

УДК 574

СМЕНА ПАРАДИГМЫ?**А.А. Титлянова**Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, РФ, г. Новосибирск
atitlyanova@mail.ru

Основная парадигма биологического круговорота почти полная замкнутость определенного цикла с некоторой потерей углерода при образовании горючих ископаемых. Долгое время считалось, что небольшим количеством циклов (от 10 до 100) можно описать круговорот в биосфере и его замкнутость. Последние достижения в почвенной экологии показали, что в почве существует множество разнообразных систем: быстрые циклы в малом объеме почвы, совершенно определенные по составу видов сети. Сети смыкаются друг с другом, и вещество перетекает как внутри сети, так и в другие сети. В связи с тем, что сети связаны друг с другом, нельзя оценить баланс веществ для одной сети или их совокупности. Нулевой баланс, при котором не происходит прихода и расхода вещества, существует лишь для биосферы в целом.

Автор не настаивает на каком-либо утверждении, а лишь ставит вопрос о законности почти нулевого бюджета для любой довольно обширной экосистемы.

Ключевые слова: парадигма, биосфера, биогеоценоз, экосистема, баланс, самоорганизация, биотический круговорот.

PARADIGM CHANGE?**A.A. Titlyanova**

Institute of Soil Science and Agrochemistry

The current basic paradigm of the biological turnover is the concept of almost complete isolation of a specific cycle with some loss of carbon due to formation of combustible fossil matter. For a long time it has been believed that a small number of cycles (from 10 to 100) can describe carbon turnover in the biosphere and its insularity. Recent advances in soil ecology showed that soil embraces many different systems: fast cycles in a small volume of soil, networks of defined species composition. The networks connect with each other, and organic matter flows within such network system. The networks link with each other, and hence one cannot assess the balance of nutrients for one network or several networks as they are not closed. Zero carbon balance, i.e. the situation when there is neither carbon input nor output into/out from the ecosystem, occurs only for the biosphere as a whole. By writing this article the author wanted to attract attention to the validity of the premises of almost zero budgets for any relatively large ecosystem.

Key words: paradigm, biosphere, biogeocenosis, ecosystem balance, self-organization, biotic turnover.

Парадигма – понятие, выражающее исходную концепцию в динамике научного объяснения системы базовых представлений организации отношений Универсума (от латинского *universum* – мировое, целое). Например, первичность материи – вторичность сознания и т.д.

В философскую науку понятие введено американским историком и философом Т.Р. Куном [1]. В экологии в XX столетии появилось две парадигмы, обе касающиеся элементарной единицы биосферы. Первая основная идея: экосистема – это единство организмов и сре-

ды, приводящее к многообразным связям организмов между собой и средой. Термин «экосистема» был предложен английским экологом А. Тэнсли [2].

Экосистема – понятие весьма широкое, и его главное значение для экологической теории состоит в том, что это короткое слово, которое может быть усвоено любым языком [3]. Следуя описанию А. Тэнсли, экосистема обозначала, прежде всего, систему связей между организмами, а также между организмами и средой. Одновременно в русской экологической литературе вместо слова экосистема применяли термин биогеоценоз (сокращенно БГЦ). Под биогеоценозом, следуя В.Н. Сукачеву и Н.В. Дылису [4], понимали некоторый участок территории, с примыкающими к нему подземным и надземным участками, ограниченными определенным образом, а также с населяющими его растениями, животными и микроорганизмами. В биогеоценоз втекают некоторые субстанции (вещество и энергия) и из него вытекают некоторые субстанции. В пределах ценоза происходит определенный комплекс биогенных и абиогенных процессов, перерабатывающих и перераспределяющих субстанцию, как притекающую, так и находящуюся внутри ценоза. Соседствующие биогеоценозы некоторым образом обмениваются субстанцией. Таким образом, из них синтезируются биогеоценозы более высокого порядка вплоть до биосферы в целом.

Естественно, что эти два понятия – экосистема и биогеоценоз – со временем сблизились. Известная доля в этом сближении принадлежит А.А. Ляпунову и А.А. Титляновой [5], А.А. Титляновой и Н.И. Базилевич [6], Р.В. Ковалеву и др. [7]. Совместно с Н.И. Базилевич мы неоднократно изображали граф-схемы биогеоценозов, насыщая их полученными в полевых исследованиях данными движения вещества внутри ценоза, оценивая также входящие в биогеоценоз и выходящие из него потоки различных веществ.

Одновременно с развитием полевых работ началось активное моделирование биогеоценологических процессов. Обычно закладываемые в модель эмпирические данные были скупы. Они включали динамику общей зеленой фитомассы и ее мертвой части, динамику корней (в лучшем случае поделенных на живые и мертвые) и перенос веществ из одного БГЦ в другой. Принималось, что некоторое количество углерода уходит из круговорота при образовании нефти, угля и горючих сланцев. Единственным принципом, на котором строился бюджет углерода в любой системе, был принцип сохранения вещества и энергии. Никаких других правил, оценивающих справедливость граф-схемы, не существовало, хотя мы постоянно сталкивались то с излишком, то с недостатком веществ, которые составляли проценты от общей массы углерода в рассматриваемом цикле.

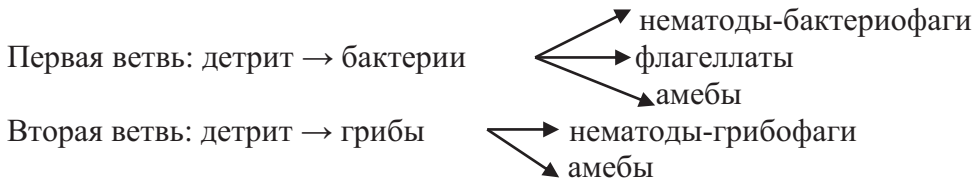
Часто отрицательный бюджет по углероду и азоту объясняли образованием прогумуса, превращающегося с разной скоростью в гумус. Никаких четких данных о том, какая доля подземной фитомассы превращается в гумус, до сих пор не имеется. Эту долю рассчитывают разным образом. Кроме того, часть углерода выносится из любого круговорота с водными и воздушными потоками. Оценка этой доли весьма приближительна.

Быстрое развитие в последние десятилетия «подземной» экологии за границей открыло совершенно новые явления. Одно из них – быстрые циклы. Корень растения выделяет органические вещества, которые быстро потребляются бактериями, последние тут же поедаются амебами. Содержание азота в бактериях значительно выше, чем в амебах, и часть его выбрасывается амебами. Органические соединения азота тут же вблизи корня превращаются в минеральные формы, и вновь потребляются корнем растения [8].

Мы не имеем представления, какую количественную роль играют малые циклы в общем круговороте веществ. И мы до сих пор не знаем всего населения почвы, его пищевых потребностей, а, следовательно, не знаем, какая часть фитомассы ими перерабатывается. Еще меньше сведений имеется о количестве потребляемой пищи редуцентами. В настоящее время большие группы экологов разных специальностей из разных областей знаний начали подробно изучать взаимодействие подземной фауны с корнями растений и взаимодействие различных групп фауны друг с другом. И тут открылись новые горизонты. Ученые из Аризонского университета, работая в сухой прерии, изучили и построили пищевую сеть для бактерий, грибов, нано- и мезофауны [9]. Подобная работа, показывающая, как складывается сеть

гетеротрофов в ходе первичной сукцессии, проведена также на песчаных дюнах в Нидерландах [10].

Последовательность событий с общей длительностью сто лет была связана с развитием растительности и включала четыре этапа. Первый этап – растения отсутствуют. Однако и при отсутствии растений детрит есть везде и всегда. Если он не образован на месте, то принесен ветром, о чем уже говорилось выше. На первом этапе уже имеются две ветви будущей сети – бактериальная и грибная.



В первичном сообществе есть и хищник – хищные нематоды, питающиеся всеми бактериофагами и нематодами-грибофагами.

Таким образом, первичное сообщество – начало сети – насчитывает уже минимум 9 членов и 13 пищевых связей, включая хищничество. Все компоненты данного сообщества: грибы, бактерии, нематоды, амёбы, клещи присутствуют на угольных отвалах с самого начала сукцессии, как было показано ранее [11]. Следовательно, тип сети, складывающийся в первые же дни возникновения свободных поверхностей, аналогичен в разных первичных сукцессиях.

На дюнах на второй стадии (5 и 10 лет) появляются корни растений с присущей им микоризой, и в пищевую сеть включаются новые члены: нематоды-корнефаги, всеядные нематоды и коллемболы. На третьей стадии (15 и 25 лет) появляется универсальный хищник – хищный клещ, обладающий широкой пищевой амплитудой. На четвертой стадии (50 и 100 лет) в систему внедряются нематоды, поедающие клещей, и хищные коллемболы, питающиеся грибоядными нематодами. Сеть развивается в сторону увеличения хищничества и специализации (например, хищные коллемболы) (рис. 1).

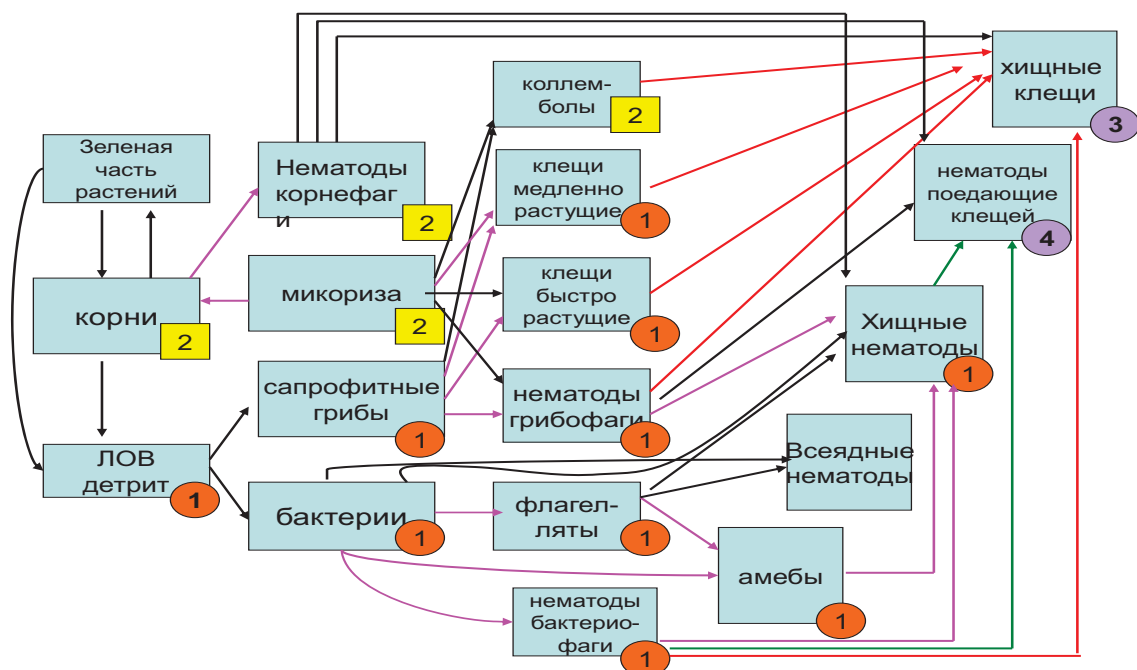


Рис. 1. Развитие детритной сети на дюнах. По: [10].
Fig. 1. Development of the detrital network on the dunes.

Экологи давно изучали и цепи и сети питания. Эти сети отличались друг от друга и единого строения не имели. Может быть, круговорот построен из сетей определенного вида, связанных друг с другом. Тогда вещество и энергия перетекают из сети в сеть, и наличие нулевого бюджета возможно лишь на уровне всей биосферы.

В любой экосистеме действует принцип самоорганизации. Самоорганизация – это постепенное построение или переустройство всех систем биогеоценоза, движущегося к терминальному состоянию. Механизмом самоорганизации, по нашему мнению, является сетевая структура биотического круговорота.

В сеть входят живые организмы, продукты их жизнедеятельности (автотрофов и гетеротрофов), обменные процессы между различными петлями сети, а также между сетью и окружающей средой. В обменные процессы включены химические элементы-органогены (C, O, H, N, P, K, Ca и другие макро- и микроэлементы); вода, составляющая в среднем две трети массы живых организмов и принимающая участие в процессах фотосинтеза и минерализации органических веществ; CO₂ – газ, поглощаемый растениями из атмосферы и возвращающийся в атмосферу в процессе дыхания автотрофов и жизнедеятельности гетеротрофов; органические соединения, создаваемые продуцентами (растениями-автотрофами), движущиеся в сети питания консументов, разрушаемые в процессе жизнедеятельности редуцентов и поступающие в атмосферу или другие наземные сети.

На большинство обменных процессов (а может быть, 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.

Сеть биотического круговорота с одной стороны ограничивает численность и массу определенной группы организмов, а с другой стороны предоставляет организмам, в том числе растениям, не одно, а несколько вариантов внедрения или возвращения в биогеоценоз в ходе сукцессии.

Парадигма биологического круговорота с равенством входа и выхода из него вещества остается нерушимой только на уровне биосферы. В отдельных же экосистемах не существует равенства входа и выхода вещества. В быстрых циклах излишек азота выбрасывается амебами. Часть его немедленно поступает в растущие корни, а другая часть может уходить в другие сети. Как устроены сети, как связаны друг с другом – вот, вероятно, сегодня главный вопрос экологии.

Почему статья называется «Смена парадигмы?» Потому что основная парадигма – равенство входа и выхода вещества и нулевой баланс – справедлива лишь для биосферы в целом. Любой же цикл, имеющий по предыдущим понятиям нулевой баланс, не имеет такового, так как любая сеть либо накапливает, либо теряет вещество. При грубой экспериментальной оценке бюджет цикла обычно считают нулевым. Однако это принципиальная ошибка, так как вход в сеть любого элемента больше или меньше его выхода из данной сети и перехода в другую сеть.

Можно ли назвать сменой парадигмы теоретический переход от грубо очерченных циклов элементов к сложным сетям взаимодействий, не имеющих внутреннего баланса и связанных друг с другом постоянным переходом вещества и энергии?

Как эколог, занимающийся круговоротом, я думаю – Да, возможно! Но, в то же время, не буду спорить с теми, кто не принимает эту точку зрения. А может быть, правы Крайтон и Престон [12], сказавшие: «Взаимодействуя с миром природы, мы отрицаем определенность и всегда будем ее отрицать» (перевод А.А. Титляновой).

Литература

1. Рево В. Энциклопедия системных знаний. М.: Изд-во Фолиум, 2006. С. 195.
2. Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology, 1935. № 16. P. 284–307.
3. Одум Ю. Основы экологии М.: Мир, 1975. 740 с.
4. Сукачев В.Н., Дылис Н.В. Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. 576 с.
5. Ляпунов А.А., Титлянова А.А. Системный подход к изучению круговорота веществ и потока энергии в биогеоценозе // О некоторых вопросах кодирования и передачи информации в управляющих системах живой природы. Новосибирск, 1971. С. 99–189.
6. Титлянова А.А., Базилевич Н.И. Функциональная модель обменных процессов // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука, 1976. Т. 2. С. 449–467.
7. Ковалев Р.В., Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Курачев В.М. Особенности функционирования биогеоценозов // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука, 1976. Т. 2. С. 467–485.
8. Clarholm M. Protozoan grazing of bacteria in soil-impact and importance. Microb. Ecol. 1981. Vol. 2. №4. P. 343–350.
9. Hunt H.W., Coleman D.C., Ingham E.R. et al. The detrital food web in a shortgrass prairie // Biol. Tert Soils. 1987. Vol. 3. № 1–2. 57 p.
10. Neutel A-M., Heesterbeek J.A.P., van der Koppel J., et al. Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. Nature, 2007. 449. P. 599–602.
11. Титлянова А.А., Самбуу А.Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. 191 с.
12. Crichton M., Preston R. Micro: A Novel. Harper Collins USA. 2011. 430 p.

References

1. Revo V. Encyclopedia of system knowledge. Moscow: Folium, 2006. 195 p.
2. Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology, 1935. No. 16. P. 284–307.
3. Odum Yu. Fundamentals of Ecology M.: Mir, 1975. 740 p.
4. Sukachev V.N., Dylis N.V. Foundations of forest biogeocenology. Moscow: Nauka, 1964. 576 p.
5. Lyapunov A.A., Titlyanova A.A. A Systems Approach to the Study of the Cycle of Substances and the Energy Flow in the Biogeocenosis // About Some Issues of Coding and Information Transmission in Control Systems of Wildlife. Novosibirsk, 1971. P. 99–189.
6. Titlyanova A.A., Bazilevich N.I. Functional model of metabolic processes // Structure, functioning and evolution of the biogeocoenosis system of the Baraba. Novosibirsk: Nauka, 1976. Т. 2. P. 449–467.
7. Kovalev R.V., Titlyanova A.A., Bazilevich N.I., Kurachev V.M. Features of the functioning of biogeocenoses // Structure, functioning and evolution of the biogeocenosis system of the Baraba. Novosibirsk: Nauka, 1976. Vol. 2. P. 467–485.
8. Clarholm M. Protozoan grazing of bacteria in soil-impact and importance. Microb. Ecol. 1981. Vol. 2. No. 4. P. 343–350.
9. Hunt H.W., Coleman D.C., Ingham E.R. et al. The detrital food web in a shortgrass prairie // Biol. Tert Soils. 1987. Vol. 3. No. 1–2. 57 p.
10. Neutel A-M., Heesterbeek J.A.P., van der Koppel J., et al. Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. Nature, 2007. 449. P. 599–602.
11. Titlyanova A.A., Sambuu A.D. Succession in grass ecosystems. Novosibirsk: SO RAN, 2016. 191 p.
12. Crichton M., Preston R. Micro: A Novel. Harper Collins USA. 2011. 430 p.