

УДК 577.4.

СУКЦЕССИИ И БИОТИЧЕСКИЙ КРУГОВОРОТ

© 2009 А.А. Титлянова

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск; e-mail: argenta@issa.nsc.ru

В статье представлены результаты изучения сукцессионных процессов в экосистемах, формирующихся на отвалах угольных разрезов. Сопоставлены сукцессии различных компонентов биоты, показаны особенности сукцессионных процессов при первичной и вторичной сукцессии, проведен анализ связи между экологическими сукцессиями и процессами биотического круговорота, включающими формирование почв.

Ключевые слова: *биота, биотический круговорот, угольные отвалы, самозарастание, сукцессия.*

Сукцессия, понимаемая как направленные во времени изменения отдельных компонентов и всей экосистемы в целом, является одним из главных объектов исследования в экологии. Изучение сукцессий приобрело особое значение в последнее столетие, когда антропогенное воздействие распространилось на все биомы и регионы биосферы. Под влиянием деятельности человека часть климаксовых экосистем была трансформирована в агроценозы, городские и техногенные ландшафты, а из остальных экосистем значительная доля выведена из равновесного состояния и переведена в неравновесное сукцессионное. В настоящее время биогеоценотический покров биосферы представляет собой сложную мозаику антропогенных трансформатов, а также полуприродных и природных экосистем, находящихся на различных стадиях различных типов сукцессий.

Клементс [Clements, 1916] – автор теории сукцессии – считал сукцессию детерминированным, направленным процессом и называл среди факторов, определяющих ее ход, способность видов к распространению семян, трансформацию видами среды их обитания и конкурентные взаимоотношения между видами. Маргалеф [Margalef, 1968] предполагал, что состав сообщества на разных стадиях сукцессии находится под большим влиянием случайных обстоятельств, в связи с чем для пионерных стадий сукцессии характерны не столько направленный тренд, сколько флюктуации. Со временем они играют всё меньшую роль, т.к. гасятся возникающими свойствами самого биотического сообщества. Ю. Одум [1975] в своей концепции сукцессионных и зрелых стадий экосистемы уделил особое внимание изменению количественных соотношений в структуре потоков энергии, биотического круговорота и трофических цепей, а также смене жизненных циклов организмов и их стратегий.

Коннел и Слэйтир [Connel, Slatyer, 1977], сум-

мировав различные точки зрения, предложили три модели сукцессий: модель облегчения (Facilitation), толерантности (Tolerance) и ингибирования (Inhibition). Соответственно первой только определенные раннесукцессионные виды могут оккупировать открытое пространство. Модели толерантности и ингибирования предполагают, что любой вид, достигающий поверхности, может ее колонизировать, т.е. укрепиться на ней на какое-то время. По всем трём моделям ранние поселенцы модифицируют среду так, что она становится неподходящей для нового поселения в ней этих ранних сукцессионных видов. Гипотезы отличаются по механизмам, обеспечивающим появление новых видов на более поздних стадиях сукцессии.

Уиттакер [Whittaker, 1975] рассматривал механизм облегчения как процесс, при котором доминант А так модифицирует почву и микроклимат, что это делает возможным доминирование вида В, который в свою очередь, так меняет среду, что доминирование переходит к виду В и т.д. Развитие экосистемы по модели облегчения характерно для первичных сукцессий, происходящих на бедных субстратах.

Приступая к изучению сукцессий на отвалах угольной промышленности, т.е. на бедных субстратах, мы полагали, что сукцессия растительности будет идти по модели Facilitation, но не прогнозировали типа сукцессий для гетеротрофов. Необходимо отметить, что подавляющее количество экосистем, формирующихся на отвалах, относится к травяному типу. Травяные же экосистемы находятся в непрерывной сукцессии, т.к. их видовой состав и состав доминирующих видов зависят от режима использования экосистемы. Заповедание, сенокосение, выпас, изменение степени пастбищной нагрузки немедленно отражаются в составе и структуре растительности [Титлянова, 2002]. К зрелым экосистемам с травянистой растительностью приложимо поня-

тие субклимакса [Clements, 1916]. Субклимакс – это незавершенная стадия развития, на которой растительность задерживается неопределенно долго, благодаря воздействию факторов, отличных от климата. Таким субклимаксом может многие годы выступать промежуточная стадия пастбищной дигрессии при постоянной по силе и времени пастбищной нагрузке. Субклимакс обычно относят к терминальной стадии сукцессии.

В начале исследования были поставлены следующие вопросы: а) детерминирована ли сукцессия, и какова роль случайных факторов; б) какова связь развивающегося биотического круговорота с возрастом сукцессионной экосистемы; в) имеются ли общие закономерности в сукцессии отдельных компонентов экосистемы (растительность, микроорганизмы, представители почвенного населения).

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились в 1983-1990 гг. на КАТЭКе (Канско-Ачинский топливно-энергетический комплекс), в рамках которого предполагалось построить больше десятка электростанций, работающих на угле. Экспериментальный участок был расположен в лесостепной зоне Назаровской котловины около Назаровского угольного разреза (Красноярский край, Назаровский район).

Объектом изучения были серии самозарастающих отвалов. В первую серию самозарастающих отвалов разного возраста входили неспланированные отвалы, представляющие собой невысокие гряды (рис. 1). На каждом отвале было выбрано три позиции: на вершине – элювиальная (Эль); на склоне – транзитная (Транс); у подножья – аккумулятивная (Ак). Вторая серия размещалась на транспортном отвале, отсыпанном и спланированном в 1957 г. В течение 25 лет самозарастания здесь сформировался злаково-разнотравный луг и образовался тонкий слой «молодой» почвы. При вторичной планировке в 1982 г. верхние 50-70 см грунта были срезаны. Гумусированный слой, надземный и подземный растительный материал оказались беспорядочно перемешанными с грунтом и сосредоточены в верхнем полуметровом слое.

Породы всех отвалов не токсичны и представляют собой третичные и четвертичные супеси, суглинки, глины, алевролиты и аргиллиты.

Кроме отвалов изучалась залежь (заброшенное картофельное поле) и два природных луга, выбранных в качестве экосистем, находящихся в терминальной стадии. Первая - остепненный луг, ранее использовавшийся как сенокос, с 1985



Рис. 1. Пласты угля и отвалы (Назаровский угольный разрез).

г. – заповедный. Растительное сообщество луга, хотя и считалось терминальным, находилось в переходной сукцессии в связи с изменением режима использования. Вторая – мезофитный злаково-разнотравный луг, используемый как пастбище. Пастбищная нагрузка не велика и постоянна по силе.

Таким образом, мы имели:

- а) Отвалы, первично зарастающие – типичная первичная сукцессия, нет ни почвы, ни запаса семян. Сукцессионная серия включала отвалы с возрастом на начало наблюдений 1, 7 и 25 лет.
- б) Отвал, вторично зарастающий – нетипичная вторичная сукцессия, в грунте есть запас семян, но почва отсутствует.
- в) Залежь – типичная вторичная сукцессия, есть запас семян и почва.
- г) Луга – сенокосный и пастбищный, условно терминальные экосистемы, постоянно находящиеся в состоянии колеблющейся или возвратной сукцессии.

Методы исследования сукцессии растительности, сообщества микроорганизмов подробно описаны в книге «Сукцессии и биологический круговорот» [1993].

СУКЦЕССИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Проводя ежегодные, трехразовые в сезон описания растительности, мы за шесть лет наблюдений отметили, что динамика отдельных видов резко различна [Титлянова, Миронычева-Токарева, Косых, 1993]. Есть виды, выпадающие из травостоя и далее не появляющиеся в нем и виды, появившиеся в травостое и далее не исчезающие из него. Отнесем эти виды к сукцессионным. Есть виды, то появляющиеся в травостое, то исчезающие из него. Назовем их флюктуирующими. Наконец, есть виды, постоянно присут-

ствующие в сообществе, - устойчивые.

Доли трех выделенных групп видов от их общего числа показаны на рис. 2. Общее число видов, зарегистрированных за шесть лет, изменяется от 66 (зарастающий отвал, вторичная сукцессия) до 91 (сенокос с переменным режимом кошения). Во всех экосистемах есть виды, принадлежащие к трем названным группам. Доля сукцессионных видов максимальна на зарастающем отвале, доля устойчивых достигает половины от общего числа видов на сенокосном и пастбищном лугах.

Среди устойчивых есть 18 видов, которые встречаются во всех изученных нами экосистемах, существующих в режиме вторичной или возвратной сукцессии. Среди них два вида относятся к сорным (*Cirsium setosum*, *Taraxacum officinale*), 9 видов – к залежным (*Elytrigia repens*, *Cerastium arvense*, *Odontites serotina*, *Plantago media*, *Potentilla anserina*, *P. argentea*, *Trifolium pratense*, *T. repens*) и 8 видов – к тер-

минальным, которые входят в травостой естественных лугов и часто доминируют в нем (*Achillea millefolium*, *Agrostis gigantea*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Ranunculus submarginatum*, *Stellaria graminea*, *Vicia cracca*). Пятнадцать видов из данного списка входят в растительное сообщество семилетнего и четырнадцать видов – в травостой двадцатипятилетнего отвалов, зарастающих по типу первичной сукцессии.

Как мы видим, имеется характерная совокупность устойчивых видов (терминальных и залежных), постоянно обитающих в данной местности на пастбищах и сенокосах и поселяющихся на свободных поверхностях. Это ядро видового состава существует в сообществе в течение всей сукцессии и остается в нем на терминальной стадии. Следовательно, если привнос семян не ограничен, сукцессия в травяных экосистемах детерминирована и идет в сторону повышения обилия (численности и фитомассы) видов ядра.

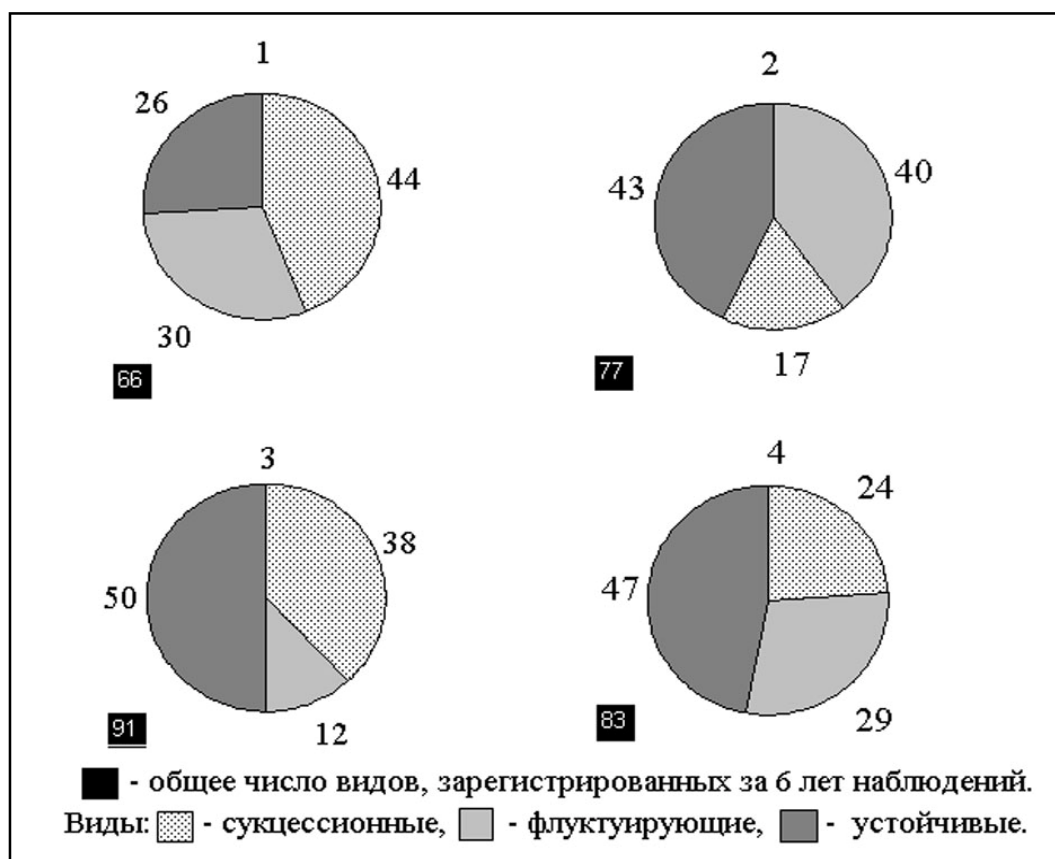


Рис. 2. Фитоценотический состав сукцессионных сообществ.

Сукцессии: 1 – вторичная, на отвале; 2 – вторичная, залежь; 3 – возвратная, сенокосный луг; 4 – колеблющаяся, пастбищный луг.

Однако случайность в сукцессии также существует, т.к. случайно могут меняться тип, частота и интенсивность антропогенного воздействия. Хотя ответ экосистемы на эти случайные факто-

ры будет определенным и повторяющимся при повторяемости фактора, само разнообразие факторов и их нерегулярная частота вызывает непредсказуемые изменения видового состава со-

общества. Следовательно, закономерные ответы на случайные воздействия могут выглядеть случайными и хаотичными. Второе проявление случайности – кратковременные изменения видового состава сообщества, вызванное динамикой флуктуирующих видов. В данном случае варибельность видового состава определяется прежде всего колебаниями погодных условий и регенерационными циклами индивидуальных видов.

Таким образом, сукцессия в травяных сообществах детерминирована, несмотря на большую роль случайных факторов [Титлянова, Миронычева-Токарева, Косых, 1993а].

КАК РАЗВИВАЕТСЯ БИОТИЧЕСКИЙ КРУГОВОРОТ?

Осадочные породы содержат ископаемые углерод и азот (остатки былых биосфер по Вернадскому) в количестве 260 г С/м^2 и 25 г N/м^2 в слое 0-20 см. Ископаемые С и N – это изначальные фонды питания, которые могут использоваться рядом гетеротрофных организмов. В поднятой с глубины 20 м породе присутствуют бактерии – гетеротрофы, усваивающие растворенные соединения С и N. Следовательно, исходный субстрат содержит и питательные ресурсы и микроорганизмы, способные использовать эти ресурсы. С самого начала сукцессии есть все условия для включения гетеротрофного звена в геохимическую работу. Однако, концентрации бактерий и питательных элементов в свежеекспонированной породе очень низки, а следовательно поверхность отвала свободна для заселения. Ветер приносит на эту поверхность семена (до $2,5 \text{ тыс./м}^2$), клетки и споры бактерий (около $0,4 \text{ г/м}^2$ за сезон) и грибной мицелий (до 3 г/м^2 за месяц). Летят с ветром и простейшие и зародыши других мелких животных.

Таким образом, биотический круговорот (БК) начинается не с нуля, а с низкого старта и не с автотрофов, а с гетеротрофов. Начинается БК с первого месяца экспонирования породы.

Автотрофные процессы включаются после гетеротрофных, но развиваются очень быстро и дают свежий материал для интенсификации гетеротрофных процессов (рис. 3). В течение сукцессии происходит быстрая смена доминирующих видов, что определяет величины надземной (ANP) и подземной (BNP) чистой продукции. В первый год растительный покров на вторично зарастающем отвале был представлен отдельными растениями, их продукция была очень мала. На второй год, стеной поднялся донник (бобовое растение), в связи с чем ANP составила около 8 т/га . Минерализация на второй год была очень

низкой, т.к. мертвая фитомасса (мортмасса) еще не накопилась. На третий год доминировал осот, имеющий мощные корни, в связи с чем резко возросла подземная продукция (BNP); в этот же год интенсифицировался минерализационный и включился гумификационный процессы, началось образование почвенного органического вещества (ПОВ). Четвертый год характеризовался доминированием уже терминального вида (полевицы) и залежного (клевер). Лето было сухим и жарким, ANP и BNP были не велики, резко возросла минерализация мортмассы, накопление ПОВ сменилось его разложением. На пятый год доминировал клевер, интенсивности продуцирования и минерализации выровнялись, шло активное накопление ПОВ. На шестой год сукцессии доминантом в травостое был мятлик – один из характерных доминантов естественных лугов. Произошло увеличение надземной продукции и активизировался процесс минерализации ПОВ.

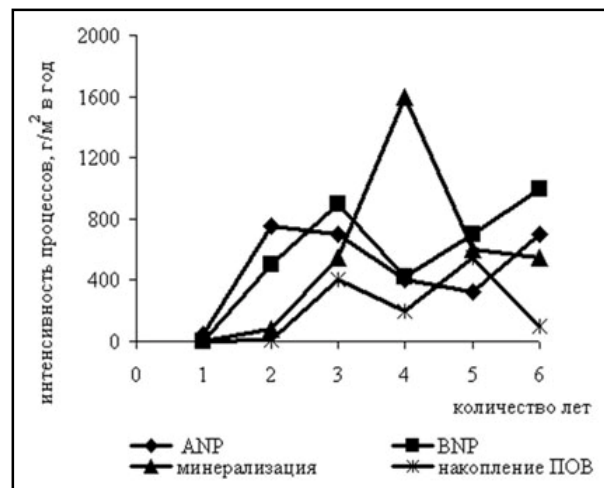


Рис. 3. Развитие процессов углеродного цикла при самозарастании отвала (вторичная сукцессия).

Как показано на рис. 3, биотический круговорот на спланированном отвале (вторичная сукцессия) развивается очень быстро. За шесть лет фитоценозы продуцировали в сумме 67 т/га органического вещества (ОВ). Три основных процесса углеродного цикла – продуцирование ОВ, его минерализация и гумификация, включаясь друг за другом, формируют полный круговорот уже на 3-й год развития экосистемы. За 6 лет достигается зональный уровень NPP и запасов ОВ. За этот срок из всего количества продуцированного органического вещества 37% пошло на образование живой и мертвой фитомассы, 17% - на формирование ПОВ, 2% - на накопление микроббиомассы и 44% было минерализовано до CO_2 .

Первая стадия БК – выход на стационарный уровень подсистемы растения – растительные

остатки длится 6 лет. За это время формируется 30% микроббиомассы и 10% ПОВ от их стационарного уровня. БК характеризуется уменьшением флюктуации запасов фитомассы и мортмассы и накоплением микроббиомассы. Третья стадия будет охватывать длительный период накопления зонального уровня ПОВ и выхода на стационарный уровень (S) подсистемы: растительные остатки > гумификация ПОВ > минерализация ПОВ [Титлянова, Миронычева-Токарева, Косых, 1993б]. Чтобы включилось деструкционное звено и сформировался круговорот N, нужно сообщество микроорганизмов.

СУКЦЕССИЯ СООБЩЕСТВА МИКРООРГАНИЗМОВ

Формирование комплекса микроорганизмов

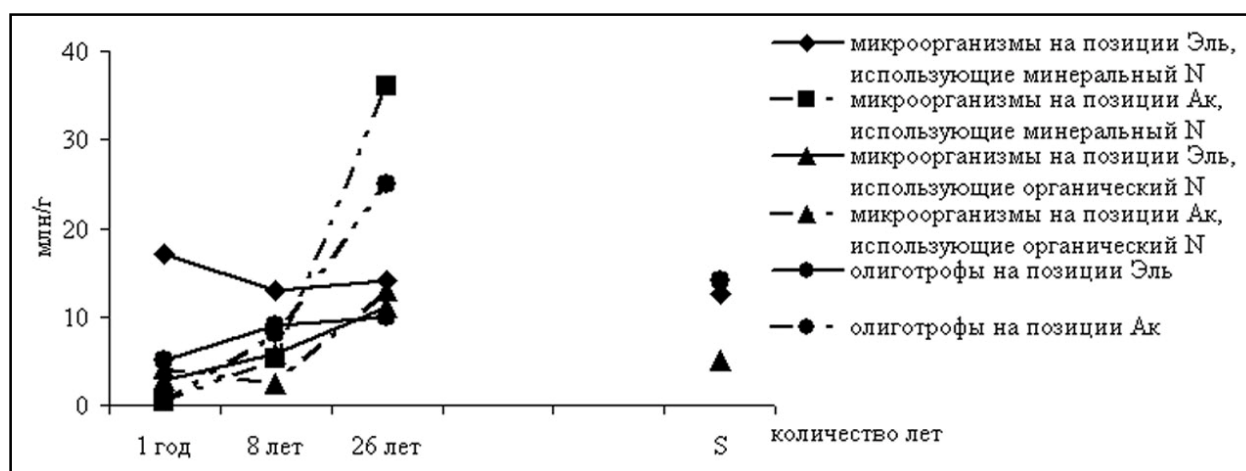


Рис. 4. Формирование комплекса микроорганизмов, первичная сукцессия.

На численность и ее изменение большое влияние оказывает позиция на катене. Через восемь лет сукцессии все три показателя численности выше на элювиальной, через 26 лет они выше на аккумулятивной позиции [Булавко, 1993].

Одним из характерных показателей развития биотического круговорота является запас почвенной микроббиомассы (МБ), которая накапливается довольно медленно (рис. 5). Через 26 лет первичной сукцессии МБ равна 62% от терминальной величины S, через шесть лет вторичной сукцессии на спланированном отвале МБ не превышает 30% от S. В течение сезона часть микроббиомассы отмирает и вновь образуется. Количество МБ, образующееся за год, представляет собой продукцию МБ. Продукция МБ через 26 лет первичной сукцессии (рис. 5) составляет 136% и через шесть лет вторичной сукцессии 52% от продукции МБ сенокосного луга (S). Следовательно, интенсивность процесса – продуцирование МБ – в ходе сукцессии растет быстрее, чем запас МБ.

происходит очень быстро (рис. 4). Уже через год экспонирования породы количество микроорганизмов разных групп, определяемых по количеству колоний, выросших на определенных средах, достигает от 3 до 132% от стационарных величин. Для каждой группы характерна своя динамика. На позиции Эль резко отличаются группы, потребляющие $N_{\text{мин}}$ и $N_{\text{орг}}$. Количество микроорганизмов смов, потребляющих N минеральный, почти постоянно и с первого года сукцессии выше, чем в терминальной экосистеме. На этой же позиции бактерии, использующие органические формы азота, накапливаются медленнее, только через 8 лет их численность сравнима с терминальной. Однако через 26 лет сукцессии численность превышает терминальную в два раза.

При лизисе клеток МБ азот освобождается, при образовании новых клеток – потребляется ими. Количество N, потребленного МБ в течение года для образования новой массы, является потоком N через МБ. Этот поток достигает 51% от S через 26 лет первичной сукцессии и 86% через шесть лет вторичной сукцессии (рис. 5) [Наумова, 1993].

Рост микроббиомассы обеспечивает увеличение интенсивности процессов азотного цикла в ходе сукцессии (рис. 6). Уже в первый год первичной сукцессии на отвалах складывается полный азотный цикл, включающий вход N в экосистему (азотфиксация), метаболизм внутри экосистемы (нитрификация) и выход из экосистемы (денитрификация). Интенсивность входных и выходных потоков N нарастает быстрее внутриэкосистемный потоков. Так через 25 лет первичной сукцессии оба вида азотфиксации составляли половину от S, выходной поток (денитрификация) был выше S в два раза, а интенсивность нитрификации не превышала 40% S. Выход на

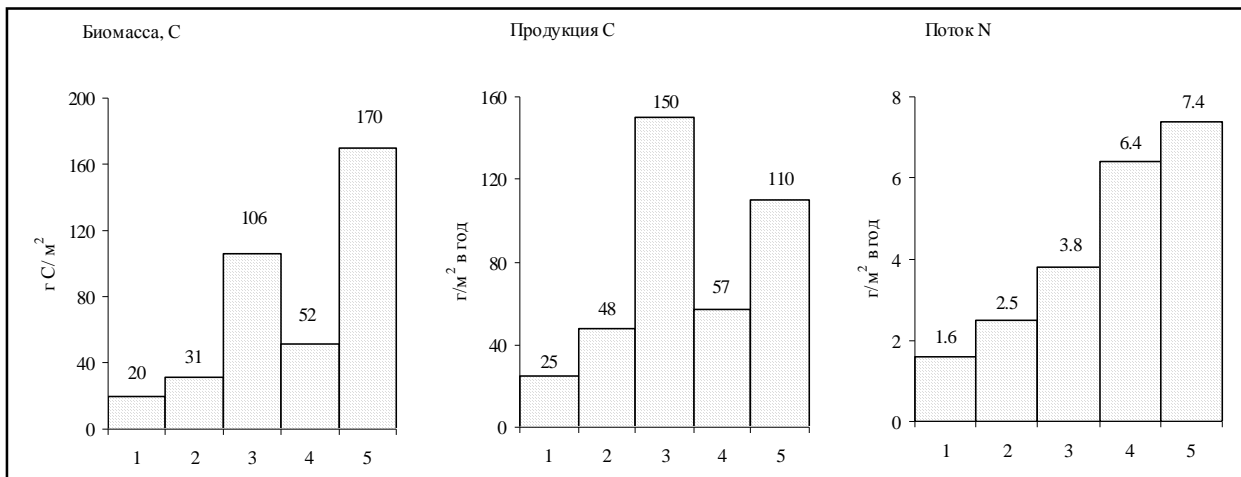


Рис. 5. Формирование микроббиомассы, ее продукции и потока N через микроббиомасу, слой субстрата 0-20 см. 1,2,3 – позиция Эль самозарастающих отвалов: 1 – второй год; 2 – восемь лет; 3 – двадцать шесть лет первичной сукцессии; 4 – отвал, шесть лет вторичной сукцессии; 5 – сенокосный луг.

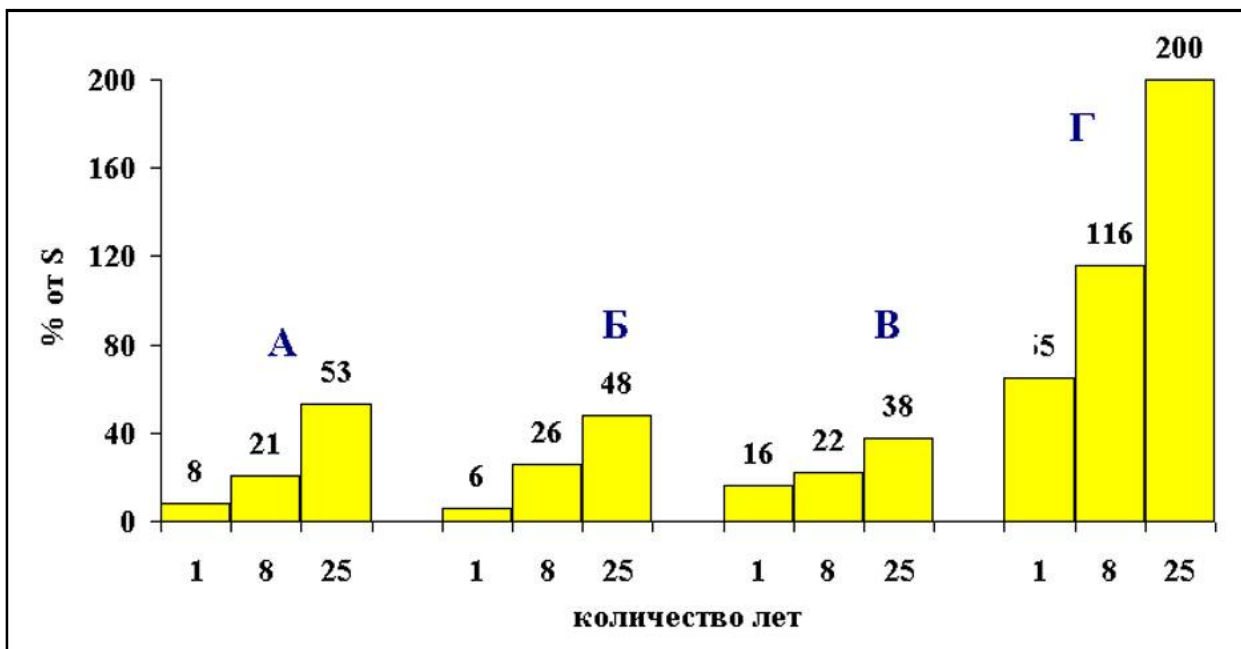


Рис. 6. Интенсивность процессов азотного цикла в % от терминальной величины S (сенокосный луг). А – аэробная азотфиксация, Б – анаэробная азотфиксация, В – нитрификация, Г – денитрификация. Первичная сукцессия.

стабионарный уровень различных потоков азотного цикла достигается за разное время. Необходимо отметить также, что флюктуационная составляющая азотных потоков в течение сукцессии очень велика [Гантимурова, Косинова, 1993].

Баланс азота был оценен для травяной экосистемы четвертого-пятого годов вторичной сукцессии на спланированном отвале (табл. 1).

Разница между потреблением N растениями+микробной биомассой и поступлением N в экосистему составляет 9-11 г/м²·год. Эта разница

Таблица 1. Примерный баланс азота в экосистемах серии вторичной сукцессии

Требуется	N г/м ² год	Поступает	N г/м ² год
для создания продукции растений	16-20	с азотфиксацией цианобактериями	10-12
для обновления микроббиомассы	6	с азотфиксацией гетеротрофными бактериями	3
Итого:	22-26	Итого:	13-15

покрывается за счет симбиотической фиксации N доминирующими видами бобовых растений (донник, клевер). Уже на четвертый год вторичной сукцессии используется азот, накопленный растениями. Избыток N уходит на образование ПОВ и на денитрификационные процессы.

СУКЦЕССИИ ПРОСТЕЙШИХ И ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ

Простейшие (жгутиконосцы, амёбы, инфузории) заселяют субстрат отвалов с первых же часов после выноса породы на поверхность. Споры простейших, также как микроорганизмы, изначально присутствуют в породе, находящейся на глубине десятков метров. Суглинистая порода вторично зарастающего отвала уже через двое суток после планирования имеет богатое население простейших (табл. 2).

Уже через двое суток вторичной сукцессии общая численность простейших и число их видов близки к соответствующим показателям терминальной экосистемы. Через две недели достигается пик общей численности и видового разнообразия. В дальнейшем от года к году идет плавное снижение численности и колеблющееся снижение числа видов. Движение к стационарному состоянию у всех трех групп простейших совершается по разным кривым. У жгутиконосцев численность характеризуется двумя пиками, число видов максимально через год. Через четыре года сукцессии оба показателя близки к терминальным. Численность и видовое разнообразие амёб максимальны после 1 года сукцессии. Резкое снижение показателей происходит на третий год сукцессии, на четвертый год численность и число видов увеличиваются, однако численность остается ниже терминальной величины.

Численность инфузورий максимальна через 2 года сукцессии и превосходит терминальную численность в семь раз. На третий год сукцессии и численность и видовое разнообразие снижаются, эти показатели вновь повышаются на четвертый год, не достигая, однако, терминальных величин.

На первых стадиях сукцессии простейших преобладают виды с высокой скоростью метаболических процессов. В дальнейшем идет перестройка видовой структуры сообщества, причем скорость сукцессии простейших особенно велика на пионерном этапе развития экосистемы [Мордкович, 1993].

Развитие сообщества панцирных клещей изучалось в серии экосистем первичной сукцессии (возраст экосистем – 1 месяц, 7 и 27 лет), а также в возрастном ряду экосистем (от 1 до 25 месяцев) вторичной сукцессии [Андреевский, 1993].

В ходе первичной сукцессии заселение одномесячного отвала происходило за счет немногих малочисленных видов. Во второй стадии сукцессии (1 мес.-7 лет) сообщество клещей становилось монодоминантным и развивалось за счет увеличения численности доминирующего вида. В третьей стадии (7-25 лет) происходит переход к полидоминантному сообществу. При вторичной сукцессии динамика численности имеет, несмотря на ее пульсирующий характер, устойчивую тенденцию к росту с увеличением возраста экосистемы. Динамика видового разнообразия на начальном этапе (1-5 месяцев) коррелирует с динамикой численности. Во второй фазе сукцессии (5-13 месяцев) численность возрастает лишь за счет двух наиболее многочисленных видов. На третьем этапе (13-21 месяц) следует качественный скачок и видовое разнообразие вновь начинает увеличиваться. Темпы сукцессий чрез-

Таблица 2. Характеристика сукцессии сообщества простейших

Сукцессионная серия экосистем	число особей, тыс/г	число видов	жгутиконосцы		амёбы		инфузории		биомасса, г/м ²
			1	2	1	2	1	2	
вторичная сукцессия на отвале:									
2 сут.	45,0	10	39	4	6	5	0,02	1	0,3
2 нед.	128,3	19	112	5	16	9	0,05	5	0,5
1 год	118,8	19	7	6	111	10	0,06	3	2,7
2 года	71,6	18	4	4	8	8	4,20	5	3,0
3 года	72,5	6	70	2	2	3	0,06	1	1,7
4 года	33,2	9	2	2	28	4	0,3	3	0,8
первичная сукцессия на отвале:									
25 лет	24,3	11	3	4	51	5	0,2	2	0,8
мезофитный луг, пасбище, S	79,8	13	2	3	77	4	0,6	6	1,3

Примечание: 1 – тысяч/г субстрата; 2 – число видов. По: [Мордкович, 1993].

вычайно медленные. Сообщество, складывающееся в ходе вторичной сукцессии, имеет сходство с луговым сообществом. Сообщество же панцирных клещей в 25-летней экосистеме первичной сукцессии – специфическое образование, мало напоминающее естественной сообщество [Андриевский, 1993].

Таким образом, характер сукцессии простейших резко отличается от картины сукцессии панцирных клещей. Кроме того, различные группы простейших (жгутиконосцы, амёбы, инфузории) демонстрируют разные траектории движения к стационарному состоянию; развитие же сообщества панцирных клещей имеет различную специфику при первичной и вторичной сукцессии.

ВЫВОДЫ

На основе анализа сукцессий растительности, микроорганизмов, простейших, панцирных клещей сделаны следующие выводы:

1. Общие закономерности в сукцессиях отдельных компонентов биоты не улавливаются. Каждое сообщество характеризуется специфическим сукцессионным процессом и траектории перехода определенных параметров к стационарному состоянию в разных сообществах различны.
2. 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.
3. Главнейшим фактором закономерного и направленного развития растительных сообществ является участие в сукцессии с ее первых стадий совокупности видов, принадлежащих к терминальным и залежным и отличающихся высоким обилием в зональных луговых экосистемах.
4. Биотический круговорот С, связанный с сукцессией растительности и микроорганизмов, развивается очень быстро. Основной процесс – фотосинтез – начинается с 1-го года сукцессии. Ко 2-му году происходит отмирание части фитомассы и формируется минерализационный поток, интенсивность которого быстро возрастает. На 3-ий год сукцессии включается процесс образования почвенного органического вещества, на 6-ой год – процесс его минерализации. Через 8 лет сукцессии интенсивность минерализационного потока достигает 50% от NPP.
5. На любой стадии сукцессии доля С в почвенном органическом веществе от общего количества С в экосистеме не падает ниже 50% и возрастает с развитием биотического круговорота до 93% в терминальных экосистемах. В процессе развития биотического круговорота происходит накопление С в основном в инерт-

ной форме (устойчивые к разложению фракции почвенного органического вещества).

6. В ходе сукцессии биотический круговорот становится все более закрытым, а скорость обмена общих запасов С и N все более медленной. Данный вывод совпадает с основными положениями модели Ю. Одума.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андриевский В.С. Почвенные клещи // Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: ВО «Наука». Сиб. Отд-ние, 1993. С. 66-77.
2. Булавко Г.И. Первичная сукцессия комплекса почвенных микроорганизмов // Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: ВО «Наука». Сиб. Отд-ние, 1993. С. 39-44.
3. Гантимурова Н.И., Косинова Л.Ю. Метаболизм азота в техногенных экосистемах // Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: ВО «Наука». Сиб. Отд-ние, 1993. С. 91-104.
4. Мордкович В.Г. Простейшие // Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: ВО «Наука». Сиб. Отд-ние, 1993. С. 61-66.
5. Наумова Н.Б. Формирование биомассы почвенных микроорганизмов в ходе первичной сукцессии // Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: ВО «Наука». Сиб. Отд-ние, 1993. С. 44-52.
6. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
7. Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: ВО «Наука». Сиб. Отд-ние, 1993. 157 с.
8. Титлянова А.А., Миронычева-Токарева Н.П., Косых Н.П. Сукцессия растительности // Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: ВО «Наука». Сиб. Отд-ние, 1993а. С. 14-36.
9. Титлянова А.А., Миронычева-Токарева Н.П., Косых Н.П. Продукционно-деструкционные процессы в сукцессии // Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: ВО «Наука». Сиб. Отд-ние, 1993б. С. 77-84.
10. Титлянова А.А. Сравнительный анализ продуктивности центрально-азиатских и причерноморско-казахстанских степей // Степи Центральной Азии / И.М. Гаджиев, А.Ю. Королюк, А.А. Титлянова и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 174-200.
11. Clements F.E. Plant succession. Washington: Pubs, 1916. 621 p.
12. Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Naturalist. 1977. Vol. 3, N 982. P. 1119-1144.
13. Margalef R. Perspectives in ecological theory. Chicago: Univ. Chicago Press, 1968. 112 p.
14. Whittaker R.H. Communities and ecosystems. N.Y.: MacMillan, 1975. 385 p.

ECOSYSTEMS SUCCESSION AND BIOTIC TURNOVER

© 2009 A.A.Titlyanova

Soil science and agrochemistry institute RAS, Novosibirsk;
e-mail: argenta@issa.nsc.ru

This paper describes primary and secondary revegetation and biotic turnover development on coal-mining spoils. Succession of different components of biota, development peculiarities of plant, microorganism and protist communities in the course of primary and secondary successions, the linkage between ecological successions and biotic turnover are described for different stages of succession with an natural meadow as the steady-state ecosystem.

Key words: *biota, biotic turnover, coal sailings, successions.*