассы (ΔW) — 80-190%.

Наиболее устойчивым показателем биотического круговорота является запас живых подземных органов.

Наиболее вариабельной величиной от года к году является интенсивность разложения надземной и подземной мортмассы.

Огромная вариабельность минерализации мортмассы связана с быстро меняющейся интенсивностью работы организмов, разлагающих органическое вещество — бактерий и грибов.

Рисунок сезонного продукционного цикла в степях, меняя от года к году свою ритмику, остается постоянным и характеризуется резким снижением продуцирования в

середине лета и наличием двух максимумов скорости продуцирования - весной и в конце лета. Сезонный цикл отмирания фитомассы задается циклом ее прироста.

Благодаря этой тесной связи, рисунок скорости отмирания фитомассы также повторяется на многолетней шкале.

В отличие от продуцирования и отмирания, разложение мортмассы — чрезвычайно вариабельный процесс, как по годичной интенсивности, так и по рисунку сезонного цикла.

В целом, процессы, которые управляются растениями, имеют в травяных экосистемах характер регулярных, ежегодно повторяемых циклов, при меняющейся, от года к году, суммарной интенсивности.

Процессы, протекание которых обусловлено гетеротрофами, носят скорее флуктуационный характер: рисунки ежегодных циклов этих процессов могут резко отличаться в зависимости от активности гетеротрофов в определенные сезоны.

Следовательно, модели сезонных изменений различных показателей и пределы их отклонения от среднемноголетних предсказуемы достаточно точно для продукционного звена и с известной долей случайных флуктуационных отклонений для деструкционного звена.

Биологический круговорот углерода в климаксовых травяных экосистемах можно характеризовать совокупностью кривых, описывающих изменение параметров во времени и создающих, в целом, образ периодического режима.

Гораздо сложнее обстоит дело с переходным режимом. Мы не можем предсказать траектории перехода и времена достижения стационарного состояния для всех компонентов экосистемы. Траектории и времена зависят от начального состояния системы и меняющихся факторов среды.

Сукцессионные процессы перехода экосистемы из одного состояния в другое описаны в последующих публикациях лаборатории биогеоценологии: «Сукцессии и биологический круговорот», Наука, Новосибирск, 1993 г. и «Сукцессии в травяных экосистемах», Новосибирск, Издательство СО РАН, 2016 г.

# Глава 9

## Прирост подземных органов разных видов растений

Исследовать прирост подземных органов растений достаточно легко, если вид находится вне сообщества, т.е. в оранжереях, в отдельных горшках или сосудах или даже на мелких делянках, засеянных одним видом.

Оценить прирост подземных органов растений в сообществе, где на 1 $м^2$ сосредоточено около 30 разных видов – задача необыкновенной сложности.

Продукция корней у отдельных видов растений изучалась Н.Г. Шатохиной (1988) в настоящих степях Казахстана с 1976 по 1981гг.

Были исследованы растения двух фаций находящихся на элювиальной позиции катены - разнотравно-ковылковая степь на южном карбонатном черноземе и разнотравно-красно-ковыльная степь на лугово-черноземной почве.

Доминантами разнотравно-ковылковой степи являются *Stipa lessingiana, Koeleria cristata, Festuca valesiaca*, доминатом разнотравно-красно-ковыльной степи является *Stipa rubens,* создающий половину всей фитомассы и продукции данной степи. В течение трех лет определялась динамика - надземная (живая и мертвая) и подземная (живая и мертвая) фитомасса, а также величина продукции ANP и BNP отдельных видов.

Методика исследования изложена в (Титлянова, 1977). Исследования показали, что надземная и подземная продукция видов различна (см. таблицу 10).

Таблица 10.

Надземная и подземная продукция растений-доминантов разнотравно-ковылковой степи, г/20*20 см в год

| **Показатели** | ***Koeleria cristata*** | ***Stipa lessingiana*** | ***Festuca valesiaca*** |
|---|---|---|---|
| ANP | 8,2 | 6,7 | 5,3 |
| BNP | 18,5 | 18,0 | 6,1 |
| NPP | 29,7 | 24,8 | 11,4 |
| BNP/ANP | 2,3 | 2,7 | 1,2 |

Масса зеленых побегов у ковылка была небольшой и почти постоянной, с невысоким максимумом в среднелетний период, во время полного развития весенних побегов. Масса живых корней в летний период также изменялась незначительно, но к осени резко выросла. Наиболее динамичной оказалась фракция мелких корней, которая, в основном, и определяла сезонные колебания запасов ***B***. Живые корни ковылка, в фазу цветения, составляли 42% запасов ***B*** всех растений. Причиной интенсивного прироста корней в позднелетний период является вторичная вегетация растений, т.е. наличие молодой фотосинтетически активной зеленой фитомассы.

Продукционный процесс *Koeleria cristata* характеризовался двумя максимумами: (ранне- и позднелетним) и летним перерывом. В надземной сфере перерыв в приросте отмечался во время плодоношения вида, в подземной - во время колошения и цветения, т.е. в период наибольшего прироста надземной фитомассы.

Продукция дерновины типчака наименьшая среди изучаемых злаков. С учетом площади, занимаемой в фитоценозе каждой микроассоциацией, и встречаемости доминантов, их участие в подземной продукции фитоценоза составляет, примерно, для *Stipa lessingiana* - 55%, *Koeleria cristata* -10%, *Festuca valesiaca* - 15% и 20% приходится на разнотравье. Отношение подземной продукции к надземной в изучаемом ряду составляло 5,6 - 5,0 - 4,0. В разнотравно-красно-ковыльной степи изучалась динамика запасов и

продукции надземной и подземной части основного доминанта - *Stipa rubens,* исследования проводились в течение года - сентябрь 1978 г по сентябрь 1979 года (см.таблицу 11).

Таблица 11.

Надземная и подземная продукция растений-доминантов разнотравно-красно-ковыльной степи, г/м$^2$*год

| **Показатели** | ***Stipa rubens*** | **Сообщество** | ***Stipa rubens*, %** |
|---|---|---|---|
| ANP | 200 | 400 | 50 |
| BNP | 940 | 2420 | 39 |
| NPP | 1140 | 2820 | 40% |
| BNP/ANP | 5 | 6 | |

Таким образом, ритм динамики запасов надземной и подземной фитомассы определялся фенологическим развитием вида. Ритмика прироста надземных органов, в целом, была противоположной ритмике подземных: снижение продукции надземных органов соответствовало увеличению продукции подземных. В надземной сфере отмечался один максимум интенсивного прироста, в подземной сфере - два.

Отметим, что повышению массы живых корней *Stipa rubens* по времени года, исключая осенний период, соответствовало снижение массы живых корней других видов растений данного сообщества и наоборот. В осенне-летний период наблюдалось одновременное увеличение запасов живых корней всех видов растений.

Продукция взрослой дерновины составила 25,2 г надземных органов, подземных — 30,2 г за год или 53% продукции корней всех видов. Исследовались отдельные дерновины ковыля на площади 20х20 см.

Распределение фитомассы ковыля по площади в надземной сфере дискретно, в подземной – непрерывно. Корни от дерновины распределяются в горизонтальном направлении на 30-40 см. В среднем, на 1 м$^2$ площади фитоценоза встречается 8 взрослых дерновин. Из анализа данных следует, что при наибольшем удалении от крупной дерновины, масса живых корней ковыля уменьшается не более чем в 2 раза, а, в среднем, вне дерновины она, всего лишь, на 30% ниже, чем под дерновиной. Доля живых корней ковыля, в зависимости от размера дерновины и удаленности от нее, колеблется от 30 до 60%, в среднем составляя 45% всей подземной фитомассы.

В 1979 г в надземной сфере фитоценоза образовалось около 400 г/м$^2$ фитомассы, в подземной с, учетом продукции злаков и разнотравья, в слое почвы 0-20 см - 1410 г/м$^2$, в слое 20-60 см - 605 г/м$^2$, итого 2415 г/м$^2$ в год. Установлено, что прирост подземных органов *Stipa rubens* составляет в слое почвы 0-20 см под дерновинами - 240 г, вне дерновин - 360 г, в слое почвы 20-60 см - 330 г, всего в слое почвы 0-60 см подземная продукция оценена в 935 г/м$^2$ в год. Исследования показали, что основной доминант сообщества *Stipa rubens* формирует 50% надземной и 40 % подземной продукции.

Данная работа Н.Г. Шатохиной является очень тонким анализом продукционного процесса растительного сообщества. Благодаря особой методике, определена продукция каждого из трех видов доминантов в разнотравно-ковылковой степи и главного доминанта в разнотравно-красно-ковыльной степи. Исследования имеют исключительное значение, т.к. продукция отдельных видов обычно определялась или в горшках, или в тепличных

условиях, или на делянках, занятых одним видом. Работ, подобно приведенной, в литературе о травяных сообществах практически не встречается.

В прошедшие годы, описанные выше исследования проводились в экосистемах находящихся в стационарном состоянии, т.е. в экосистемах, где нет направленного изменения продукционного процесса, а существуют лишь погодичные отклонения от среднего. С 1985 года начались исследования на отвалах угольной промышленности Назаровского разреза Красноярского края. Центром этих исследований было изучение развития экосистемы от начальной стадии до сукцессионно зрелой экосистемы.

С 1987 по 1989 годы на природных мезофитных лугах (почва черноземно-луговая) и на залежи (почва также черноземно-луговая) продолжились исследования по приросту корней отдельных видов растений, начатые Н.Г. Шатохиной в начале 1980-х годов.

Изучение роста подземных органов растений проводилось Н.П. Косых и Н.П. Миронычевой-Токаревой (Титлянова и др. 1996). Был исследован прирост надземной и подземной фитомассы на лугах у трех видов злаков с различной морфологией подземных органов – *Festuca pratensis* — подземная часть состоит только из корней, *Poa pratensis* — подземная часть растений включает в себя 30% корневищ и 70% корней, и *Elytrigia repens* — подземная часть данного вида на 20% сложена корнями и на 80% корневищами.

Исследования проводились в годы с различными погодными условиями. 1987 г был влажным и холодным, 1988 г — умеренно влажным и жарким, 1989 г - наиболее сухим и достаточно теплым.

Проведенные исследования показали, что динамика роста разных видов в один и тот же вегетационный сезон и одного вида в разные сезоны заметно отличается. Кривые роста отдельных органов растений индивидуального вида варьируют от сезона к сезону и могут быть как идентичными, так и различными.

В случае с *Festuca pratensis* и *Poa pratensis* динамика ***G*** обычно не совпадает с динамикой ***B***, в то время как динамики корней и корневищ у *Poa pratensis* подобны. Для *Elytrigia repens* кривые роста корней и корневищ также совпадают, за исключением короткого периода осенью 1989г, когда корневища продолжали расти, а корни отмирали.

Таким образом, по динамике зеленой фитомассы нельзя судить ни о периодах, ни об интенсивности общего роста растения, поскольку транслокация органических веществ в подземную часть из надземной может происходить как в период роста, так и в период отмирания зеленой фитомассы. Транслоцированные органические вещества у корневищных злаков поступают одновременно и в корни, и в корневища, о чем можно судить на основании приведенных кривых роста. Корневища, будучи морфологически подземными стеблями, функционируют во внутреннем углеродном цикле растения как корни.

В цитируемых работах исследователи перешли от фитоценоза, в целом, к вегетации отельных видов растений, складывающих определенные фитоценозы. Работы с фитоценозом гораздо легче, чем с отдельными видами растений, корни и корневища которых переплетаются между собой в верхних 20 см почвы.

# Глава 10

## Обзор книги «Биотический круговорот на пяти континентах», (2008)

К 1985 году основные работы по МБП были закончены, издательством Кембриджского университета изданы итоговые труды МБП, закрыта большая часть стационаров, работавших в рамках МБП. За 25 лет накопилось огромное количество исследований, статей, различных публикаций на русском, английском, немецком, французском и других языках, где обсуждались и были приведены данные о запасах фитомассы и чистой первичной продукции в различных экосистемах на разных континентах. Именно тогда у Н.И. Базилевич и А.А. Титляновой возникла идея собрать материал по однотипным экосистемам, расположенным в Европе, Азии, Северной и Южной Америках и в Австралии, обобщить материал и найти общие и индивидуальные стороны биологического круговорота в подобных экосистемах различных континентов. Был написан план и обсуждены основные положения и структура книги. В течение пяти лет мы (Н.И. Базилевич и А.А. Титлянова) собирали материал, обращаясь ко всем иностранным коллегам, кто работал по МБП, коллегам, которых мы знали лично или по их статьям. Одновременно со сбором материала мы работали по своим программам.

В это время А.А. Титляновой и д.р. были изданы книги: «Сукцессии и биологический круговорот» в 1993 году и «Подземные органы растений в травяных экосистемах» в 1996 году. Н.И. Базилевич много лет работала над фундаментальным трудом «Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии», который был издан в 1993 году.

Во второй половине 1990-х годов мы смогли приступить к работе над книгой, в которой намеревались описать круговорот химических элементов в экосистемах пяти континентов. Наталья Ивановна Базилевич обобщала материал по тундрам и тропикам. Леса всех типов, луга, степи различных континентов и пустыни взяла на себя Аргента Антониновна Титлянова. Базилевич собрала материал, но, не успев описать его, умерла в 1997 году. Все материалы она завещала А.А. Титляновой и, с начала 2000-х годов, Титлянова приступила к работе над будущей книгой.

Книга «Биотический круговорот на пяти континентах» вышла в 2008 году под авторством Н.И. Базилевич и А.А. Титляновой. В этой книге сконцентрированы данные, полученные учеными за период с 1950 по 2003 год, то есть, фактически, более чем за 50 лет работы экологов всего мира. Проанализированы связи между фитомассой и количеством депонированных в ней элементов, между величиной продукции и количеством потребленных элементов.

Публикация материалов, включенных в книгу, и приложения к ней, в совокупности с новыми данными о бюджете углерода в экосистемах различного типа, послужила, и послужит в дальнейшем, информационной основой для развития теории связанных циклов основных биогенных элементов в современном почвенно-растительном покрове Земли.

**В первой главе книги приводятся теоретические и обобщенные экспериментальные данные по пяти разделам**:

1) продукционно-деструкционные процессы,
2) особенности биотического круговорота и его изучения в различных биомах,
3) тонкие корни, их запасы и элементный состав,
4) элементный состав различных видов растений,
5) методы расчета бюджета элементов питания.

Материал о тонких корнях является новым, полученный для различных лесов и травяных экосистем разными авторами. Во фракцию «тонкие корни» включают корни диаметром от 2 до 7 мм. Тонкие корни очень динамичны, они нарастают и отмирают два-три раза в год и вносят большой вклад в общую продукцию. До сих пор не существует общепринятой процедуры отбора из почвы тонких корней. Задача оценки количества массы и продукции тонких корней чрезвычайно трудна и не решена до сих пор.

В 1997 году Р. Джексоном были приведены следующие оценки для тонких корней, см. табл.11.

Таблица 12.

Длина и запасы тонких корней в различных биомах Земли

| **Биом** | **Длина, км/м$^2$** | **Запас, т/га** | |
|---|---|---|---|
| | | **B** | **V** |
| Тундра | 7,4 | 3,4 | 6,2 |
| Бореальные леса | 2,6 | 2,3 | 3,7 |
| Умеренные хвойные леса | 6,1 | 5,0 | 3,2 |
| Умеренные лиственные леса | 5,4 | 4,4 | 3,4 |
| Умеренные травяные экосистемы | 112,0 | 9,5 | 5,6 |
| Субтропические лесокустарниковые склерофильные сообщества | 8,4 | 2,8 | 2,4 |
| Тропические вечнозеленые леса | 4,1 | 3,3 | 2,4 |
| Тропические листопадные леса | 3,5 | 2,8 | 2,9 |
| Тропические саванны | 60,4 | 5,1 | 4,8 |
| Пустыни | 4,0 | 1,3 | 1,4 |

Поражает огромное количество тонких корней в травяных экосистемах, эти оценки делались, как для тропических саванн, так и для травяных экосистем умеренного пояса разными учеными в разное время.

Максимальная длина тонких корней в травяных экосистемах составляет от 60 до 112 км на 1 м$^{2.}$ в слое почвы от 0-60 см. Оценка продукции тонких корней задача еще более сложная, чем оценка их длины и массы.

Несмотря на более чем двадцатилетний срок изучения тонких корней, как в лесах, так и в травяных экосистемах, затруднения в оценках остались.

Так, В.А. Усольцев в обобщающей статье «В подвалах биосферы: что мы знаем о первичной продукции корней деревьев?» в 2008 году пишет: «...чистая первичная продукция тонких корней, в зависимости от автора и используемого им метода, может составлять для одной и той же породы дерева половину, целую или двойную величину от величины надземной чистой первичной продукции».

Если эти представления верны, то сегодняшние оценки чистой первичной продукции корней лесов намного занижены.

Тонкие корни являются основным хранилищем и поставщиком элементов питания в надземную часть растения, на что указывает концентрация элементов питания в крупных и тонких корнях.

В крупных корнях деревьев обычно наблюдается следующая концентрация:
N – 0,2-0,3% от сухой массы,
P – 0,04-0,07 %,
K – 0,09-0,15%,
Ca – 0,35-0,48%.

Для тонких корней:
N – 0,8-1,2% от сухой массы,
P – 0,04-0,11%,
K – 0,3-0,4%,
Ca – 0,4-0,6%.

На сегодняшний день оценка количества, массы, прироста мелких корней и наличия в этих компонентах элементов питания является важнейшей и, до сих пор, не решенной задачей. Основная часть книги посвящена биотическому круговороту элементов питания растений на пяти континентах. Материал организован для всех континентов однотипно по следующей схеме:

1. Растительность.
2. Продукция экосистем.
3. Элементный состав растений.
4. Запасы фитомассы и мортмассы и депонированных в них элементов питания.
5. Потребление и возврат элементов питания в экосистемах.
   5.1 Продукция и потребление элементов питания.
   5.2 Возврат элементов питания в подстилку и почву.
6. Изменение запасов элементов и их потребления в различных древостоях по долготному и широтному градиентам.
7. Выщелачивание и ретранслокация элементов питания.
8. Бюджет элементов питания в экосистемах.

Весь приведенный материал собран в таблицы, куда вошли данные, о которых известно, что они хорошо проработаны и неоднократно повторены в разные годы исследований. Новым являются примеры построения бюджета элементов питания для некоторых экосистем.

В разделе книги, посвященной бюджету элементов питания, есть авторский (в широком понимании этого слова - данные получены разными исследователями в разное время на различных континентах) произвол - бюджет построен таким образом, что расход равен приходу.

Однако, в большинстве экосистем происходит вынос или привнос элементов питания с водами поверхностного стока: с дождем, пылью и другими путями переноса элементов питания из одной экосистемы в другую. Такой выход или приход элементов питания в экосистему может достигать 10-15% от потребления элементов питания растениями из почвы. Однако эти потоки элементов питания в 90% случаях не известны, вследствие чего авторам пришлось построить такие бюджеты, где приход равен расходу.

Практически все таблицы имеют одинаковую форму для различных континентов. В книге приводятся названия таблиц и количество экосистем, для которых имеются достаточно полные данные.

Для всех континентов даны таблицы одинакового типа с указанием экосистемы, чистой первичной продукции надземной и подземной, величины запасов элементов питания в кг/га (N, P, K, Ca, Si), а также потребление данных элементов фитоценозом и возврат их в почву.

Поскольку потребление и возврат элементов питания фитоценозом и возврат их в почву определяется величинами надземной и подземной продукции, в дальнейшем изложении проанализируем лишь величины чистой первичной продукции в экосистемах различных континентов.

**Во второй главе, которая называется «Экосистемы Евразии» представлен материал для экосистем Европы и Азии**.

В таблице «Запасы фитомассы и депонированных в ней элементов питания в лесных экосистемах Европы» рассмотрены данные по местоположению, типам экосистем, числу экосистем, доминирующим видам растений, запасы фитомассы в т/га, запасы элементов питания в кг/га (N, P, K, Ca, Si) и литературные источники.

Материалы приведены для 18 типов экосистем и, часто, это усредненные данные для 2 - 9 экосистем. Самые низкие запасы фитомассы найдены в березовых редколесьях Севера — 31 т/га, в сосновых лесах фитомасса меняется от 78-215 т/га, в ельниках от 109-326 т/га, широколиственные леса от 236 до 385 т/га.

Исследования показали, что в Европе фитомасса лесов меняется от 31 т/га в березовых редколесьях Севера до 385 т/га в широколиственных буковых лесах, т.е. в 10-12 раз. В субтропиках фитомасса не превышает фитомассу широколиственных буковых лесов.

В Европе не обнаружено приуроченности определенного типа леса и его фитомассы к географическому положению. Данное обстоятельство связанно с тем, что исходных лесов в Европе практически не осталось – они многократно были замещены новыми породами. Так, в Англии на место исходных буковых лесов пришли дубовые, в XIX столетии - сосновые. Изменение насаждений происходило в связи с требованиями сельского хозяйства и промышленности.

В следующей таблице приведены подобные данные для тундровых, болотных, травяных и травяно-кустарниковых экосистем Европы. Всего рассмотрено 16 типов экосистем и это усредненные данные для 2 - 9 экосистем. В кустарниково-травяных экосистемах фитомасса меняется от 6,5 т/га в альпийских тундрах Хибин до 38 т/га в травяных болотах Карелии.

В следующей таблице приведены данные о запасах подстилки и депонированных в ней элементах питания в лесных экосистемах Европы. Всего рассмотрено 15 типов экосистем, и это усредненные данные для 2 - 8 отдельных экосистем.

Запасы подстилки в лесах Европы меняются от 7 т/га в мелколиственных березовых лесах до 44 т/га в ельниках средней тайги. Особняком стоят северные березовые криволесья и редколесья, где процесс разложения мертвой фитомассы замедлен, в связи с чем масса подстилки достигает 51 т/га.

В следующей таблице приведены данные о запасах мортмассы и депонированных в ней элементов питания для тундровых, болотных, травяных и травяно-кустарниковых экосистем Европы. Всего рассмотрено 23 типа экосистем и это усредненные данные для 2 — 15 экосистем. Запасы подстилки меняются в широких пределах от 7,5 т/га в псаммофитных степях и ксерофитных лугостепях до 52 т/га в субарктических кустарниково-кустарничковых тундрах.

Как показывает приведенный материал, запас подстилки зависит не от продукции экосистемы, а от условий минерализации подстилки — чем выше температура, тем быстрее происходит минерализация органического вещества.

Аналогичные таблицы приводятся для экосистем Азии.

В таблице «Запасы фитомассы и депонированных в ней элементов питания в лесных экосистемах Азии» приведены данные для 32 типов экосистем, среди них: 19 расположенных в России, и 13 в других азиатских странах: Япония, Маньчжурия, Таиланд, Индия, Индонезия, Центральные Гималаи и Малайзия. Часто это усредненные данные для 2 - 15 экосистем.

В светло-хвойных и темно-хвойных лесах южной тайги Азии запасы фитомассы составляют 230-250 т/га, очень близки к этим величинам запасы в широколиственных лесах — 240 т/га. В подобных лесах Европы фитомасса меняется - в сосняках и ельниках южной тайги от 215 до 326 т/га, в широколиственных достигает 330 - 390т/га.

И в хвойных и в широколиственных лесах Европы максимальная фитомасса значительно выше, чем в лесах Азии. По отдельным типам лесов фитомасса может быть одинакова или даже быть выше в лесах Азии.

В субтропических лесах Азии фитомасса меняется от 200 до 400 т/га, в тропических лесах фитомасса несколько выше и меняется от 180 до 500 т/га.

В следующей таблице приведены подобные данные для тундровых, болотных, травяных и древесно-травяных и пустынных экосистем Азии.

Всего рассмотрено 38 типов экосистем из них 70% расположены в России и 30% на юго-востоке континента. В кустарниково-травяных экосистемах фитомасса меняется от 11 т/га в настоящей степи до 38 т/га в травяных болотах. Запасы фитомассы в травяных экосистемах Европы и Азии близки. Самый высокий запас фитомассы (88 т/га) установлен в облесенных саваннах Индии, вероятно, за счет деревьев.

В следующей таблице приведены данные о запасах подстилки и депонированных в ней элементах питания в лесных экосистемах Азии. Всего рассмотрено 28 типов экосистем, и это усредненные данные для 2 - 13 отдельных экосистем.

В бореальной зоне подстилка максимальна в лиственничных и еловых редколесьях севера - 56 т/га и минимальна в березовых лесах - 8 т/га. Очень низкие запасы подстилки уставлены для тропических лесов - 2-5 т/га.

В следующей таблице приведены данные о запасах мортмассы и депонированных в ней элементов питания для тундровых, болотных, травяных и травяно-кустарниковых экосистем Азии. Всего рассмотрен 21 тип экосистем и это усредненные данные для 2 - 9 отдельных экосистем.

Самые высокие запасы мортмассы характерны для травяных болот Западной Сибири (115 т/га) в связи с большим накоплением торфа. В субтропической и тропической зонах запасы мортмассы меняются от 3 т/га в псаммофитных пустынях до 8 т/га в степях субтропической зоны.

**В главе 2 «Экосистемы Евразии», раздел 2.5 «Потребление и возврат элементов питания в экосистемах» рассматривается чистая первичная продукция различных экосистем Европы и потребление ими элементов питания - N, P, K, Ca, Si**.

В таблице приведены данные о продукции и потреблении элементов питания для формирования продукции в лесных экосистемах Европы. Всего рассмотрено 18 типов экосистем и это усредненные данные для 2 -11 отдельных экосистем. Чистая первичная продукция в лесах Европы изменяется от 3 т/га*год в березовых редколесьях субарктической зоны до 13,5 т/га*год в мелколиственных лесах умеренной зоны и еловых лесах бореальной зоны. Судя по данным таблицы 13, в лесах потребление элементов зависит не столько от величины продукции, сколько от индивидуальных требований определенного вида растений.

Таблица 13.

Потребление элементов питания в лесных экосистемах Европы, в кг/га*год.

| **Тип экосистемы** | **Продукция, т/га*год** | **N** | **P** | **K** | **Ca** | **Si** |
|---|---|---|---|---|---|---|
| березовые редколесья субарктической зоны | 3 | 43 | 4,5 | 15 | 16 | 2,6 |
| широколиственные буковые леса умеренной зоны | 11,3 | 151 | 13,2 | 60 | 81 | - |
| еловые леса бореальной зоны | 13,3 | 81 | 10 | 41 | 59 | 19 |
| мелколиственные леса умеренной зоны | 13,5 | 117 | 37 | 62 | 127 | 3 |

В таблицу 3 включены данные о продукции и потреблении элементов питания для тундровых, болотных, травяных и травяно-кустарниковых экосистем Европы. Всего рассмотрено 20 типов экосистем и это усредненные данные для 2 - 13 отдельных экосистем (табл. 14).

Таблица 14.

Потребление элементов питания для тундровых, болотных, травяных и травяно-кустарниковых экосистем Европы, в кг/га*год

| **Типы экосистем** | **Продукция, т/га*год** | **N** | **P** | **K** | **Ca** | **Si** |
|---|---|---|---|---|---|---|
| тундры | 1,5 | 16,5 | 2 | 7 | 8 | 2,5 |
| болота | 5,7 | 73 | 3 | 42 | 23 | 11 |
| луга | 15 | 196 | 15 | 91 | 109 | 189 |
| степи | 22 | 226 | 25 | 139 | 223 | 311 |

В данной группе экосистем потребление химических элементов в первую очередь зависит от величины продукции - чем выше продукция, тем больше потребление элемента. Однако, различия в величинах продукции и величинах потребления не сопоставимы. В данном ряду экосистем продукция увеличивается от тундры к степям в 15 раз, потребление азота в 14 раз, потребление фосфора в 13 раз, калия в 20 раз, кальция в 28 раз, кремния в 125 раз. Потребление азота и фосфора определяется величиной продукции. Потребление калия и кальция в экосистемах не соответствует изменениям продукции, оно значительно больше. Особые изменения характерны для кремния, он накапливается в экосистемах, где доминируют злаки. т. е. в лугах и степях.

В следующей таблице приведены данные об интенсивности возврата химических элементов в подстилку и почву в лесных экосистемах Европы. Всего рассмотрено 17 типов экосистем и это усредненные данные для 2 - 9 отдельных экосистем.

В следующей таблице 15 рассматривается интенсивность поступления ОВ и элементов питания в подстилку и почву тундровых и болотных экосистем с полным опадом. Всего рассмотрено 7 типов экосистем и это усредненные данные для 2 - 4 отдельных экосистем.

Возврат элементов питания в лесных и болотных экосистемах обычно ниже потребления, в связи с рядом причин:

1. В лесах часть элементов питания закрепляется в истинном приросте.
2. Часть отпада (т.е. стволов) не учитывается и поэтому данные по возврату элементов занижены.
3. Осенью часть элементов питания в древесных породах ретранслоцируется из отмирающих органов в живые и поэтому исследователь регистрирует что возврат элементов ниже потребления.
4. В таких экосистемах как болота и тундры происходит нарастание торфяной массы, за счет чего снижается возврат элементов питания.

Кроме этих причин, в травяных экосистемах в отдельные годы потребление превышает возврат, иногда в 2 раза, в другие же годы, наоборот.

Понятно, что оценка возврата элементов всегда меньше потребления, что с одной стороны связано с естественными причинами, а с другой стороны недоучетом возврата элементов с падающими стволами и отмирающими корнями. Интенсивность отмирания корней, в особенности мелких мы до сих пор не имеем возможности учитывать.

В Азии запасы фитомассы рассматриваются по такой же схеме, как и в Европе (табл. 15).

Таблица 15.

Запасы фитомассы в лесных экосистемах Азии

| **Тип экосистемы** | **ОВ, т/га** |
|---|---|
| Субарктические кедровые стланники, лиственничные и еловые редколесья | 64 |
| Бореальная зона Северная тайга | 80-110 |
| Бореальная зона Средняя тайга | 110-200 |
| Бореальная зона Южная тайга | 150-250 |
| Леса умеренной зоны | 140-240 |
| Леса субтропической зоны | 210-420 |
| Леса тропической зоны | 180-500 |
| Горные леса | 100-485 |

С севера на юг идет постоянное увеличение запасов фитомассы, от лесотундры вплоть до южной тайги минимальные запасы увеличиваются до 150 т/га, максимальные до 250 т/га. В лесах умеренной зоны запасы фитомассы практически такие же, как в южной тайге. Значительное увеличение запасов фитомассы происходит в субтропической зоне, где минимальная фитомасса составляет 210 т/га, а максимальная 420 т/га.

Наиболее высоки запасы фитомассы в тропиках, где максимальная фитомасса достигает 500 т/га. Фитомасса горных лесов несколько ниже, чем в тропиках.

В целом фитомасса лесов от лесотундры к тропическим влажным лесам возрастает почти в 8 раз. При этом запас азота увеличивается в 7 раз, фосфора всего лишь в 1,5 раза, калия в 3 раза, кальция в 3,5 раза, кремния в 3 раза.

Наблюдается обеднение питательными элементами с севера на юг. Изменение запасов азота идет параллельно с изменением запасов фитомассы. Запасы фосфора изменяются непропорционально запасам фитомассы и азота.

Так, в лесах лесотундры соотношение азота и фосфора составляет 10, в южной тайге - 10, в лесах умеренной зоны - 9, в субтропических лесах - 9, в тропических лесах отношение 30.

Таким образом, отношение ***N/P*** практически не меняется от лесотундры к субтропическим лесам и составляет в среднем 9-10, оно резко возрастает в тропиках до 30 в связи со снижением концентрации фосфора в тканях тропических растений.

Запасы калия увеличиваются с севера на юг, составляя в среднем в лесотундре 350 кг/га, в тайге 250, в лесах умеренной зоны - 400, в субтропиках - 600, в тропиках 780 кг/га. Содержание калия возрастает от таежных лесов (250 кг/га) к тропическим (780 кг/га), т.е. в два раза, что означает уменьшение концентрации калия в органах тропических растений, вероятно за счет большого количества древесины.

Содержание кальция минимально в северной тайге (в среднем 400 кг/га) и достигает максимума в субтропических влажных лесах (в среднем 1560 кг/га). От лесотундры к тропикам и субтропикам концентрация кальция, также, как и калия уменьшается. Единственным элементом, концентрация которого повышается от севера к югу, является кремний. Содержание его в листьях тропических и субтропических растений достигает 1,1-1,5 % от сухой массы растения.

Средняя фитомасса бореальных болот составляет 15 т/га, соотношение между фосфором и азотом 1:10, содержание калия и кальция равно, содержание кремния очень высоко и почти достигает концентрации калия и кальция (табл. 16).

Содержание азота и фосфора и отношение между этими элементами характерно для травянистой растительности мезофитных лугов. Содержание кальция в 2 раза выше, чем калия, и очень высоко содержание кремния, оно два раза превышает содержание азота.

Таблица 16.

Запасы фитомассы и элементов питания в болотных и травяных экосистемах Азии

| **Тип экосистемы** | **ОВ, т/га (среднее)** | **Запасы элементов питания, кг/га** | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | **N** | **P** | **K** | **Ca** | **Si** |
| Бореальные болота | 15 | 100 | 10 | 60 | 60 | 50 |
| Мезофитные луга | 18 | 220 | 17 | 104 | 194 | 420 |
| Луговые и настоящие степи | 16 | 150 | 15 | 80 | 140 | 220 |
| Сухие степи | 11 | 120 | 11 | 60 | 50 | 100 |
| Субтропические злаковые луга | 16 | 55 | 11 | 80 | - | - |
| Тропические саванны | 15 | 120 | 15 | 40 | 63 | - |
| Горные травяные экосистемы | 12 | 125 | 12 | 65 | 70 | 70 |

В степях (луговые + настоящие) несколько понижается общая фитомасса и запасы всех элементов, включая кремний, однако соотношение между элементами таково же, как и в лугах. По сравнению с лугами, понижено содержание кремния.

Травяная растительность сухих степей содержит такое же процентное количество азота и фосфора как в луговых и настоящих степях, но отличается содержанием калия и кальция. В сухих степях калия больше, чем кальция. Понижается содержание кремния.

Субтропические злаковые луга отличаются от лугов умеренной зоны понижением концентрации азота и повышением концентрации фосфора.

Растительность саванн отличается в сравнении с умеренными степями и лугами пониженным содержанием калия и кальция.

Растительность горных травяных экосистем отличается пониженным содержанием кальция и кремния в связи с тем, что в растительности горных травяных экосистем большинство видов представлено разнотравием, где концентрации кальция и кремния намного ниже, чем в злаках.

**Продукция лесов Азии и потребление ими элементов питания.** Наименьшая продукция характерная для субарктических лесов - 2,8 т/га*год, в бореальной зоне продукция различных лесов меняется от 4,0 т/га*год в лиственничниках с.т. до 13,0 т/га*год в сосняках южной тайги, продукция лесов умеренной зоны лежит в тех же пределах, что и в лесах бореальной зоны, самая высокая продукция отмечена в березняках – 10,5 т/га*год. Резко повышается продукция лесов в субтропической зоне, где она меняется от 13,0 т/га*год в вечнозеленых широколиственных лесах до 24,5 т/га*год во влажных южных лесах. Максимальна продукция в тропической зоне, где она может достигать 30,5 т/га*год во влажных лесах.

В Азии с севера на юг продукция изменяется в 10 раз. Потребление азота в рассматриваемом ряду лесов изменяется от 27 до 257 кг/га*год и соответствует изменениям величины продукции.

Пределы потребления фосфора от 3 до 30 кг/га*год и не соответствуют росту продукции, потребление фосфора максимально в тропических манграх. Отношение

потребления азота к потреблению фосфора меняется в широких пределах от 8 в лиственничниках северной тайги до 20 в березняках умеренной зоны.

Потребление калия лесами изменяется от 10 кг/га*год в березняках умеренной зоны до 160 кг/га*год во влажных тропических лесах, концентрация калия очень изменчива и варьирует в фитомассе различных лесов в 1,6 раз.

Потребление кальция деревьями, растущими в разных зонах, меняется от 20 кг/га*год в субарктических лесах до 262 кг/га*год во влажных южносубтропических лесах, потребление его в расчете на единицу продукции меняется в три раза и максимально в березняках умеренной зоны.

Потребление кремния на единицу продукции в различных лесах чрезвычайно изменчиво – оно минимально в субарктических лесах (1,5) и максимально в смешанных широколиственных лесах субтропиков (34). Показано, что потребление основных элементов питания очень изменчиво и зависит, прежде всего, от породы деревьев.

Продукция и потребление элементов питания для формирования продукции в тундровых, болотных, травяных, древесно-травяных и пустынных экосистемах Азии рассмотрена на примере 26 типах экосистем.

В ряду не лесных экосистем минимальная продукция показана для субарктических тундр и тропических пустынь, т.е. для самых северных и самых южных экосистем Азии. Максимальная продукция (42 т/га*год) найдена для травяных болот. В травяных экосистемах различного типа - луга, саванны - продукция меняется от 13 т/га*год до 26 т/га*год и мало зависит от широты местности.

Тундры и пустыни, близкие по продукции и потреблению фосфора, калия и кальция, резко отличаются по потреблению азота и кремния, оно выше в пустынях в 5-6 раз. Потребление азота травяными экосистемами Азии меняется от 80 кг/га*год в субтропических злаковых лугах до 400 кг/га*год в травяных болотах умеренной зоны. Потребление азота на единицу продукции в различных травяных экосистемах приблизительно одинаково, отношение составляет 9-10.

Потребление фосфора изменяется от 9 до 100 кг/га*год, потребление фосфора на единицу продукции меняется в более широких пределах, чем потребление азота от 0,6 до 2,2. Потребление калия в травяных экосистемах на единицу продукции изменяется в 1,5 раза. Потребление кальция изменяется в 6 раз, концентрация кальция в продукции изменяется приблизительно в 2,5 раза. Потребление кремния в травяных экосистемах Азии отличается в 17 раз и зависит, не столько от продукции экосистемы, сколько от концентрации кремния в травостое. Наиболее богата кремнием растительность травяных болот, наименее богата растительность субтропических степей, что вероятно, связано, с различной концентрацией кремния в растениях различных фитоценозов.

Интенсивность возврата элементов питания в подстилку и почву в лесных экосистемах дана на примере 14 типах различных экосистем.

Возврат элементов питания в почву в лесных экосистемах значительно ниже их поступления — 37% для азота, 28% для фосфора и всего 17% для калия, кальция 87% от его поступления. Подобная структура возврата свидетельствует об интенсивной ретранслокации азота, фосфора и калия из стареющих органов растений в живые ткани, а также о значительном вымывании элементов питания из листвы, особенно велик последний процесс в тропических лесах.

Водами выщелачиваются практически все элементы, в основном из листвы растений. В субтропических лесах возврат азота со стволовыми и кроновыми водами составил 7% от общего возврата для широколиственных и 14% для хвойных лесов. Практически не выщелачивался фосфор, довольно активно вымывался кальций (около 15% от общего возврата).

Очень велика оказалась интенсивность выщелачивания калия и магния. Поступление в почву калия с водами, просачивающимися сквозь кроны, достигало 60% от

общего возврата, магния 45%. Вымывание калия наиболее велико в тропических дождевых лесах.

**Бюджет элементов питания в экосистемах**.

Очень важным разделом в учении о биотическом круговороте является полный баланс углерода и элементов питания с учетом процессов потребления элементов корнями, транслокации их в надземную часть, ретранслокации из одних органов растений в другие (из надземной части в корни в травяных экосистемах и из надземной части в стволы, ветки и корни в лесах).

Отмирания фитомассы, поступления элементов питания в почву с отмирающими надземными и подземными органами, закрепления элементов питания в гумусе и вымывание элементов питания из почвы, а также выход элементов питания из экосистемы с поверхностным боковым и вертикальным почвенным стоком.

Очень трудно, а может быть невозможно, изучить все процессы, формирующие круговорот, поскольку, для некоторых процессов нет методик, учитывающих движение элементов в этом процессе, кроме того, нам очень мало известно, что привносится в экосистему, а что удаляется из нее с ветром.

Крайне мало изучен перенос элементов из одной экосистемы в другую наземными и почвенными животными (в напочвенном ярусе полевки, ящерицы и крупные наземные беспозвоночные, в почве - кроты, земляные черви и другие беспозвоночные).

Таким образом, мы не можем оценить интенсивности всех процессов, происходящих в экосистеме и, поэтому, не знаем насколько точен баланс химических элементов, рассчитанный по основным, но не по всем, процессам входа и выхода в экосистему.

Значительное продвижение в изучении баланса химических элементов было сделано в 1960-1990 годах прошлого столетия. Приведем лишь два примера баланса элементов питания в наиболее изученных экосистемах - в лесу (табл. 17) и в степи (табл. 18).

Таблица 17.

Соотношение миграционных и циклических потоков элементов питания в ельнике и дубраве (по Ремезову, 1962; Базилевич, Титляновой, 1980; Базилевич, Шитиковой, 1989).

| **Показатель** | **N** | | **P** | | **K** | | **Ca** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Ельник** | **Дубрава** | **Ельник** | **Дубрава** | **Ельник** | **Дубрава** | **Ельник** | **Дубрава** |
| **Интенсивность потоков, кг/га*год:** | | | | | | | | |
| Поступление с атмосферными осадками | 4,8 | 6,1 | 0,9 | 1,2 | 4,8 | 4,9 | 9,6 | 10 |
| Участие во внутреннем биотическом цикле | 8 | 38 | 3,7 | 2 | 27 | 17 | 0 | 0 |
| Участие во внешнем биотическом цикле | 74 | 84 | 7,9 | 11,6 | 50 | 83 | 69 | 120 |
| Вынос с почвенно-грунтовым стоком | 10,5 | 3,6 | 0,7 | 0,1 | 27,1 | 4 | 56 | 34 |
| **Баланс в экосистеме** | -0,57 | +2,5 | +0,2 | +1,1 | -22,3 | +0,9 | -46,4 | -24 |
| **Отношение выноса из экосистемы к внешнему биотическому циклу** | 0,14 | 0,04 | 0,09 | 001 | 0,54 | 0,05 | 0,81 | 0,28 |

Таблица 18.

Бюджет элементов питания в заповедной луговой степи, Курская область (по Базилевич, Семенюк, 1986)

| **Процесс** | **Интенсивность, кг/га*год** | | | |
|---|---|---|---|---|
| | **N** | **P** | **K** | **Ca** |
| *Потребление из почвы:* | 223 | 29,2 | 104 | 254 |
| Транслокация в надземные органы | 92 | 12,4 | 80 | 92 |
| Ретранслокация в корни | 5 | 0 | 49 | 0 |
| Выщелачивание из надземной фитомассы дождями | 0,5 | 1 | 10 | 2 |
| *Поступление в почву:* | | | | |
| С корневыми выделениями | 0 | 0 | 25 | 0 |
| При разложении подстилки | 87 | 11,4 | 21 | 90 |
| При разложении подземной мортмассы | 136 | 16,6 | 48 | 162 |

Приведенный материал показывает, насколько различна интенсивность потоков одних и тех же элементов в разных экосистемах.

В таблице 19 приведем насколько различна интенсивность потребления элементов питания растениями из почвы – основного потока элементов круговорота для трех различных экосистем: еловый лес, дубовый лес, луговая степь.

Таблица 19.

Интенсивность потребления элементов питания растениями из почвы

| | **Интенсивность, кг/(га*год)** | | | |
|---|---|---|---|---|
| | N | P | K | Ca |
| Ельник | 74 | 8,0 | 50 | 69 |
| Дубрава | 84 | 11,6 | 83 | 120 |
| Луговая степь | 223 | 29,2 | 104 | 254 |

Разница в потреблении химических элементов в разных экосистемах значительна. Потребление растениями луговой степи калия в 2 раза больше, чем ельником, азота в 3 раза, фосфора в 3,6 раза и кальция в 3,7 раза.

Приведенный баланс элементов в трех различных экосистемах показывает, что, как чистая первичная продукция, так и потребление элементов питания в различных экосистемах может отличаться в два-три раза.

**В третьей главе описаны экосистемы Северной Америки,** ней рассмотрены такие же разделы, как и в предыдущей. Проанализированы арктические, субарктические, хвойные и лиственные леса субарктической зоны.

Однако, растительность Северной Америки очень сильно зависит от океана и, вдоль океанских побережий, формируются специфические североамериканские леса, которых нет в Евразии - притихоокеанские горные гумидные высокоствольные, притихоокеанские горные сухие сосновые, мангры, горные леса из секвойи, дубовые с гикори.

В таблицах приведены данные по запасам органического вещества и элементов питания в 19 типах лесов. Самые низкие запасы фитомассы найдены в лесотундровых редколесьях Аляски - 44 т/га, в бореальных лесах фитомасса меняется от 108 - 223 т/га - фитомасса близка к фитомассе еловых и сосновых лесов Европы; в умеренных лесах запасы фитомассы составляют от 137 - 745 т/га.

Фитомасса близка к фитомассе умеренных лесов Европы, выделяются лишь притихоокеанские горные гумидные высокоствольные леса с фитомассой 745 т/га.

В Евразии фитомасса субтропических лесов меняется от 100 - 400 т/га, в Северной Америке практически в тех же пределах, выделяются лишь горные леса из секвойи, фитомасса которых достигает 1600 т/га.

В таблице Продукция и потребление химических элементов для формирования продукции в лесных экосистемах Северной Америки приведены данные по тем же экосистемам, для которых были приведены запасы.

Самая низкая продукция характерна в лесотундровых редколесьях Аляски - 1 т/га*год. В бореальных лесах продукция меняется от 5-14 т/га*год, что соответствует изменению продукции в лесах Европы.

В лесах умеренной зоны продукция меняется от 5-13 т/га*год, что подобно продукции европейских лесов умеренной зоны.

В субтропических лесах изменение продукции лежит в пределах от 10-14 т/га*год, и это ниже изменения продукции в лесах субтропической зоны Евразии и Азии.

Особый интерес представляет величина продукции в лесах секвойи, которая составляет 14 т/га*год, что близко к продукции смешанных приатлантических лесов – 13,4 т/га*год.

Несмотря на большие отличия в запасах древесины, чистая первичная продукция лесов Северной Америки лежит в тех же пределах, что и продукция лесных экосистем Евразии.

**Потребление химических элементов в лесных экосистемах Северной Америки.** Самое низкое потребление N, P, K, Ca в лесотундровых редколесьях, оно повышается в 5 раз в бореальной зоне.

В лесах умеренной зоны приводятся данные по 8-ми лесным экосистемам, продукция в которых изменятся от 5 до 15 т/га*год, потребление азота от 30 до 140 кг/га*год, потребление фосфора от 3,5 до 14,5 кг/га*год, потребление калия от 15 до 65 кг/га*год, кальция от 20 до 105 кг/га*год.

Минимальной продукции соответствует минимальное потребление N, P, K, в то время как потребление кальция повышено. Максимальной продукции дубовых лесов соответствует максимальное потребление N, K, Ca, в то время как фосфор в наибольшей концентрации потребляется широколиственно-хвойными лесами. Количество элементов, требуемое для построения единицы продукции, в субтропических лесах несколько отличается по сравнению с умеренными лесами — концентрация азота в приросте единицы фитомассы варьирует в пределах от 8,7 до 12,6, фосфора от 0,8 до 1,4, калия от 6,1 до 9,1, кальция от 9,4 до 14,5.

Наибольшая потребность в азоте и фосфоре установлена для мангровых лесов, в калии - для заболоченных лесов и кальции - для хвойно-жестколиственных лесов. Минимальная требовательность к азоту отмечена для заболоченных лесов, потребность в фосфоре, калии и кальции - минимальна для ксерофитных редколесий, при этом требовательность к азоту в этих лесах средняя.

Большая требовательность к азоту и фосфору, как уже отмечалось — в манграх, заболоченные леса наиболее требовательные к калию при умеренной требовательности к другим элементам.

Отметим, что прирост секвойи, как и требовательность к элементам питания, средние по сравнению с остальными лесами данной зоны. Отношение максимальной требовательности любого элемента к минимальному лежит в пределах 1,5-1,8. Отметим, наибольшая вариабельность - у фосфора, что неоднократно отмечалось ранее.

Остается не ясным, с чем связаны различия потребления элементов — со спецификой химического состава определенного вида растений или с концентрацией питательных элементов в почвах различных лесов.

**В разделе 3.6, который описывает бюджет для экосистем Северной Америки, приведены неполные бюджеты для нескольких лесных экосистем**. Здесь рассматриваются бюджеты азота, фосфора и калия, но не приводятся данные о бюджете органического вещества.

Наиболее полно рассмотрен круговорот азота для подстилки лиственного леса на водоразделе (Gosz, 1977), (см. табл. 20), а также трехгодичный бюджет азота для трех видов прерий, (см. табл. 21).

Таблица 20.

Бюджет химических элементов в подстилке лиственного леса на водоразделе, по данным Gosz, 1977

| Процесс | Интенсивность, кг/га*год, N | Интенсивность, кг/га*год, ОВ |
|---|---|---|
| **Вход в подстилку:** | | |
| Наземный опад | 54 | 5600 |
| Поступление с осадками | 5,6 | - |
| Выщелачивание из крон и стволов | 10 | 115 |
| Опад корней | - | 960 |
| **Выход их подстилки:** | | |
| Поступление из подстилки в почву | 0,08 | - |
| Потребление для построения ANP | 82 | - |

Примечание: запас подстилки - 46,8 т/га.

Бюджет элементов в подстилке в значительной мере складывается их тех же обменных процессов, что и в древостое, но имеет такие дополнительные потоки, как вымывание элементов из подстилки в почву и разложение тонких корней.

Таблица 21.

Потребление, перенос и освобождение азота, кг/га*год

| Процесс | Прерия | | |
|---|---|---|---|
| | Низкотравная | Смешанная | Высокотравная |
| Потребление для создания ANP | 22,3 | 28,5 | 26,0 |
| Потребление для создания BNP | 47,0 | 48,6 | 32,9 |
| Общее потребление | 69,3 | 77,1 | 58,9 |
| Переход из надземной фитомассы в ветошь | 12,8 | 23,8 | 21,2 |
| Переход из ветоши в подстилку | 15,3 | 33,7 | 23,8 |
| Освобождение из подстилки | 12,1 | 26,2 | 20,4 |
| Освобождение из подземных органов | 39,4 | 26,5 | 61,0 |
| Общее освобождение | 51,5 | 52,7 | 81,4 |

Примечание: Во время нашей работы на Карачинском стационаре проводились подобные опыты в трех травяных экосистемах - степной, луговой и болотной. Американские данные по прериям и, параллельно, наши данные по луговой степи и мезофитному лугу различаются в главной статье баланса — потребление азота из почвы. Для мезофитного луга эта величина составляет 385 кг/га*год, для луговой степи - 330 кг/га*год. Полученная величина потребления азота растительностью прерий в Америке в 5-6 раз меньше. Подобная разница в потреблении связана не с различными условиями существования экосистем, а с разными методиками определения общего потребления азота. Американские ученые обычно не учитывали полный прирост подземных органов, а следовательно, не могли учесть полного потребления азота фитоценозом.

**Латинская Америка и Карибский бассейн.**

Растительность Южной Америки резко отличается от растительности Северной Америки и, в основном, является тропической. Главным фактором, влияющим на растительность, ее запасы и продукцию являются осадки, которые, в разных частях Южной Америки и на разной высоте гор, изменяются от 1000 до 5000 мм в год.

В таблице «Запасы фитомассы и депонированных в ней элементов» приведены данные для 9 типов лесов Южной Америки. Полная фитомасса лесов (надземная + подземная) в Южной Америке наиболее высока для влажных олиготрофных лесов (490 т/га) и минимальна для сухих смешанных полулистопадных лесов (116 т/га). В субтропиках величина фитомассы лесов составляет около 400 т/га и в умеренной зоне снижается до 160 т/га.

Удивительно, что несмотря на большое количество осадков и высокую температуру фитомасса тропических лесов Южной Америки не превышает фитомассу лесов Северной Америки. Объяснением такого фактора может служить только одно — бедность почвы питательными элементами, которые выносятся из почвы и подпочвы частыми и мощными потоками воды.

Влажные и дождевые, вечнозеленые и смешанные леса тропической зоны, не обладая самой высокой фитомассой, содержат в своих органах наибольшее количество питательных элементов. По сравнению с дубовыми лесами умеренной зоны, концентрации фосфора, калия и кальция в тропических лесах в 1,5 раза выше. Не взирая на большое количество дождей, леса тропической зоны содержат повышенное, по отношению к лесам умеренной зоны, содержание фосфора, калия и кальция.

Продукция тропических лесов Южной Америки меняется от 14 - 27 т/га*год, а в манграх составляет 15 т/га*год. Потребление азота изменяется 130-235 кг/га*год, фосфора 12,5 - 14 кг/га*год, калия 90 -140 кг/га*год, кальция 156 - 210 кг/га*год.

Продукция субтропических лесов составляет 21 т/га*год, а лесов умеренной зоны - 14 т/га*год. Потребление азота, фосфора и калия в лесах субтропической и умеренной зоны практически одинаковое, за исключением кальция — потребление которого в 2 раза выше в субтропических лесах.

В таблице «Запасы фитомассы и депонированных в ней элементов питания в саванных, травяных, кустарниковых и пустынных экосистемах Южной Америки» приведены данные для 9 типов экосистем. В тропических саваннах запас надземной фитомассы может достигать 23 т/га, запас корней очень невелик – травы плохо обеспечены питательными элементами, выпас животных в саванне снижает её надземную фитомассу почти в 2 раза. В субтропический зоне в пампах запас фитомассы достигает 19 т/га.

Продукция в саваннах и пампах Южной Америки меняется следующим образом — в саваннах ANP - 13 т/га*год, BNP - 3 т/га*год, NPP - 16 т/га*год, а в пампах NPP составляет 22 т/га*год.

Травяные саванны и пампы отличаются последовательностью элементов питания по величине накопления. Продукция памп составляет 22 т/га*год, продукция саванн 16 т/га*год, т.е продукция саванн превышает продукцию памп в 1,4 раза. Сумма потребления химических элементов в пампах составляет 1363 кг/га*год, а в саваннах 731 кг/га*год, т.е отношение величин 1,9.

Отношение величин продукции и величин потребления элементов показывает, что зольность растений в пампах гораздо выше, чем в саваннах. Не одинаков также порядок элементов в их накоплении для создания продукции - в саваннах Si- N- K- Ca- S- P, а в пампах Ca- N- K- Si- S- P.

Подчеркнем, что главным элементом в потреблении в саваннах является кремний, а в пампах – кальций. Такие различия связаны, вероятно, со спецификой химического состава ведущих видов растений в сравниваемых экосистемах.

Бюджет органического вещества во влажном тропическом лесу рассчитан приблизительно на основе оценок Дж.Грейса и авторов книги и приведен в таблице 22.

Таблица 22.

Бюджет органического вещества во влажном тропическом лесу, по Дж.Грейсу.

| **Компонент фитомассы** | **Интенсивность, т/га*год** | | | |
|---|---|---|---|---|
| | **Продукция** | **Чистый прирост** | **Опад, отпад, экссудаты** | **Поступление в ПОВ** |
| Листва | 7,4 | 0,0 | 7,4 | 1,4 |
| Древесные надземные органы | 10,0 | 3,4 | 6,6 | 2,0 |
| Корни | 13,8 | 1,2 | 12,6 | 12,6 |
| Полная фитомасса | 31,2 | 4,6 | 26,6 | 16,0 |

Наибольший прирост характерен для корней и составляет 14 т/га*год, наибольшая величина чистого прироста характерна для древесины и составляет 35% от её продукции; расход, включающий опад, отпад и экссудат, максимален для корней и составляет почти 100% от их продукции.

Отметим, что опад листвы равен её продукции. Доля поступления в почву от чистого прироста максимальна для корней и составляет почти 100% их прироста. Для листвы и древесных надземных органов эта доля одинакова - 20 % от их прироста.

На основании приведенных данных и, используя опубликованные концентрации химических элементов в отдельных компонентах экосистемы, а также в дождевых водах, Н.И. Базилевич и Т.Е. Шитиковой построен бюджет питательных элементов во влажном тропическом лесу Амазонии.

**Экосистемы Африки.** Построение текста в главе «Экосистемы Африки» соответствует предыдущим главам. Поэтому, сразу перейдем к экспериментальной оценке запасов фитомассы и её продукции в различных экосистемах Африки. Для лесов Африки определены запасы продукции и запасы элементов питания для 13 экосистем различного типа.

Во влажных тропических вечнозеленых лесах надземная фитомасса меняется от 300 до 500 т/га, особую группу лесов, включающую горные дождевые составляют древостои с фитомассой приблизительно 300 т/га, фитомасса субтропических горных и саванновых лесов, тропических сухих лесов и мангр лежит в диапазоне 100-200 т/га.

Интервал запаса фитомассы лесов в Африке очень велик, от 100 т/га в субтропических саванновых лесах до 500 т/га в тропических влажных вечнозеленых лесах.

Запасы азота изменяются от 500 до 1800 кг/га, фосфора от 45 до 150 кг/га, калия от 350 до 1680 кг/га, кальция от 700 до 2300 кг/га, сера от 45 до 355 кг/га. Максимальные запасы всех элементов приурочены к влажному вечнозеленому лесу Конго, фитомасса которого на 20% ниже максимальной. Самые низкие запасы химических элементов установлены для горных лесов субтропической зоны, фитомасса их выше, чем саванновых лесов на 30%. В большинстве лесов наиболее велико накопление кальция, за ним следует азот и, в ряде случаев, калий, на последнем месте находится фосфор.

Фитомасса в саваннах зависит от их облесенности, в чисто травяной тропической саванне Сенегала надземная фитомасса трав достигает 5 т/га, подземная - 14 т/га. В тропической облесенной саванне Ганы надземная фитомасса трав составляет 7,7 т/га, деревьев и кустарников - 55 т/га, общая подземная фитомасса - 4 т/га, полная фитомасса достигает 67 т/га.

В кустарниковых горных саваннах полная фитомасса составляет 12 т/га. Минимальный запас фитомассы характерен для субтропической травяной саванны - 5 т/га. Максимальные запасы фитомассы в экосистемах пустынь меняются от 1,8 т/га в сухосолянковых субтропических пустынях до 7,7 т/га в приморских песках Египта.

Продукция и потребление элементов питания. Данные по чистой первичной продукции приведены для девяти лесных экосистем без разделения на надземную и подземную продукцию. Чистая первичная продукция в лесах Африки меняется от 10 т/га в субтропических горных лесах до 26 т/га в тропических влажных вечнозеленых лесах.

Потребление элементов питания в лесах Африки имеет своеобразные особенности. На первом месте по потреблению стоит кальций, на втором азот, и, в отличие от всех остальных лесов, на третьем месте стоит кремний, потребление которого изменяется в ряду лесов от 35 до 173 кг/га*год.

Исключением являются мангры, саванновые и горные леса, где потребление кремния меньше потребления калия. Потребление калия всегда меньше потребления кальция, в среднем 1,8 раза, вероятно калий вымывается в тропиках обильными дождями.

Содержание серы очень высоко и изменяется от 10 до 70 кг/га*год, таким образом потребление серы от леса к лесу изменяется в 7 раз, в то время как продукция всего в 2,6 раза. В небольшой степени изменяется потребление фосфора от 11 до 14,6 кг/га*год, всего в 1,3 раза. Анализ показывает, что изменчивость потребления элементов питания различными лесами Африки гораздо выше, чем на других континентах.

Продукция не лесных экосистем в Африке изменяется очень широко, так, в папирусо-тростниковом болоте надземная продукция достигает 93 т/га, минимальная продукция - 2 т/га в горных кустарниково-злаковых сообществах субтропического пояса. Продукция травяных саванн различна для субтропиков и тропиков. В субтропиках надземная продукция травяной саванны составляет 2 т/га, подземная 4 т/га, в тропической травяной саванне надземная - 11,5 т/га, подземная - 16 т/га.

Самым своеобразным ландшафтом Африки являются папирусово-тростниковые болота, продукция которых достигает 93 т/га*год, что в 3,5 раза выше максимальной продукции лесов Африки, потребление N в 4,5 выше, потребление K выше в 8,8 раза, Ca в 1,7 раза, Si 11,7 раза, S в 4 раза, P в 3,3 раза больше. В отличие от наиболее продуктивного тропического леса, потребление кремния и калия в 10 больше, потребление азота, серы и фосфора соответствует продукции болот, очень низкое в сравнении с другими элементами потребления кальция. И по продукции, и по потреблению элементов папирусовые болота отличаются от всех других экосистем Африки.

Продукция травяных саванн очень велика. Она достигает 28 т/га*год, из них надземная часть составляет 42 %, подземная 58%. По величине потребления элементы располагаются в следующий ряд: кремний, азот, калий, кальций, сера и фосфор. В отличие от большинства травяных экосистем на первом месте в потреблении стоит кремний, потребление которого в 1,7 раза больше, чем азота, на третьем месте калий, потребление которого немного больше, чем кальция, на последнем месте стоит фосфор. Отношение азота к фосфору достигает 12 раз, что близко к подобному отношению в других травяных экосистемах.

Характерным элементом покрова Африки являются пустыни. Продукция пустынных экосистем как в субтропической, так и в тропической зонах изменяется в 10 раз от 0,5 т/га до 5 т/га. Минимальная величина продукции характерна в сухосолянковых тропических пустынях (0,5 т/га) и максимальная (5 т/га) в интразональных тропических и сочно-солянковых субтропических пустынях. Наиболее низко, по сравнению с продукцией, изменение потребления азота - всего в 3 раза, близко, по сравнению с продукцией, потребление кальция и фосфора (10 и 15 раз соответственно), изменение потребления всех других элементов превосходит изменение продукции, наиболее резко (в 210 раз) изменяется потребление натрия - от 0,6 кг/га*год в субтропических полупустынях до 126 кг/га*год в сочно-солянковых пустынях тропического пояса.

Невозможно составить бюджет для органического вещества в различных экосистемах Африки в связи с отсутствием систематических определений. Есть только цифры, касающиеся разных статей бюджета. Например, во влажном вечнозеленом лесу Ганы опад листвы 7 т/га, отпад ветвей 3,5 т/га, отпад стволов 10 т/га, всего 20,5 т/га. Продукция этого же леса составляет 26 т/га*год, что близко к величине общего опада и отпада стволов. Данных о разложении мортмассы в лесах Африки крайне недостаточно, приводим лишь один пример. Разложение подстилки в тропических лесах Африки происходит очень быстро. Мертвые листья во влажных вечнозеленых и полулистопадных лесах минерализуются за 0,2 — 0,4 года, опавшие ветки — за 1-2 года, и только древесные остатки среднего размера разлагаются достаточно медленно: требуется около 9 лет для исчезновения такого количества древесины, которое поступает ежегодно в подстилку с опадом. Полный оборот углерода для лесов Африки получен лишь в математических моделях. Очень хорошее совпадение наблюдается для вечнозеленых тропических лесов, экспериментальные цифры 26 т/га*год, по результатам моделирования 27 т/га*год. Для саванн данные расходятся, возможно, в связи с тем, что в эксперименте и в модели были разные типы саванн. Результаты моделирования для облесенных саванн - 10,4 т/га*год, данные в эксперименте для облесенных тропических саванн — 24,5 т/га*год. Оценка в данном случае может меняться в зависимости от облесенности саванны. В целом результаты моделирования близки к результатам натурных исследований.

**Австралия.** Схема описания континентов одинакова, поэтому укажем лишь запасы фитомассы и её продукцию. Подземная продукция в Австралии практически не определялась, использовались оценки, которые, у разных авторов, сильно различаются.

Главными лесами Австралии, Океании, Новой Зеландии являются эвкалиптовые леса. Хвойные и широколиственные встречаются лишь в Новой Зеландии и на островах.

Минимальные оценки биомассы найдены в ксерофитных редколесьях тропической зоны - 100 т/га, максимальные - в эвкалиптовых лесах умеренной зоны - 450 т/га.

Леса занимают небольшую часть Австралии, основная её площадь занята пустынями и облесенными саваннами. Продуктивность травяных экосистем Австралии различается. Фитомасса саванн субтропической зоны - 11,5 т/га, тропической - 69 т/га, травяные туссоки умеренной зоны - без выжигания 20 лет 26,6 т/га, умеренный выпас 17 т/га. Скрэбы (кустарниковые заросли) характерная растительность Австралии, их фитомасса составляет 6,5 т/га. Фитомасса пустынь субтропического и тропического поясов - 3-7 т/га. В центральной части Австралии встречаются пустыни, полностью лишенные растительности, они занимают значительные площади.

Большая часть австралийских лесов высокопродуктивна, продукция лежит в пределах от 19 т/га*год для влажных эвкалиптовых лесов и хвойно-широколиственных лесов Новой Зеландии до 26 т/га*год для влажных лесов сложного состава. Минимальная продукция 6-10 т/га*год характерна для горных дождевых лесов Австралии. Несмотря на близкую продукцию (см. таблицу 23), порядок потребления основных элементов питания в рассматриваемых эвкалиптовых лесах различен.

Таблица 23.

Продукция и потребление элементов питания эвкалиптовыми лесами

| **Тип экосистемы** | **Продукция, т/га*год** | **N** | **P** | **K** | **Ca** | **Si** |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Влажные эвкалиптовые леса | 19,1 | 190 | 14 | 130 | 220 | 200 |
| Сухие склерофильные эвкалиптовые леса | 21,0 | 140 | 9 | 100 | 120 | 160 |

Прежде всего, отметим очень высокую концентрацию кремния в обоих лесах. Первым элементом в порядке потребления во влажных эвкалиптовых лесах является кальций, в сухих - кремний, вторым элементом во влажных лесах является кремний, в сухих - азот, третьим - во влажных - азот, в сухих - кальций.

Среди всех проанализированных лесов мира — сочетание в потреблении элементов питания - кремний на первом месте и азот на втором и кальций на первом месте, а азот на третьем встречается лишь в указанных лесах.

Для всех остальных лесов Австралии изменения в порядке потребления элементов приблизительно такие же, как и рассмотренные выше.

Продукция саванн наиболее высока в субтропической зоне - 14 т/га*год, она уменьшается до 5,5 т/га*год в тропической зоне. Продукция ксерофильных кустарников 1,5 т/га*год, продукция пустынь не превышает 2,5 т/га*год.

Рассмотрим продукцию и потребление элементов питания наиболее характерными лесами Австралии - эвкалиптовыми. Ряд потребления элементов питания в саваннах, следующий: азот, кальций, кремний, калий, сера и фосфор.

Потребление азота, кальция, кремния и калия лежит в пределах от 140 до 100 кг/га*год, серы и фосфора от 30 до 10 кг/га*год. Ксерофильные кустарники в самом большом количестве потребляют кальций — 75кг/га*год, азот и калий 25кг/га*год, кремний 10кг/га*год, серы 3кг/га*год, фосфора 0,5кг/га*год.

Галофитные пустыни имеют продукцию выше, чем склерофильные кустарники, в связи, с чем потребление элементов питания первого минимума в них выше приблизительно в 1,5 раза. Очень высоко потребление натрия и хлора - 100-110 кг/га*год. Изучался только возврат элементов в подстилку и почву в лесах, данных для травяных и кустарниковых экосистем нет.

Наибольший опад зарегистрирован для влажного эвкалиптового леса - 9,5 т/га*год, наименьший для букового леса умеренной зоны - 4 т/га*год.

Остальные статьи бюджета углерода изучены крайне неполно, и в литературе неизвестно ни одной экосистемы Австралии, где был бы количественно охарактеризован баланс органического вещества и элементов питания. Экосистемы континента Австралии изучены менее подробно, чем экосистемы всех остальных континентов.

**В заключительной главе «Универсальность процессов биотического круговорота»** биотический круговорот в наземных природных экосистемах рассматривается, как универсальная система обменных процессов, которые одинаковы для любого типа экосистемы, но изучены в различной степени.

В таблице 24 представлены процессы круговорота и оценка степени влияния на них различных факторов.

В тексте главы на различных примерах рассматривается поведение азота, фосфора, калия, кальция, кремния, серы, хлора и натрия в разных процессах биотического круговорота. В число рассматриваемых экосистем входят леса хвойные, широколиственные, тропические и субтропические, тундры, болота, луга, степные и пустынные экосистемы.

Весь материал, представленный в данной главе, позволил подойти к описанию степени сходства и различий круговоротов химических элементов на различных уровнях организации биосферы (табл. 25).

Таблица 24.

Процессы круговорота и оценка степени влияния на них различных факторов

| **Процесс** | **Химические свойства элемента и их физиологическая значимость** | **Жизненная форма, определяющая тип экосистемы и доминирующие виды** | **NPP** | **ANP** | **BNP** | **Температура** | **Осадки** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Потребление корнями для формирования NPP | +++ | ++ | +++ | ++ | ++ | + | + |
| Транслокация из корней в надземные органы | ++ | ++ | + | +++ | + | + | + |
| Вымывание осадками или перехват кроной | +++ | + | - | + | - | - | +++ |
| Ретранслокация | +++ | + | - | + | - | - | - |
| Выделение экссудатов | +++ | ++ | ? | ? | ? | ? | ? |
| Возврат в подстилку и почву: | | | | | | | |
| - с наземным опадом | + | + | + | ++ | + | + | +? |
| - с отпадом | + | ++ | + | ++ | + | + | +? |
| - с корнепадом | ++ | ++ | + | + | +++ | + | +? |
| Закрепление в истинном приросте | ++ | +++ | ++ | ++ | + | + | - |
| Минерализация: | | | | | | | |
| - подстилки | + | + | - | - | - | +++ | + |
| - подземной мортмассы | + | + | - | - | - | ++ | ++ |
| Освобождение при минерализации: | | | | | | | |
| - подстилки | +++ | - | - | - | - | + | ++ |
| - подземной мортмассы | +++ | | - | - | - | + | ++ |

Степень сходства может изменяться от тождественности до специфичности. Так, элементный качественный состав тождественен для разных организмов и универсален в пределах биосферы Земли, что было показано В.И. Вернадским. Обменные процессы

между двумя определенными компонентами тождественны в различных наземных экосистемах, а совокупность обменных процессов, организованных в циклы, универсальна для всех наземных экосистем. Соотношение между запасом вещества и интенсивностью потока тождественно для любых допустимых значений Q и I и универсально для любого звена круговорота.

Таблица 25.

Степени сходства и различий круговоротов химических элементов на различных уровнях организации биосферы (составитель Титлянова А.А.).

| **Степень сходства** | **Примеры проявления биотического круговорота** | **Тип и уровень организации системы** |
|---|---|---|
| Тождественность и универсальность | Элементный и качественный состав фитомассы | Любой таксономический и экосистемный уровень |
| | Система обменных процессов | Экосистемный уровень любого масштаба |
| | Соотношение I= f *Q | Экосистемный уровень любого масштаба |
| Обобщенное подобие | Соотношение между количествами элементов в их общем ансамбле, требуемом для продуцирования фитомассы | Уровень биома или типа экосистемы, который определяется жизненными формами доминирующих видов |
| Отличия | Элементный количественный состав фитомассы и ее отдельных фракций | Таксономический уровень вида, рода, семейства и т.д. |
| Специфичность | Удельный вынос и степень депонирования в фитомассе отдельных элементов | Таксономичексий уровень рода (редко вида) и отдельных экосистем. Фитоценоз, который сформирован видами с очень низким или высоким требованием по отношению к какому-либо элементу. |

Следующая степень сходства - обобщенное подобие. При обобщенном подобии возможны непропорциональные изменения концентрации элементов, сохраняющие характерные черты химизма компонента или потока вещества.

Обобщенным подобием характеризуется такое проявление биокруговорота, как соотношение между элементами в химическом составе фитомассы саванн и пустынь, а также соотношение между элементами в единице продукции фитомассы хвойных и лиственных лесов различных климатических поясов или степей и лугов умеренного пояса.

Следующая степень сходства - отличие, т.е. имеется сходство по одним признакам и различие по другим. Так, например, листья *Quercus robur* и *Fagus sylvatica* характеризуются почти одинаковыми концентрациями *N, P, S, Si* и отличаются концентрациями *K, Ca, Mg*.

На последней выделенной степени сходства - специфичность. Специфичность химизма семейства бобовых проявляется в высоком содержании азота в надземных и подземных органах растений, специфичность химизма злаков и осок — в активном накоплении кремния, специфичность солянок — в потреблении очень больших количеств натрия и хлора.

Исходя из содержания таблицы, главный вывод можно сформулировать следующим образом:

- Сходство (тождественность и обобщенное подобие) проявлений биологического круговорота характерно для экосистем высокого уровня,
- Различие (отличия и специфичность) для любого уровня таксонометрической системы растений.
- Сходство доминирует там, где отдельные компоненты интегрированы в системы универсальными процессами потока энергии и круговорота веществ.
- Различия превалируют там, где царит биоразнообразие - разнообразие форм растительного мира.

В экосистемах, абсолютно разных по своему флористическому составу и фитоценотической структуре, элементы питания циркулируют по одинаковым путям, подчиняясь определенным закономерностям. Небольшое число обменных процессов, тождественных по механизмам, во всех наземных экосистемах, где первичными продуцентами являются автотрофы, но идущих с разными скоростями, формирует биотический круговорот в экосистемах и с плодородными почвами, и с безгумусными субстратами, и с большим, и с малым количеством синузий, и одноярусных, и многоярусных, и богатых, и бедных видами.

Универсальность функций и разнообразие форм создают всю палитру биомов и типов экосистем в биосфере.

# Глава 11

## Сукцессии и биотический круговорот

Период с 1980 по 2016 годы был для лаборатории биогеоценологии временем изучения различных типов сукцессий и их связей с биотическим круговоротом.

Сукцессия понимается как направленные во времени изменения отдельных компонентов экосистемы и всей экосистемы в целом.

Концепция, что сообщество есть в высокой степени интегрированная, хорошо подогнанная друг к другу совокупность разных популяций, пользуется широкой популярностью среди экологов. Она охватывает не только организованность видовой структуры, но и связь ее с трофической структурой и структурой биотического круговорота.

Четкое изложение данной концепции при разработке теории сукцессий дал Ю. Одум (1975), выдвинув следующие положения:

1. Сукцессия связана с фундаментальным сдвигом потока энергии в сторону увеличения количества энергии, направленной на поддержание системы.
2. Сукцессия — это упорядоченный процесс развития сообщества, который имеет определенное направление, а следовательно, сукцессия предсказуема.
3. Сукцессия происходит в результате модификации среды сообществом, т.е. сукцессия контролируется сообществом.
4. Кульминацией сукцессии является зрелое, стабильное сообщество, в котором на единицу доступного потока энергии достигается максимальная биомасса.

Положения Одума относятся, в основном, к первичной сукцессии, которая развивается практически от нуля до зрелого стационарного сообщества.

Первичная сукцессия развивается на открытых поверхностях не заселенных живыми организмами, т.е на скалах, на отвалах горных пород, в береговой полосе, образованной в результате отступления моря и т.д.

Выражение «*не заселенные живыми организмами*» весьма условно, любая открытая поверхность немедленно заселяется бактериями, микроскопическими грибами и очень мелкими животными (нанофауна) приносимыми ветром из близлежащих экосистем. Фактически, изучение первичной сукцессии обычно начинается со всходов зеленых растений, на уже заселенной микроорганизмами поверхности.

Основными сукцессиями, идущими в настоящее время на поверхности Земли, являются не первичные, а вторичные сукцессии. К вторичным сукцессиям относятся сукцессии, возникающие при любых нарушениях природных фитоценозов: вырубка лесов, распашка земель, повреждение экосистем при строительстве дорог, при создании водохранилищ, при зарастании почвы природными растениями на месте бывших агроценозов и т.д., то есть, при любом нарушении первичного зеленого покрова Земли.

Лаборатория биогеоценологии с 1983 по 1987 годы изучала первичные сукцессии на отвалах угольной промышленности КАТЭКа (Канско-Ачинский топливно-энергетический комплекс) в Назаровской котловине Красноярского края. По результатам этих работ была издана коллективная монография «Сукцессии и биологический круговорот», 1993 год.

Ярким примером первичной сукцессии является зарастание отвалов. Поскольку промышленные отвалы представляют собой возвышение, изучение развития экосистемы проводилось обычно на трех позициях: вершина отвала (элювиальная позиция, Эль), транзитная (Транс) и аккумулятивная (Ак). Были исследованы две техногенные катены 7-8 летняя (молодая) и 25-27 летняя (старая). Одновременно изучалась вторичная сукцессия

на вторично выположенном отвале - при вторичном выравнивании в грунт ушла уже накопившаяся растительность после отсыпки отвала.

Через 7-9 лет развития характерный состав доминатов приобрела лишь аккумулятивная экосистема молодой катены. На старой катене по растительности различались все три геоморфологические позиции. Терминальные сообщества (мезофитный и остепненные луга) намного превосходили сукцессионные по числу видов растений. Между сообществами одинаковых позиций на катенах сходство видового состава невелико. Только 30-43% видов одинаковы для молодой и старой катен.

На старой катене наблюдается внедрение деревьев и кустарников, следовательно, развитие растительности на данной катене будет идти по лесному типу. Общий фитоценотический тренд растительности проявляется в снижении участия сорных видов и повышении участия видов, характерных для терминальных стадий сукцессии.

Обилие видов, еще не означает долю их участия в фитомассе. Многие терминальные виды находятся в сукцессионных сообществах лишь в малом количестве и создают низкую фитомассу. Наиболее быстро фитоценотическая структура, как по видам, так и по фитомассе формируется в аккумулятивной экосистеме.

В течение 6 лет изучалась также растительность отсыпанного и выровненного отвала, т.е. вторичная сукцессия. На 2-й год на отвале сформировалось разнотравно-бобовое сообщество. На 4-й год оно сменилось злаково-разнотравным сообществом с выраженной двухярусностью и проективным покрытием 60-70%.

На смену доннику в качестве доминатов пришли овсянница, пырей и полынь. На 6-й год сообщество трансформировалось в разнотравно-бобово-злаковое с доминантами - пыреем, овсянницей, мятликом и клевером. Основной доминант мезофитного луга - мятлик - вошел в число доминантов формирующегося фитоценоза.

Вероятно, что терминальной стадией вторичного зарастания является вариант разнотравно-мятликового луга. Динамика видового состава вызывается как флюктуационными, так и сукцессионными изменениями. По обилию видов, 6-ти летний вторичный фитоценоз сравнялся с терминальным сообществом мезофитного луга. Представленный материал показывает, что вторичная сукцессия идет намного быстрее, чем первичная.

Работа на отвалах была комплексной и включала изучение геоботанических, продукционных и деструкционных процессов фитомассы. Работа была проделана группой: А.А. Титлянова, Н.П. Косых и Н.П. Миронычева-Токарева. Большая группа микробиологов изучала заселение свободных твердых поверхностей микроорганизмами (Е.В. Напрасникова), первичные сукцессии комплекса почвенных микроорганизмов (Г.И. Булавко), формирование биомассы почвенных микроорганизмов в ходе первичной сукцессии (Н.Б. Наумова), сукцессии в сообществе фототрофных микроорганизмов (В.С. Артамонова), метаболизм азота в техногенных экосистемах (Н.И. Гантимурова, Л.Ю. Косинова), группа зоологов изучала сукцессии сообществ простейших (Г.Д. Мордкович), формирование сообщества коллембол (С.К. Стебаева), сукцессии сообществ почвенных клещей (В.С. Андриевский). Процессы почвообразования в ходе сукцессии исследовались Н.А. Афанасьевым, «дыхание» почвенного субстрата в техногенных экосистемах КАТЭКа изучалось А.В. Наумовым.

**Динамика растительного вещества в ходе сукцессии.**

Рассматривалась динамика растительного вещества в ходе первичной и вторичной сукцессии. При первичной сукцессии на 9-й год на позиции Эль запас зеленой фитомассы составлял 130 г/м$^2$, надземная мортмасса — 317 г/м$^2$, живые подземные органы 477 г/м$^2$, мертвые подземные органы 233 г/м$^2$. Запасы живой и мертвой надземной фитомассы выходят на зональный уровень уже через 7-8 лет развития экосистемы. Запасы живой и

мертвой подземной фитомассы накапливаются медленнее. Только через 25-26 лет на старой катене достигаются терминальные величины живых и мертвых подземных органов — 1330 и 675 г/м$^2$. соответственно.

В ходе вторичного зарастания отвала лишь один вид (клевер) доминирует в травостое в течение всех 6 лет исследования, в терминальной стадии он находится среди субдоминантов. Несмотря на видовую смену сообщества, июльские запасы G во все годы практически одинаковы. Запас надземной мортмассы выходит на постоянный уровень уже с 3 года сукцессии и составляет 250 г/м$^2$. Масса живых и мертвых подземных органов непрерывно растет, особенно резко она увеличивается на 3-й год, когда среди доминатов появляется пырей (живых 545 г/м$^2$, мертвых 455 г/м$^2$), и на 6-й год в связи с разрастанием корневищ и корней мятлика (живых 900 г/м$^2$, мертвых 985 г/м$^2$).

Шестилетнее сообщество превосходит терминальное по запасам всех компонентов и общему запасу растительного вещества, что, вероятно связано с понижением прироста фитомассы в экосистеме мезофитного луга, находящегося под пастбищной нагрузкой.

Шестилетний фитоценоз вторичного зарастания гораздо дальше продвинут на шкале сукцессий, чем 9-ти летний первичного зарастания. Таким образом, при любой сукцессии вместе с изменением видового состава растительного сообщества изменяются запасы компонентов растительного вещества и его структура.

**Продукционно-деструкционные процессы на отвалах.**

Продукционно-деструкционные процессы изучались на молодой катене 9-ти летнего возраста и только на позиции Эль. В начале сукцессии интенсивность продукционных процессов превосходит интенсивность деструкционных, за счет чего накапливается мортмасса. С течением времени, интенсивности продукционных и деструкционных процессов почти выравниваются, и дальнейшее накопление мортмассы происходит очень медленно.

Так на 9-й год сукцессии на позиции Эль ANP составило 237 г/м$^2$*год, интенсивность разложения надземной мортмассы составила 207 г/м$^2$, а запас мертвых надземных органов составил 317 г/м$^2$*год. BNP равнялось 100 г/м$^2$*год, интенсивность разложения подземной мортмассы - 115 г/м$^2$, и запас подземной мортмассы - 233 г/м$^2$.

Поскольку надземная продукция достигла природного уровня, и она сбалансирована с процессом разложения, то дальнейшего накопления запасов ветошь+подстилка происходить не будет.

Совершенно по-другому будут разворачиваться процессы в подземной сфере. На 9-й год запас живых подземных органов еще очень мал и со временем он увеличится до 12-15 т/га, при этом интенсивность накопления и разложения мертвых подземных органов будет непрерывно возрастать в течение 20-30 лет пока, не достигнет терминального уровня.

На вторично отсыпанном отвале на 6-й год сукцессии ANP достигла 670 г/м$^2$*год, BNP - 1020, г/м$^2$*год общая минерализация мортмассы - 480 г/м$^2$*год, минерализация подстилки — 190 г/м$^2$*год, минерализация мертвых подземных органов — 290 г/м$^2$*год.

На 6-й год сукцессии общая продукция (ANP+BNP) достигает 1700 г/м$^2$*год, что соответствует продукции некосимых лугов. Общая минерализация составляет всего лишь 480 г/м$^2$*год, что в 3,5 раза меньше.

Следовательно, при дальнейшем развитии будет увеличиваться масса подземных органов, мертвых и живых, а также масса гумусовых веществ, образующихся при разложении мертвых подземных органов растений.

Образование гумуса не отмечалось в первые два года, за последующие три накопилось 1100 г/м$^2$. За 6 лет общая продукция составила 6245 г/м$^2$*год, накопление гумуса за это же время оценено в 1200 г/м$^2$, что составляет 20% от общей продукции за 6 лет развития экосистемы.

**Развитие биотического круговорота в ходе сукцессии.**

Рассмотрим, как формируется биологический круговорот на примерах первичной и вторичной сукцессий. Круговорот C и N начинается не с нуля, а с некоторого низкого старта и с функционирования не автотрофов, а гетеротрофов. Осадочные породы содержат ископаемые углерод и азот, количество ископаемого углерода в породах Назаровского отвала составляет 260 г С/м$^2$ в слое 0-20 см, азота — 25 г С/м$^2$ в том же слое. В поднятой с глубины породе присутствуют также бактерии-гетеротрофы. Следовательно, все условия для включения гетеротрофного звена в биогеохимическую работу имеются с самого начала.

Однако, концентрация жизни и питательных элементов в свежеэкспонированной породе очень низка. По существу она представляет собой свободную поверхность, доступную для заселения. Ветер приносит на эту поверхность семена растений, клетки микроорганизмов, споры грибов, простейших и мелких почвенных животных. За первый же год на отвалы поступает около 2,5 тыс. семян растений на 1 м$^2$. Очень высока инокуляция свежих пород спорами и клетками микроорганизмов. Грубые подсчеты показывают, что в течение года на 1 г субстрата привносится такое количество микроорганизмов, которое составляет 0,1% от их пула в черноземах, т.е. 0,2 г С/м$^2$. Еще более высок привнос грибного мицелия: летом за 10 дней, в зависимости от экспозиции и рельефа, от 0,01 до 0,47 г С/м$^2$.

Важным звеном начала круговорота служат цианобактерии, которые являются автотрофами. По данным В.С. Артамоновой цианобактерии фиксируют до 3,5 г азота /м$^2$* сут., по этим данным годичный приход азота составит около 100 кг/га в год.

Уже на первых стадиях сукцессии складывается полный азотный цикл, включающий вход азота в экосистему, выход из экосистемы и метаболизм внутри экосистемы. Созданы все условия для начала работы автотрофов.

В первый же год сукцессии на отвалах появляются высшие растения и водоросли, развивается фотосинтез - основной процесс продукционного звена биологического круговорота углерода.

Фитомасса отмирает на второй год, начинается разложение растительных остатков с выделением $CO_2$ в воздух. На третий год включается процесс гумусообразования, т.е. уже работают все звенья биотического круговорота. С повышением массы растительных остатков, повышается и биомасса микроорганизмов, обеспечивающих минерализацию мортмассы. Однако, на начальной стадии формирования круговорота, метаболической активности гетеротрофов не хватает для полной минерализации поступающей мортмассы и она накапливается. Ограниченность минерализационной способности микроорганизмов подтверждается снижением относительной интенсивности выделения $CO_2$ при обогащении среды органическими соединениями. По мере увеличения количества мертвой фитомассы возрастает минерализационная способность микроорганизмов, наступает равновесие между ростом растений, поступлением мертвой фитомассы на и в почву и её минерализация микроорганизмами. Количество продуцированной фитомассы за некоторый промежуток времени равно количеству минерализованной. В течение данной фазы чистая первичная продукция (NPP) возрастает до терминального уровня, а метаболический коэффициент микробобиомассы к концу фазы превосходит терминальный уровень.

На элювиальной позиции первая фаза продолжается 6 лет при вторичной сукцессии и 25 лет при первичной.

Вторая фаза биологического круговорота, начинающаяся после стабилизации количества продукции и интенсивности минерализации растительных остатков, длится до выхода запасов микробобиомассы на стационарный уровень. Увеличение массы микроорганизмов в этой фазе сопровождается снижением их метаболического

коэффициента, что свидетельствует о накоплении в составе микробобиального комплекса малоактивных и дремлющих форм.

Третья фаза биологического круговорота связана с накоплением гумуса в верхнем, аккумулятивном горизонте почвы. Как известно, накопление гумуса идет не сразу по всему профилю, а продвигается сверху вниз. Процесс образования гумуса в верхнем слое (0-5 см) включается уже на третий год, а его минерализация на 6 год вторичной сукцессии, что свидетельствует о быстром формировании подсистемы биологического круговорота «мортмасса → гумификация → гумус → минерализация → $CO_2$». Интенсивность гумификации растет по мере повышения продукции, а интенсивность минерализации гумуса — пропорционально запасу гумуса. Когда эти интенсивности сравняются, накопление гумуса прекратится, а его запас достигнет терминального значения.

Третья фаза биологического круговорота, когда все компоненты, кроме гумуса, уже находятся на стационарном уровне, а запас органического вещества почвы в верхнем аккумулятивном горизонте (0-20 см) продолжает накапливаться до терминальной величины, длится, вероятно, 150-250 лет.

Четвертая фаза состоит в формировании полного профиля гумуса при стационарном состоянии процессов продукции-деструкции и структуры органического вещества в верхних слоях почвы. Продолжительность фазы для разных почв – от нескольких сотен до тысяч лет(Anderson, 1977; Александровский, 1984).

Все сказанное выше демонстрирует, что по мере перехода свежеэкспонированной породы в зрелую экосистему постепенно стабилизируются запасы всех компонентов и растет доля гетеротрофного дыхания. Последнее постепенно увеличивается от 4% (1й год переходного режима) до 100% от NPP (стационарное состояние).

**Закономерности развития отдельных компонентов биоты в ходе сукцессии.** Как показали наши исследования, каждое сообщество характеризуется специфическим сукцессионным процессом, и траектории перехода определенных параметров к стационарному состоянию в разных сообществах различны.

При всех различиях в поведении отдельных компонентов биоты ход сукцессии в различных сообществах имеет некоторые черты сходства. ***Наиболее динамичным показателем во времени и пространстве является численность сообщества.*** Характер ее изменения в ходе сукцессии непредсказуем, так как он определяется целой совокупностью факторов, часть из которых меняется случайным образом (например, колебание погодных условий).

Количество организмов на разных стадиях сукцессии может быть выше стационарного уровня в несколько раз, однако показано, что общая биомасса сообщества в ходе сукцессии повышается. Видовое богатство либо повышается, либо, с самого начала, устанавливается на уровне близком к стационарному. Уже на ранних стадиях сукцессии во все сообщества входят виды, складывающие терминальные ценозы.

Численность, число видов и масса компонентов биоты достигают стационарного уровня гораздо раньше, чем видовая структура сообщества с ее иерархией доминантов, субдоминантов, часто и редко встречающихся видов.

Нами было установлено, что при условии неограниченного привноса семян, сукцессия в травяных сообществах детерминирована. Закономерное и направленное развитие сукцессии определяется совокупностью видов, принадлежащих к терминальным и залежным и отличающихся высоким обилием в зональных луговых экосистемах.

На численность различных трофических групп особенно влияют гидротермические условия сезона и расположение экосистем по рельефу (Эль, Транс, Ак). Наиболее резко варьирует количество микроорганизмов на позиции Транс. Самой флюктуирующей

является группа олиготрофов, численность которой была минимальна на позиции Ак и максимальной на позиции Транс.

С ходом времени, как в сухой год, так и во влажный, на позиции Эль увеличивается доля микроорганизмов, усваивающих Nорг, а доля олиготрофов флюктуирует. На количественные параметры структуры населения экосистемы погодные условия в целом не влияют.

Было установлено, что во влажном сезоне на позиции Транс 26-летней катены трофическая структура микробного сообщества близка к структуре остепненного луга.

На позиции Ак во влажный год прослеживается тренд, обратный обнаруженному для Эль и Транс: с течением времени относительное участие олиготрофов и микроорганизмов, усваивающих Nорг, снижается (на позиции Ак).

На разных позициях катены складываются количественно разные микробиальные структуры, мало зависящие через 25-26 лет развития от погодных условий года. Чем влажнее экосистема, тем большая роль принадлежит микроорганизмам, усваивающим минеральный азот.

Рассмотрим небактериальные компоненты сообщества. Биомасса грибного мицелия растет очень медленно на позиции Эль и значительно увеличивается на позиции транс с возрастом экосистемы.

Количество простейших достигает стационарного уровня уже в 7-летних экосистемах. Численность коллембол низка только в первые годы после отсыпки отвалов, и через 7-8 лет ее максимум превышает терминальную численность в 3 раза,а через 25 лет — в 5 раз, в то время как минимальная численность не достигает и 10% от терминальной.

В отличие от коллембол количество панцирных клещей поднимается от очень низких значений к терминальным (несколько превышая последние) за 25 лет.

Количество видов в фитоценозах повышается со временем, и, наиболее быстро, этот процесс происходит при вторичной сукцессии. Однако, сукцессионные сообщества за время первичной (25-27 лет) и вторичной (6 лет) сукцессий не достигают видового богатства лугов. У гетеротрофных компонентов в изменении числа видов наблюдается два типа траекторий. Первый тип соответствует сукцессии фитоценозов и относится к сообществу панцирных клещей и коллембол.

Второй тип характеризуется тем, что количество видов, близкое к терминальному значению, достигается в первые месяцы выхода породы на дневную поверхность; этот тип поведения демонстрируют простейшие. Доля видов, общих с терминальными наборами, увеличивается за 25 лет до половины в фитоценозах и не зависит от времени, колеблясь от 70 до 85% в сообществах панцирных клещей и коллембол и от 17 до 28% в сообществе простейших.

**Заключение.**

Принимая во внимание вышеизложенное, можно согласиться или не согласиться с некоторыми положениями Ю. Одума. Во-первых, положения, предложенные Одумом справедливы для некой «идеальной» первичной сукцессии с постоянным и предсказуемым поступлением влаги и тепла.

Во-вторых, можно согласиться с первым и с третьим положениями: 1) Сукцессия связана с фундаментальным сдвигом потока энергии в сторону увеличения количества энергии, направленной на поддержание системы. 3) Сукцессия происходит в результате модификации среды сообществом, т.е. сукцессия контролируется сообществом.

В-третьих, второе положение Одума «Сукцессия - это упорядоченный процесс развития сообщества, который имеет определенное направление, а следовательно, сукцессия предсказуема» вызывает сомнения, так как сукцессия не является

упорядоченным процессом, но она стремится к стационарному состоянию, сукцессия всегда имеет направление, но течение ее непредсказуемо.

И последнее: Четвертое положение «Кульминацией сукцессии является зрелое, стабильное сообщество, в котором на единицу доступного потока энергии достигается максимальная биомасса» весьма спорно.

Нельзя с этим согласиться, поскольку на сукцессию влияет не только доступная солнечная энергия, но и поступление воды, которое меняется по любому склону, увеличиваясь от элювиальной позиции к аккумулятивной.

Многолетнее и разностороннее изучение первичной сукцессии на угольных отвалах позволяет высказать несколько утверждений:

1) Сукцессия начинается не с нуля, а с некоторого «низкого старта», поскольку осадочные породы содержат в себе главные элементы жизни — углерод и азот, а жизнь заселяет свободную поверхность с первого мгновения выхода незаселенной породы на поверхность.
2) Структура терминального фитоценоза формируется раньше, чем структура растительного вещества.
3) Скорость развития сукцессии на различных элементах рельефа различна.

Трудно встретить случай формирования и развития первичной сукцессии от начала до стационарного состояния, поскольку каждая сукцессия прерывается антропогенными воздействиями.

Любой биолог и эколог, что бы он ни изучал, должен принимать во внимание на какой стадии сукцессии находится экосистема, ибо, как говорилось выше, 95% экосистем поверхности Земли находятся на разных стадиях вторичной сукцессии.

# Глава 12

## Сукцессии в травяных экосистемах

Вторичные сукцессии исследовались в степях республики Тува. Результаты опубликованы в книге Титлянова А.А., Самбуу А.Д. «Сукцессии в травяных экосистемах» (2016). Титляновой вместе с Самбуу описано пять видов сукцессий растительных сообществ, и все пять являются антропогенными, так как начало им положено деятельностью человека. Две сукцессии постоянно находятся под влиянием человека, а три инициированы человеком.

С деятельностью человека связана *сукцессия прибрежной растительности* водохранилища. Заполнение водохранилища привело к катастрофической фазе сукцессии, когда из прибрежных фитоценозов выпало большинство видов, населявших эти фитоценозы до создания водохранилища. Ход дальнейшей восстановительной фазы сукцессии находился под влиянием режима работы водохранилища, который менялся незакономерно и непредсказуемо. В связи с этим, выбранные экосистемы то заливались водой на все лето, то осушались, таким образом, резко изменился ботанический состав ранее существовавшей экосистемы. До 84% существовавших ранее видов исчезли, в числе выживших были выделены «устойчивые», которые сохранились, не смотря на многократное обводнение и иссушение. К этим видам относятся: *Cannabis sativa, Elytrigia repens, Leymus paobanis* и *Leymus dasystachys.*

Наличие таких ценотически разнообразных видов позволяло сукцессии отклоняться то в луговую, то в степную сторону, то идти в направлении к сорным зарослям, в зависимости от условий. Так же были установлены «вернувшиеся» виды и «внедрившиеся» со стороны.

Таким образом, на всех изучаемых точках некоторые виды исчезли, другие вернулись, третьи внедрились со стороны. Не делая различия между «новыми» и «старыми» видами, сукцессия отбирает и оставляет виды, наиболее приспособленные к жестким и колеблющимся условиям существования. При закономерном заполнении водохранилища и его дальнейшем функционировании сукцессия растительности может продолжаться неопределенно долго.

Вторая изученная сукцессия - первичная при зарастании отвалов. Сукцессия на отвалах в степи осуществляется медленно и, на первом этапе, не по травяному, а по смешанному типу, которые может включать даже заросли деревьев. Однако, с каждым годом степной облик проявляется все ярче.

Инициированная человеком *пастбищная сукцессия* изучалась на нескольких различных пастбищах республики Тува. Все участки отличались пастбищной нагрузкой не только в течение года, но и по количеству голов выпасаемого скота. В результате исследований была выявлена прямая связь: пастбищная нагрузка ↔ фитоценоз.

При любой смене режима (его силы и/или продолжительности) в течение нескольких лет направленно и предсказуемо изменяются все исследованные показатели: видовой состав фитоценоза, структура доминирования, основные параметры биотического круговорота. Был сделан вывод, что при постоянной силе нагрузке и неизменном режиме использования пастбища сохраняется видовой состав травостоя и набор доминантов. Сукцессия останавливается. Постоянная нагрузка определяет степень дигрессии пастбища, а смена нагрузки включает сукцессию.

*Пирогенная сукцессия* так же инициирована человеком и зависит от частоты и силы огня. При сильном пожаре огонь сжигает не только ветошь и подстилку, но и верхнюю часть гумусового горизонта с находящимися в нем корнями, корневищами, узлами кущения растений, а так, же бактериями, грибами, нанофауной и пр. Полностью

выжженная степь проходит все стадии вторичной сукцессии, скорость которой зависит от степени повреждения подземной сферы растительного и зоо сообществ.

При горении образуются золы, богатые фосфором и калием, при этом, верхний слой почвы обедняется азотом, так как часть его улетучивается при сгорании. Преимущество получают злаки. Тем не менее, восстановление фитоценоза происходит быстро — на 6-7 год сукцессии значимых отличий в травостое горевшей и целинной степи не отмечается.

Значительные изменения отмечены в подземной сфере: быстро нарастают новые корни и корневища, запас живых подземных органов растений увеличивается, а процессы минерализации подземной мортмассы замедляются. Недостаток свободного азота в верхних слоях почвы компенсируется растениями значимым приростом новых корней, которые активно потребляют элементы питания.

Главной чертой пирогенных сукцессий является обновление всех фракций фитомассы.

*Залежная сукцессия* изучалась в течение 17 лет. Наблюдения проводились на 4-й, 7-й, 11-й и 17-й годы сукцессии. Предшественниками всех изученных залежей были распаханные степи: луговая на обыкновенном черноземе, настоящая на южном черноземе, сухая степь на каштановой среднемощной суглиннистой почве и сухая степь на каштановой маломощной защебленной почве.

Отмечено, что фитоценозы всех залежей одновременно проходили определенные стадии восстановления – в последний год наблюдений видовой состав фитоценозов залежей был очень близок к видовой структуре исходных степей.

Исходя из всех изученных показателей залежной сукцессии, можно сделать вывод, что она внутренне самоорганизована и детерминирована. В ряду залежей, расположенных по градиенту влаги, большинство процессов синхронизировано. Среди всех рассмотренных Титляновой и Самбуу сукцессий развитие терминального сообщества на залежах является наиболее совершенной моделью самоорганизации травяного сообщества. Не смотря на это, необходимо около 30 лет, чтобы сложилась полная сеть биотического круговорота, и было достигнуто стационарное состояние обменных процессов между компонентами сети.

Рассмотрев различные сукцессии в разных экосистемах, мы пришли к выводу, что набор сукцессий гораздо больше, чем определяется словами «первичная» и «вторичная». Первичной системой является только самозарастание отвалов, вторичной — залежи. Все другие изученные сукцессии имели собственные неповторимые черты, на основании которых мы им дали другие названия: «спорадическая» (при переменном режиме водохранилища), «пирогенная» (обновляющая сукцессия) и «пастбищная» (непрерывная и обратимая).

Длительное изучение сукцессий, как первичных, так и вторичных в разных климатических условиях позволили нам выявить как черты объединяющие различные сукцессии, так и уникальные для каждой из них. Любая сукцессия зиждется не только на смене видов, но и на их *самоподдержании,* при этом, в ходе сукцессии происходит *самоорганизация* экосистемы.

Самоподдержание — это выживание отдельных видов терминального сообщества в самых неблагоприятных условиях и практически на всех стадиях сукцессии. Что же дает возможность виду растения выжить или возобновиться в неблагоприятных условиях?

1) Банк семян в среде, семена и пропагулы, приносимые ветром и водой;
2) Способность растений использовать микрорельеф. Ксерофиты закрепляются на микроповышениях, мезофиты и гигрофиты поселяются в микропонижениях, где всегда влажнее;

3) Способность травяных растений (в особенности степных) сохранить жизнеспособную корневую и корневищную системы в течение нескольких неблагоприятных лет и, при улучшении условий, тут же произвести фотосинтезирующие органы.

*Самоорганизация* — это постепенное построение или переустройство всех систем биогеоценоза, движущегося к терминальному состоянию. Механизмом самоорганизации является сетевая структура биотического круговорота.

Многолетнее изучение сукцессии, как в лесостепной, так и в степной зонах показало, что не существует отдельного круговорота с входом и выходом, а имеется сеть круговоротов, связанных между собой переносом семян, мелких животных, пыли, бактерий, гифов грибов, мелких беспозвоночных, питательных веществ и т.д. Существует прочная связь между фитоценозами благодаря воде - перенос питательных элементов из одной экосистемы в другую, приливы и отливы, засоление и рассоление.

Большое значение для сети имеют птицы и крупные животные (включая домашний скот) - они поедают пищу в одном месте, оставляют азот с мочой в другом месте, питательные элементы в кале на всем пути следования. Эти процессы являются общими не для каждого фитоценоза, а для их совокупности.

На большинство обменных процессов (а может и на все) наложена система лимитирующих факторов. Лимитирующим фактором может быть как недостаток какого-либо компонента, так и низкая интенсивность любого обменного процесса. Система лимитирующих факторов во многом определяет вид и силу конкуренции между растениями, а, следовательно, и характер сукцессии.

Вполне вероятно, что наряду с лимитирующими факторами функционирование сети биотического круговорота регулируется определенными сетевыми законами, о которых мы еще практически ничего не знаем. Тем не мене, на сегодняшний день, круговорот веществ выглядит не кругом, а сетью процессов.

**P.S.** Заканчивая этот обзор мне бы хотелось вернуться к высказыванию Вернера Гейзенберга, которое использовано в эпиграфе: «То, что мы наблюдаем, – это *не* природа как *таковая*, а природа, подвергнутая нашему методу задавать *вопросы*». На каждый наш вопрос у природы есть не один, а несколько, а может и множество, ответов. И если мы спросим какова продукция данной экосистемы, мы получим точную среднюю цифру, но мы не будем знать как изменяется продукция в течение сезона, года, в разные годы и столетия. Для этого нам придется задавать новые вопросы. И на каждый ответ будут возникать очередные вопросы. Вероятно, мы никогда не сможем получить точного и всеобъемлющего ответа. Так будем же задавать природе вопросы как можно чаще и как можно точнее.

**Благодарности.**

Этот текст никогда не был бы написан, если бы мне не помогали замечательные женщины - Анна Коновалова печатала под мою диктовку основной текст, Евгения Вишнякова проверила и внесла исправления в первые главы этого текста, её работу продолжила Светлана Яковлевна Кудряшова, которая закончила проверку текста и привела все таблицы к общему знаменателю, всю работу корректора, технического и первичного редактора провела Дарья Макарова. Всем им я приношу свою глубочайшую благодарность. Без их работы и участия, этой книжки бы не было!

Отдельные разделы работы выполнены в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах” (рег. № 123030300031-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александровский А.Л. Педогенез на датированных поверхностях: скорости ЭПП. История развития почв в голоцене. Пущино, 1984. С. 54–56.
2. Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах. Новосибирск. Издательство СО РАН, 2008. 381 с.
3. Базилевич Н.И., Шмакова Е.И., Тишков А.А., Тран Ти Травяные экосистемы Русской равнины, Курская область // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск, 1988. С. 58-66.
4. Вагина Т.А., Шатохина Н.Г. Динамика запасов надземной и подземной органической массы степных, луговых и болотных фитоценозов // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Том 2. Биогеоценотические процессы. Новосибирск, 1976. С. 217–265.
5. Злотин Р.И., Френч Н.Р., Титлянова А.А. Антропогенная трансформация травяных экосистем умеренной зоны. Сообщение 3. Комплекс гетеротрофов // Известия СО АН СССР. Сер.биол.наук, 1985. Вып.1. с. 24-36.
6. Ляпунов А.А. В чем состоит системный подход к изучению реальных объектов сложной природы // Управляющие системы. Вып. 6. Новосибирск, 1970. С. 44-58.
7. Ляпунов А.А., Титлянова. А.А. Современный подход к изучению обменных процессов в биогеоценозе // Ботанический журнал, 1974. Т. 58. № 6. С. 1081-1088.
8. Ляпунов, А.А., Титлянова А.А. Системный подход к изучению круговорота вещества и потока энергии в биогеоценозе // О некоторых вопросах кодирования и передачи информации в управляющих системах живой природы, Новосибирск, 1971. С. 90-188.
9. Мордкович В.Г., Титлянова А.А., Шатохина Н.Г., Степные катены. Новосибирск, Наука, 1985. 115 с.
10. Одум Ю. Основы экологии. Москва, 1975. 741 с.
11. Снытко В.А., Нефедьева Л.Г. Настоящие степи Забайкалья, Читинская область // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск, 1988. С. 49-58.
12. Снытко В.А., Нефедьева Л.Г., Дубынина С.С. Травяные экосистемы Назаровской впадины, Красноярский край // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск, 1988. С. 88-98.
13. Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, Том 1. Биогеоценозы и их компоненты. Новосибирск, 1974. 305 с.
14. Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, Том 2. Биогеоценотические процессы. Новосибирск, 1976. 495 с.
15. Титлянова А.А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск,1977. 224 с.
16. Титлянова А.А. Круговорот углерода и его связи с циклами азота и фосфора // Тезисы докладов VIII Всесоюзного съезда почвоведов. Новосибирск, 1989. С. 110-115.
17. Титлянова А.А. Методология и методы изучения продукционно-деструкционных процессов в травяных экосистемах // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск, 1988. С. 3-10.
18. Титлянова А.А. Продуктивность травяных экосистем (Справочник). МБА. Москва, 2020.100 с.
19. Титлянова А.А. Структурно-функциональная организация и устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям // Структурно-функциональная организация и устойчивость биологических систем. Днепропетровск, 1990. С. 148-156.
20. Титлянова А.А., Афанасьев Н.А., Наумова Н.Б. Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: Наука, 1993. 156 с.
21. Титлянова А.А., Базилевич Н.И. Функциональная модель обменных процессов //

Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, Том 2. Биогеоценотические процессы. Новосибирск, 1976. С. 449-467.
22. Титлянова А.А., Кирюшин. Агроценозы степной зоны. Наука, Новосибирск, 1984. 146 с.
23. Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. Подземные органы растений в травяных экосистемах. Новосибирск, Наука, 1996. 128 С.
24. Титлянова А.А., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П., Косых Н.П., Кыргыс Ч.С., Самбуу А.Д. Продуктивность степей // Степи Центральной Азии. Новосибирск: Новосибирское отделение издательства «Наука», 2002. С. 95–173.
25. Титлянова А.А., Самбуу А.Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск, 2016. 191 с.
26. Титлянова А.А., Тесаржова М. Режимы биологического круговорота. Новосибирск, 1991. 150 с.
27. Титлянова А.А., Шатохина Н.Г. Теоретические и экспериментальные задачи биогеоценологии // Доклады сибирских почвоведов к X международному конгрессу почвоведов. Новосибирск, 1974. С. 91-113.
28. Титлянова А.А., Шибарева С.В. Подстилки в лесных и травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН,. 2012. 137 с.
29. Титлянова А.А.. Продукционный процесс в агроценозах пшеницы // Биоценоз пшеничного поля. Москва, 1986. С.4-12.
30. Тихомирова Н.А. Разложение подстилки в луговом и степном биогеоценозах и построение баланса углерода. // Топологические аспекты изучения поведения вещества в геосистемах. Иркутск, 1973.
31. Френч Н.Р., Рыжковски Л., Титлянова А.А. Сравнение структуры органического вещества в различных экосистемах // Известия СО АН СССР. Сер. Биол.наук, 1979. № 10, вып. 3. С. 8-22.
32. Хакимзянова Ф.И. Сукцессия восстановления в настоящей степи Хакасии // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск, 1988. С. 42-49.
33. Шатохина Н.Г. Настоящая степь Казахстана, Целиноградская область // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск, 1988. С. 32-42.
34. Шатохина Н.Г. Продуктивность растений-доминантов североказахстанских степей. Ботанический журнал, 1987. Т. 72. С. 346–357.
35. Anderson D.W Early stages of soil formation on glacial till mine spoils in semiarid climate. Geoderma, 1977. P. 11–19.
36. Bazilevich N.I. Titlynova A.A., Comparative studies of ecosystem function // International Biological Programme (IBP). V. 19 Grasslands, ecosystems of the world, 1980. P. 713-759.
37. Titlynova A.A., Bazilevich N.I. Constitution d'un cycle des substances nativities // International Biological Programme (IBP). V. 18 Grasslands ecosystems of the world, 1979. P. 170-180.

Оглавление


| | Стр. |
|---|---|
| От редактора | |
| Введение | 5 |
| Глава 1. Системный подход к изучению биотического круговорота и разработка методик исследования на его основе | 6 |
| Глава 2. Методики исследования биотического круговорота на основе системного подхода | 9 |
| Глава 3. Изучение продуктивности фитоценозов и круговорота химических элементов в экосистемах на стационаре Карачи | 14 |
| Глава 4. Изучение продуктивности различных травяных экосистем | 20 |
| Глава 5. Процесс минерализации мертвого растительного вещества | 23 |
| Глава 6. Продуктивность агроценозов | 25 |
| Глава 7. Структурно-функциональная организация и устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям | 27 |
| Глава 8. Режимы биологического круговорота | 31 |
| Глава 9. Прирост подземных органов разных видов растений | 35 |
| Глава 10. Обзор книги «Биотический круговорот на пяти континентах» | 38 |
| Глава 11. Сукцессии и биотический круговорот | 59 |
| Глава 12. Сукцессии в травяных экосистемах. | 66 |
| Литература | 69 |

Титлянова А.А.
**Развитие теории биотического круговорота**
отв. ред. И.Н. Шарков

Подписано в печать 12.09.2023
Формат 60x84 1/8
Бумага офсетная,
тираж 500 экз.
Издательский дом ООО "Окарина"
г. Новосибирск, ул. Чехова, 276

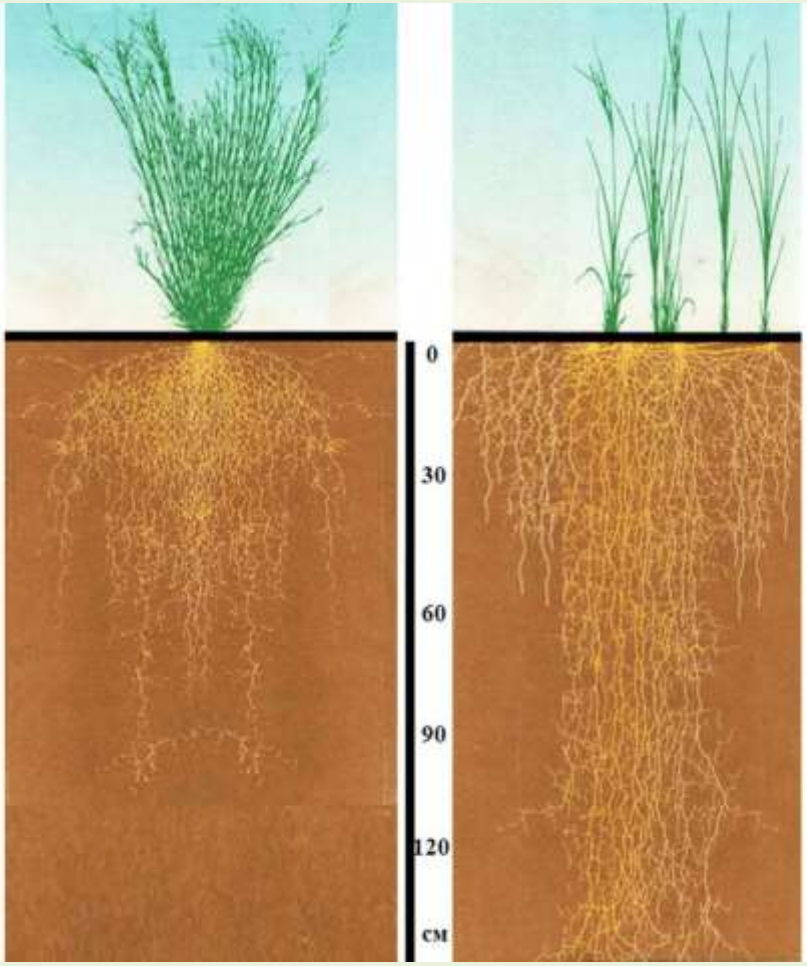
Фрагменты космических снимков с изображением типичных ландшафтов местоположений стационарного изучения продуктивности травяных катен в разных зонах и регионах степной области Евразии.

Объектами исследования являлись: а) травяные катены Сибири и Казахстана, б) сукцессионные серии формирования лугового сообщества, в) ряд травяных экосистем, различающихся по степени увлажнения: мезофитный луг - остепненный луг – луговая степь – настоящая степь – опустыненная степь, г) степи, расположенные в различных по рельефу ландшафтах: равнинные – котловинные – горные.

Первым исследователем, кто систематически занялся количественной оценкой запасов подземных органов растений и их продукцией в фитоценозах, была Н.И. Базилевич.

Благодаря, прежде всего ее трудам травяные экосистемы из разряда малопродуктивных (продуктивность оценивалась без учета корней) перешли в разряд высокопродуктивных за счет корневой массы.

Титлянова А.А., Косых Н. П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. Подземные органы растений в травяных экосистемах. Новосибирск, Наука, 1996.




Выройте кусок дерна, и вы увидите, что весь ком пронизан множеством взаимно перепутавшихся корней, плотно прилегающих друг к другу. Тут же находятся остатки умерших корней, находящихся в различной степени разложения, и множество луковиц, которые, проснутся в ближайшую весну и украсят степь первыми самыми ранними цветами.

В.В. Докучаев

В монографии на примере степей и лугов Сибири и Казахстана исследованы состав подземной фитомассы, ее распределение по пространству в горизонтальном и вертикальном направлениях, изменение состава и распределение во времени. Приведены данные о запасах живых и мертвых подземных органов в экосистемах травяных катен на равнине, а также в котловинных и горных степях. На основе анализа динамики запасов подземных органов во времени рассчитаны величины подземной продукции. Подземный компонент рассмотрен с фитоценотической точки зрения: сосуществование корней разных видов растений в малом объеме почвы, разнообразие — доминирование, конкурентная способность видов.

# Типы степей – объекты исследования биотического круговорота

Восточноевропейская луговая степь. Стрелецкая степь, Курская область.

Остепненный луг Барабинской низменности. Карачи, Новосибирской области

Луговая степь Онон-Аргунской степной провинции. Забайкалье, Харанор.

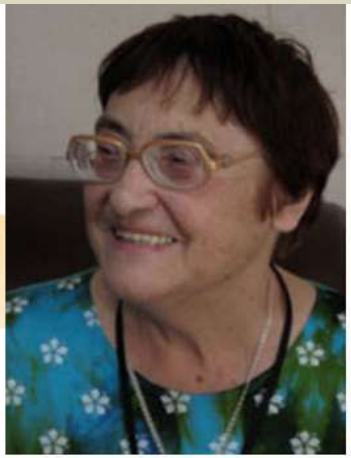
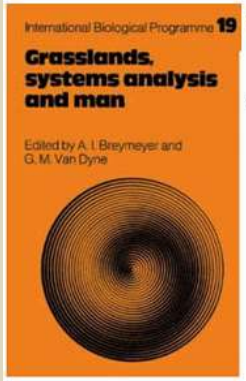
Восточноевропейская настоящая степь. Стрелецкая степь, Курская область.

Настоящая степь юго-восточного Алтая. Уймонская котловина, Республика Алтай.

Настоящая степь Онон-Аргунской степной провинции. Забайкалье, Харанор.

Сухая степь юго-восточного Алтая. Чуйская котловина, Республика Алтай.

Сухая степь Убсу-Нурской котловины, Республика Тыва.

Сухая степь Онон-Аргунской степной провинции. Забайкалье, Харанор.

# Основные научные публикации Аргенты Антониновны Титляновой