



## РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О БИОТИЧЕСКОМ КРУГОВОРОТЕ

© 2023 А. А. Титлянова

ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, проспект Академика Лаврентьева, 8/2,  
г. Новосибирск, 630090, Россия. E-mail: [argenta@issa-siberia.ru](mailto:argenta@issa-siberia.ru)

В течение последних 50-ти лет А.А. Титляновой совместно с коллегами из лаборатории биогеоценологии ИПА СО РАН активно ведутся работы по изучению процессов и компонентов биотического круговорота: выделены потоки веществ и их запасы в различных блоках экосистемы, установлены режимы круговорота. В полевых экспериментах показано, что чем ближе к стационарному состоянию экосистема, тем более замкнутым становится её биотический круговорот, и тем меньшую роль в миграции веществ играют абиотические процессы. Исследования разнообразных экосистем подтвердили, что климатические и погодные условия, положение и экспозиция экосистемы в рельефе, свойства почвы определяют величину чистой первичной продукции травяных экосистем. В статье обсуждены ранее полученные данные по динамике фитомассы экосистем и оценены величины чистой первичной продукции – надземной и подземной. Подземная часть растений, корни и корневища сохраняют жизнь травяной экосистемы при любых климатических условиях. Устойчивость травяных экосистем во времени определяется изменением видового состава, различными стратегиями выживания организмов, высокой продуктивностью доминантных видов растений, фондом семян в почве и их приносом ветром и стекающей по катене водой из других экосистем, быстрым освобождением питательных элементов из растительных остатков при их минерализации. Рассмотрев различные сукцессии в экосистемах, сделан вывод, что набор типов сукцессий гораздо больше, чем определяется словами «первичная» и «вторичная». Первичной сукцессией является только самозарастание не заселённых растениями мест, а вторичные сукцессии разнообразны: пирогенная (обновляющая сукцессия), пастбищная (непрерывная и обратимая), залежная и т.д. В каждой экосистеме работает не только круговорот, но и непрерывные мощные входящие и исходящие потоки веществ и энергии. Круговорот веществ выглядит не кругом, а сетью многообразных процессов.

**Ключевые слова:** чистая первичная продукция; устойчивость травяных экосистем; сукцессии.

**Цитирование:** Титлянова А.А. Развитие представлений о биотическом круговороте // Почвы и окружающая среда. 2023. Том 6. № 4. e239. DOI: [10.31251/pos.v6i4.239](https://doi.org/10.31251/pos.v6i4.239).

Великий русский мыслитель В.И. Вернадский создал теорию взаимодействия различных оболочек земли и воздуха, разработал представление о биотическом круговороте и главную роль в круговороте отвел живым организмам. Всем! И назвал всю совокупность различных организмов от дерева и слона до мельчайшего микроба – живым веществом.

В дальнейшем теорию биотического круговорота разрабатывали разные учёные в разных странах. Лаборатория биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии (ИПА) СО РАН занималась биотическим круговоротом в травяных экосистемах. Ранее было введено два понятия: *структура растительного вещества* и *чистая первичная продукция экосистемы*. В структуру растительного вещества входят следующие блоки: зелёная фитомасса, ветошь, подстилка, живые и мертвые подземные органы растений. *Продукция* – это количество органического вещества, которое создаётся зелёной фитомассой экосистемы за определённый период, обычно за год. *Чистая первичная продукция* – *NPP (net primary production)* – это общая продукция минус дыхание растений. Продукция измеряется в г/м<sup>2</sup> в год или т/га в год. Рассмотрим продукцию только травяных экосистем в различных аспектах.

Травяные экосистемы широко распространены, они существуют во всех зонах: в тундрах (тундровые злаки), в лесах (под пологом деревьев и на полянах), в огромной степной полосе, в пустынях, в приливной полосе рек и морей (Титлянова, 2023а).

**Абиотические и биотические процессы.** Первые работы по биотическому круговороту проведены в 1970-х годах на стационаре Карачи, Барабинская низменность. Была выбрана катена, на которой размещалось около 10 различных экосистем – от луговой степи (на вершине катены) до озера с окружающим его болотом. Группой сотрудников ИПА под руководством профессора *Натальи Ивановны Базилевич* изучались абиотические процессы, а биотические процессы, создающие круговорот, исследовались группой студентов Новосибирского государственного

университета (НГУ) под руководством доцента *Аргенты Антониновны Титляновой* (Титлянова, 1977).

В число абиотических процессов были включены дождевые воды, воды поверхностного стока, боковой сток, просачивание растворов из почвы в подпочву и далее в грунт и грунтовые воды, а также восходящие процессы. Всего 12 абиотических потоков.

В числе биотических процессов для углерода рассматривалась чистая первичная продукция, для минеральных элементов – потребление их корнями из почвы. Все остальные процессы для углерода, азота и минеральных элементов одинаковы. К ним относятся: транслокация химических элементов из подземных органов в надземные и обратно, вымывание элементов из надземных органов, корневые выделения в почву, отмирание надземных и подземных органов растений, переход ветоши в подстилку, минерализация и гумификация мёртвых надземных и подземных растительных остатков, минерализация гумуса. Всего 16 биотических потоков.

Были изучены абиотические и биотические процессы для пяти экосистем (сверху вниз по катене): луговая степь на обыкновенном чернозёме, солонцеватая степь, мезофитный луг, солончаковый луг, болото на торфяно-болотной засоленной почве. Показано, что чем ближе к стационарному состоянию (к степи) приближается экосистема, тем более замкнутым становится её биотический круговорот и тем меньшую роль в миграции играют абиотические процессы.

**Факторы, влияющие на продукцию травяных экосистем.** Кроме климатических и погодных условий продукцию экосистем определяют:

- 1) положение экосистемы в рельефе от элювиальной позиции к аккумулятивной;
- 2) свойства почвы – олуговение, засоление, мерзлотность;
- 3) экспозиция экосистемы на повышенных элементах рельефа.

Величины запасов вещества и чистой первичной продукции (надземной и подземной) опубликованы ранее (Биологическая продуктивность ..., 1988; Титлянова, Вишнякова, 2022, Титлянова, 2023б; Титлянова и др., 2023).

Подземная часть растений, корни и корневища сохраняют жизнь травяной экосистемы при любых климатических условиях. В экстремальных условиях для сообщества эволюционно выгодно концентрировать свой основной фонд биомассы в почве – среде, более защищённой от влияния резко меняющихся внешних условий.

**Структурно-функциональная организация травяных экосистем.** Для травяных экосистем представляется целесообразным выделить три дополняющих друг друга структуры (Титлянова, 2023а):

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 биотического круговорота, где компонент – любое природное тело, участвующее в обменных процессах, а связи – сами обменные процессы, т.е. перенос вещества и энергии.

Функционирование структур определяется следующим образом:

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

**Устойчивость травяных экосистем.** Травяные экосистемы чрезвычайно устойчивы по целому ряду причин:

1. Громадное видовое разнообразие (более 200 000 известных видов).
2. Наличие банка семян в почве и постоянный привнос семян со стороны.
3. Смена видов при изменении условий. Например, долгий дождевой период – засуха; изменение пастбищной нагрузки с быстрым изменением состава трав от хорошо поедаемых (низкая нагрузка) до не поедаемых (колючие, несъедобные травы); огневое воздействие, когда после пала и частичного выгорания верхнего слоя почвы через несколько лет происходит резкий подъём запасов растительного вещества и продукции.

4. Высокие запасы и продукция подземных органов растений, позволяющая использовать питательные резервы и воду всей толщи почвы.

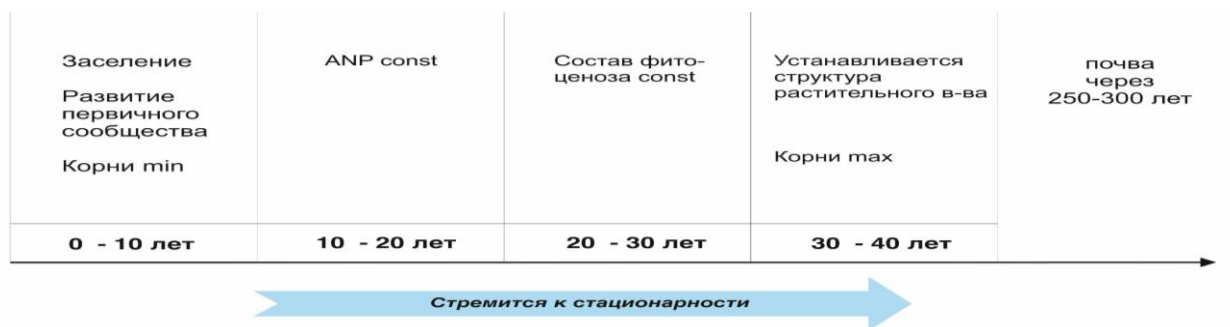
5. Выживание подземных органов растений в мёрзлой или очень сухой почве.

6. Быстрое освобождение питательных элементов из растительных остатков при их минерализации.

Специально остановимся на подземной сфере фитоценоза. Здесь виды переживают неблагоприятные для зелёной фитомассы не только короткие периоды мороза и засух, но и длительные периоды (десятки, сотни лет) избыточной пастбищной нагрузки. Быстрая смена доминантов в надземном ярусе связана с сохранением в почве корневищ и узлов кушения угнетённых видов. Способность к активному восстановлению в травостое любого вида растений сохраняется, пока живы его подземные органы. Подземная страта – это система жизнеобеспечения травяного сообщества, выполняющая наряду с физиологическими функциями (потребление воды и питательных элементов) функции хранения видового богатства (Титлянова и др., 1996).

**Сукцессии и биотический круговорот.** Сукцессия понимается как направленные во времени изменения отдельных компонентов экосистемы и всей экосистемы в целом.

Сукцессии делятся на *первичные* и *вторичные*. Первичная сукцессия развивается практически от нуля до зрелого стационарного сообщества. В развитии автотрофного звена первичной сукцессии, формирующейся на глинистых породах, можно выделить несколько этапов (рисунок), каждый из которых занимает около 10 лет. Первый этап – заселение свободной поверхности бактериями, гифами грибов, семенами растений, простейшими и мелкими почвенными животными. В течение первых 10 лет происходит не только заселение поверхности, но и развитие первичного сообщества. В течение второго этапа надземная продукция растений достигает зонального уровня, но зональный состав растительности не достигается. На третьем этапе формируется зональное сообщество. И только на четвёртом этапе масса корней растений достигает зонального уровня (Сукцессии ..., 1993).



ANP (above-ground net production) – надземная продукция фитоценоза.

**Рисунок.** Этапы развития первичной сукцессии.

Фитомасса постепенно отмирает и, начиная со второго года, формируется запас мортмассы. По мере увеличения количества мёртвой фитомассы возрастает минерализационная способность микроорганизмов, наступает равновесие между ростом растений, поступлением мёртвой фитомассы на и в почву, и её минерализация микроорганизмами до углекислого газа (CO<sub>2</sub>).

Процесс образования гумуса в верхнем слое включается уже на третий год, а его минерализация на шестой год, что свидетельствует о быстром формировании подсистемы биотического круговорота «мортмасса → гумификация → гумус → минерализация гумуса → CO<sub>2</sub>». Накопление гумуса длится, вероятно, 150–250 лет. По мере перехода свежеекспонированной породы в зрелую экосистему постепенно стабилизируются запасы всех компонентов и растёт доля гетеротрофного дыхания. Оно постепенно увеличивается от 4% в 1-й год переходного режима до 100% от NPP в стационарном состоянии.

Вторичная сукцессия идёт гораздо быстрее первичной, так как сохраняются некоторые компоненты предыдущего сообщества, прежде всего почва.

В Туве нами было изучено (Титлянова, Самбуу, 2016; Титлянова, Шибарева, 2022) пять видов антропогенных сукцессий:

(1) Первичная сукцессия при зарастании отвалов. Сукцессия в степи идёт медленно и на первом этапе по смешанному типу, который может включать даже заросли деревьев. С каждым годом степной облик экосистемы проявляется всё ярче.

(2) Сукцессия прибрежной растительности водохранилища. Заполнение водохранилища привело к катастрофической фазе сукцессии, когда из прибрежных фитоценозов выпало до 84% видов. Режим работы водохранилища менялся незакономерно и непредсказуемо. Прибрежные экосистемы то заливались водой на всё лето, то осушались. Сформировалось новое сообщество за счёт вернувшихся и внедрившихся новых видов. Из старых видов сохранилось пять – один сорный, два луговых в микропонижениях и два степных на микроповышениях. Наличие таких ценотически разнообразных видов позволяет сукцессии отклоняться то в луговую, то в степную сторону, в зависимости от внешних условий.

(3) Пастбищная сукцессия. При любой смене пастбищного режима (его силы и/или продолжительности) в течение нескольких лет направленно и предсказуемо изменяются все исследованные показатели. При постоянных условиях сохраняется видовой состав травостоя и набор доминантов. Сукцессия останавливается. Постоянная нагрузка определяет степень дигрессии пастбища, а смена нагрузки включает сукцессию.

(4) Пирогенная сукцессия зависит от частоты и силы огня. При сильном пожаре сжигается верхний слой почвы с населяющими её бактериями, грибами и частью корней растений. После огня на 6–7 год сукцессии восстанавливается исходный травяной покров. В подземной сфере быстро нарастают новые корни и корневища, их запас увеличивается, а минерализация подземной мортмассы замедляется. Главной чертой пирогенных сукцессий является обновление всех фракций фитомассы.

(5) Залежную сукцессию изучали в течение 17 лет после агроценозов в луговых, настоящих и сухих степях. Фитоценозы всех залежей одновременно проходили определённые стадии восстановления – в последний год наблюдений их видовой состав был очень близок к видовой структуре исходных степей. Залежная сукцессия внутренне самоорганизована и детерминирована.

Рассмотрев различные сукцессии в разных экосистемах, мы пришли к выводу, что набор сукцессий гораздо больше, чем определяется словами «первичная» и «вторичная». Первичной сукцессией является только самозарастание не заселённых растениями мест. Вторичные сукцессии разнообразны: пирогенная (обновляющая сукцессия), пастбищная (непрерывная и обратимая), залежная и так далее.

Любая сукцессия зиждется не только на смене видов, но и на их самоподдержании, в ходе сукцессии происходит самоорганизация экосистемы. Не делая различия между «новыми» и «старыми» видами, сукцессия отбирает и оставляет виды, наиболее приспособленные к жёстким и колеблющимся условиям существования.

**Смена парадигмы.** Кольцевая модель круговорота с входом и выходом устарела. Ныне она относится лишь к первичным сукцессиям. Девяносто пять процентов вторичных сукцессий связаны с деятельностью человека. Связи между экосистемами удесятерились. Рассмотрим обычное сочетание «город – зерновое поле – лес». В город постоянно идёт поступление разнообразных веществ, и не только из леса и поля, но и из различных стран и континентов. Из города идут многообразные товары по всем направлениям, лес вырубается, древесина поступает в город, используется различным образом. Из поля в город поступают сельскохозяйственные продукты, в том числе зерно, которое может быть транспортировано в любые страны, вплоть до африканских, а из города в поле поступают удобрения и различные химикаты. Где кончается одна экосистема и начинается другая — неопределимо. По-видимому, связи между экосистемами по своей силе мощнее внутренних циклов. Поэтому предлагается другая модель круговорота – *сетевая*. Ячейка – это круговорот в определенной экосистеме, через границы идёт непрерывный обмен веществом и энергией с другими экосистемами. В каждой экосистеме работает не только круговорот, но и непрерывные мощные входящие и исходящие потоки веществ и энергии. Огромную объединяющую роль имеют дороги – морские, железнодорожные, шоссейные, грунтовые. В сети работает закон сохранения энергии и вещества, а также известный нам закон узкого места. Последнее может быть как веществом, так и скоростью процесса, и, вероятно, другие сетевые законы, нам пока не известные. Подчеркнём, что на сегодняшний день круговорот веществ выглядит не кругом с входом и выходом, а сетью многообразных процессов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представление о схеме круговорота как круга с входом и выходом устарело. Закономерных закрытых циклов в природе не существует. Современные связи между отдельными экосистемами громадны, в связи с чем границы между экосистемами размыты. Где кончается одна экосистема, и начинается другая – сказать трудно. Связи между отдельными экосистемами мощнее внутренних циклов в экосистемах. Предлагается новая модель всепланетного круговорота – сетевая.

## ЛИТЕРАТУРА

Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности / Титлянова А.А., Базилевич Н.И. и др.; отв. ред. В.Б. Ильин. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 134 с.

Сукцессии и биологический круговорот / А.А. Титлянова, Н.А. Афанасьев и др.; отв. ред. В.М. Курачев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1993. 157 с.

Титлянова А.А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 220 с.

Титлянова А.А. Развитие теории биотического круговорота. Новосибирск: Издательский дом ООО «Окарина», 2023а. 76 с.

Титлянова А.А. Развитие теории биотического круговорота // Почвы и окружающая среда [Электронный ресурс]: Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвящённой 55-летию Института почвоведения и агрохимии СО РАН (Новосибирск, 2–6 октября 2023 г.). Новосибирск: ИПА СО РАН, 2023б. С. 10–13. DOI: <https://doi.org/10.31251/conf1-2023>.

Титлянова А.А., Вишнякова Е.К. Изменение продуктивности болотных и травяных экосистем по широтному градиенту // Почвы и окружающая среда. 2022. Том 5. № 2. с176. DOI: <https://doi.org/10.31251/pos.v5i2.176>.

Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. Подземные органы растений в травяных экосистемах. Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма РАН, 1996. 128 с.

Титлянова А.А., Самбуу А.Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2016. 191 с.

Титлянова А.А., Шибарева С.В. Изменение чистой первичной продукции и восстановление запасов углерода в почвах залежей // Почвоведение. 2022. № 4. С. 500–510. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X2204013X>.

Титлянова А.А., Шибарева С.В., Варакина З.В. Закономерности изменения величин чистой первичной продукции в евразийских степях // Почвы и окружающая среда. 2023. Том 6. № 2. с210. DOI: <https://doi.org/10.31251/pos.v6i2.210>.

*Поступила в редакцию 07.12.2023*

*Принята 26.12.2023*

*Опубликована 30.12.2023*

**Сведения об авторе:**

**Титлянова Аргента Антониновна** – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории биогеоценологии ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (Новосибирск, Россия); [argenta@issa-siberia.ru](mailto:argenta@issa-siberia.ru)

*Автор прочитал и одобрил окончательный вариант рукописи.*



Статья доступна по лицензии [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)



## DEVELOPING UNDERSTANDING OF BIOTIC TURNOVER

© 2023 A. A. Titlyanova 

*Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Lavrentieva 8/2, Novosibirsk, Russia. E-mail: [argenta@issa-siberia.ru](mailto:argenta@issa-siberia.ru)*

*Over the last 50 years A.A. Titlyanova with her colleagues from the Laboratory of Biogeocenology in the Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences has been actively studying biotic turnover components and processes: the flow of carbon and its stocks in various ecosystem blocks were estimated, and turnover regimes revealed. The performed field experiments showed that the nearer an ecosystem is to the stationary state, the more closed its biotic turnover becomes, and the lesser role is played by abiotic processes. The studies in diverse ecosystems confirmed that climatic and weather conditions, soil properties as well as ecosystem's relief position and exposition are the main factors driving the net primary production of grassland ecosystems. The article presents and discuss earlier results about phytomass dynamics and provides estimates of the net primary production, both above- and belowground. The belowground plant organs, i.e. roots and rhizomes, preserve life of a grassland ecosystem under any climatic conditions. Sustainability of grasslands in time depends on the changes in plant species composition, diverse survival strategies, high productivity of the dominant plant species, soil seed bank and their aeolian and water transportation from other ecosystems, rapid release of nutrients from residues by mineralization. Analysis of different successions in ecosystems allowed concluding that the number of succession types is higher than only two main types of primary and secondary succession. The primary succession refers only to those successions that occur by spontaneous revegetation at sites without any history of previous vegetation, whereas the secondary successions are more diverse and include pyrogenic (renovating succession), pasture (continuous and reversible), abandoned field successions and others. Not only the biotic turnover, but strong in- and outcoming flows of matter and energy operate in each and every ecosystem. Presently turnover can be better described as a network of diversified processes, rather than a circle per se.*

**Key words:** net primary production; sustainability of grassland ecosystems; succession.

**How to cite:** Titlyanova A.A. Developing understanding of biotic turnover // *The Journal of Soils and Environment*. 2023. 6(4). e239. DOI: [10.31251/pos.v6i4.239](https://doi.org/10.31251/pos.v6i4.239). (in Russian with English abstract).

### REFERENCES

- Biological productivity of grassland ecosystems. Geographical regularities and ecological features / A.A. Titlyanova, N.I. Bazilevich. et al.; V.B. Ilyin (ed.). Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1988. p. 134. (in Russian).
- Succession and biological cycle / A.A. Titlyanova, N.A. Afanasev. et al.; V.M. Kurachev (ed.). Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1993. 157 p. (in Russian).
- Titlyanova A.A. Biological carbon cycle in grass biogeocenoses. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1977. 220 p. (in Russian).
- Titlyanova A.A. Development of biotic turnover theory. Novosibirsk: Publ. House Ocarina, 2023a. 76 p. (in Russian).
- Titlyanova A.A. Development of biotic turnover theory. In book: Soils and Environment [Electronic resource]: Collection of scientific papers of the All-Russian scientific conference with international participation, dedicated to the 55th anniversary of the Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS (Novosibirsk, 2–6 October, 2023). Novosibirsk: ISSA SB RAS, 2023b. P. 10–13. DOI: <https://doi.org/10.31251/conf1-2023>. (in Russian).
- Titlyanova A.A., Vishnyakova E.K. Productivity change of wetland and grassland ecosystem along a latitudinal gradient. *The Journal of Soils and Environment*. 2022. Vol. 5. No. 2. e176. DOI: <https://doi.org/10.31251/pos.v5i2.176>. (in Russian).
- Titlyanova A.A., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Romanova I.P. Below ground organs of plants in grassland ecosystems. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1996. 128 p. (in Russian).
- Titlyanova A.A., Sambuu A.D. Succession in grasslands. Novosibirsk: Publishing House SB RAS, 2016. 191 p. (in Russian).
- Titlyanova A.A., Shibareva S.V. Change in the net primary production and carbon stock recovery in fallow soils. *Eurasian Soil Science*. 2022. Vol. 55. No. 4. P. 501–510. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229322040135>.

Titlyanova, A.A., Shibareva S.V., Varakina Z.V. Patterns of net primary production changes in Eurasian steppes. The Journal of Soils and Environment. 2023. Vol. 6. No. 2. e210. DOI: <https://doi.org/10.31251/pos.v6i2.210>. (in Russian).

*Received 07 December 2023*

*Accepted 26 December 2023*

*Published 30 December 2023*

**About the author:**

**Titlyanova Argenta Antoninovna** – Doctor of Biological Sciences, Professor, Principal Researcher in the Laboratory of Biogeocenology in the Institute of Soil Science and Agrochemistry, the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); [argenta@issa-siberia.ru](mailto:argenta@issa-siberia.ru)

*The author read and approved the final manuscript*



The article is available under [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)