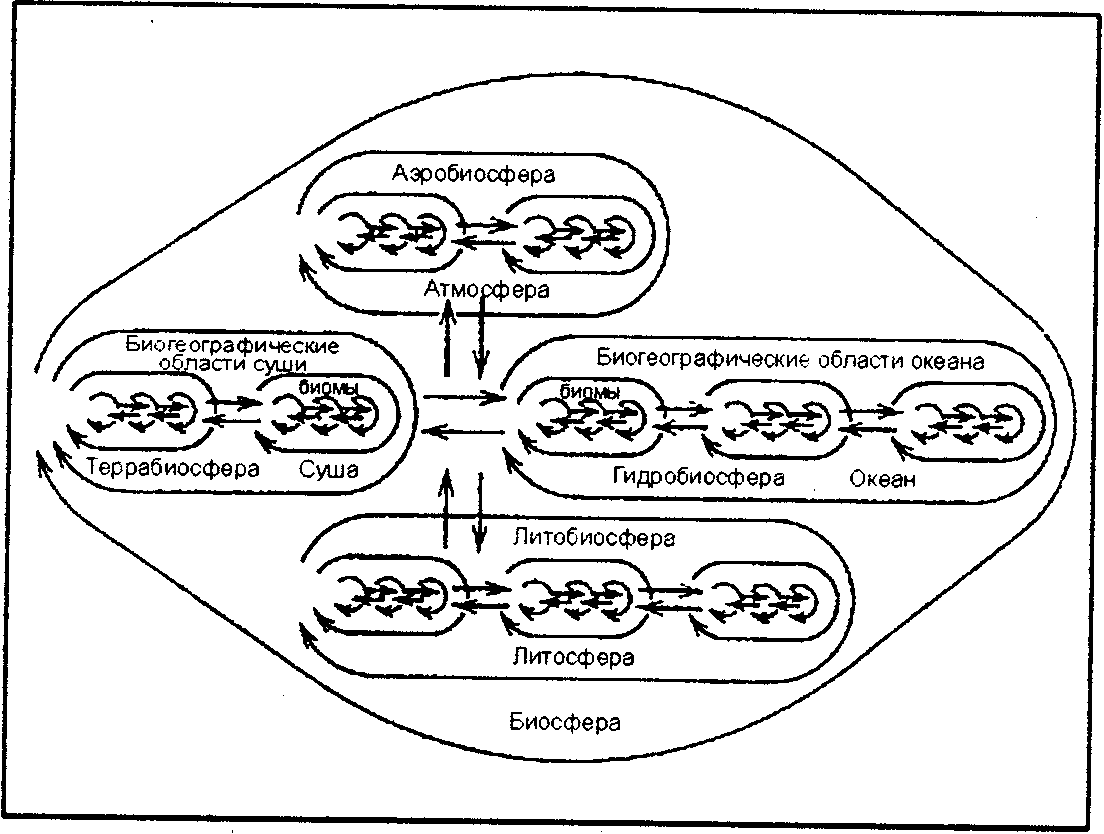
**Лекция Круговороты веществ в экосистеме.**

**План лекции.**

1. Общая характеристика круговорота веществ.
2. Круговорот воды.
3. Биотический (биологический) круговорот
4. Круговорот углерода.
5. Круговорот кислорода.
6. Круговорот азота.
7. Круговорот фосфора.
8. Круговорот серы.

1. **Общая характеристика круговорота веществ.**

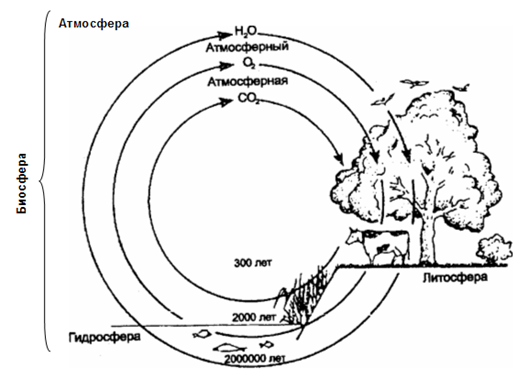
Солнечная энергия на Земле вызывает два круговорота веществ: *большой,* или *геологический,* наиболее ярко проявляющийся в круговороте воды и циркуляции атмосферы, и малый, *биологический (биотический)*, развивающийся на основе большого и состоящий в непрерывном, циклическом, но неравномерном во времени и пространстве, и сопровождающийся более или менее значительными потерями закономерного перераспределения вещества, энергии и информации в пределах экологических систем различного уровня организации (рис. 1).



***Рис. 1***. Принципиальная схема биологического (биотического)

круговорота (по К. Ф. Реймерсу, 1990)

Оба круговорота взаимно связаны и представляют, как бы единый процесс. Подсчитано, что весь кислород, содержащийся в атмосфере, оборачивается через организмы (связывается при дыхании и высвобождается при фотосинтезе) за 2000 лет, углекислота атмосферы совершает круговорот в обратном направлении за 300 лет, а все воды на Земле разлагаются и воссоздаются путем фотосинтеза и дыхания за 2 000 000 лет (рис. 2.).



***Рис. 2.*** Круговороты воды, кислорода и углекислого

газа (по П. Клауду и А. Джибору, 1972)

Взаимодействие абиотических факторов и живых организмов экосистемы сопровождается непрерывным круговоротом вещества между биотопом и биоценозом в виде чередующихся то органических, то минеральных соединений. Обмен химических элементов между живыми организмами и неорганической средой, различные стадии которого происходят внутри экосистемы, называют *биогеохимическим круговоротом*, или *биогеохимическим циклом*.

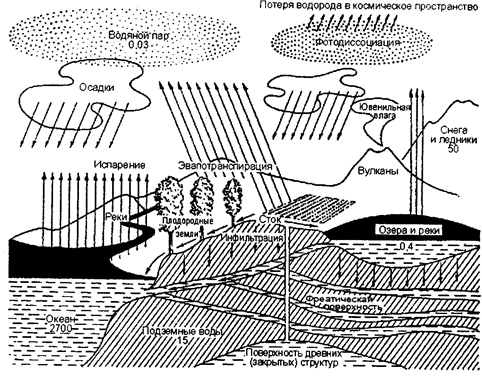
Существование подобных круговоротов создает возможность для саморегуляции (гомеостаза) системы, что придает экосистеме устойчивость: удивительное постоянство процентного содержания различных элементов. Здесь действует принцип функционирования экосистем: получение ресурсов и избавление от отходов происходят в рамках круговорота всех элементов.

Рассмотрим более подробно основные биохимические круговороты.

**2. Круговорот воды.**

Самый значительный по переносимым массам и по затратам энергии круговорот на Земле — это планетарный гидрологический цикл — круговорот воды (рис. 3). Данный круговорот — это не только перенос водных масс. Это фазовые превращения, образование растворов и взвесей, выпадение осадков, кристаллизация, процессы фотосинтеза, а также разнообразные химические реакции. В этой среде возникла и продолжается жизнь. Вода — основной элемент, необходимый для жизни. Количественно это самая распространенная неорганическая составляющая живой материи. У человека вода составляет 63% массы тела, грибов — 80%, растений — 80—90%, а у некоторых медуз — 98%.

Вода, как мы увидим несколько позднее, участвующая в биологическом круговороте и служащая источником водорода и кислорода, составляет лишь небольшую часть своего общего объема. В жидком, твердом и парообразном состояниях вода присутствует во всех трех главных составных частях биосферы: атмосфере, гидросфере, литосфере. Все воды объединяются общим понятием «гидросферы».



***Рис. 3.*** Общая схема круговорота воды (по Ф. Рамаду, 1981)

*Примечание: цифры — толщина слоя в метрах*

Составные части гидросферы связаны между собой постоянным обменом и взаимодействием. Вода, непрерывно переходя из одного состояния в другое, совершает малый и большой круговороты. Испарение воды с поверхности океана, конденсация водяного пара в атмосфере и выпадение осадков на поверхность океана образует *малый круговорот.* Когда водяной пар переносится воздушными течениями на сушу, круговорот становится значительно сложнее. При этом часть осадков испаряется и поступает обратно в атмосферу, другая — питает реки и водоемы, но в итоге вновь возвращается в океан речным и подземным стоками, завершая тем самым *большой круговорот.*

Над океанами выпадает 7/9 общего количества осадков, а над континентами 2/9. Замкнутая, бессточная часть суши в 3,5 раза беднее осадками, чем периферийная часть суши. Вода, выпавшая на сушу, в процессе фильтрации через почву обогащается минеральными и органическими веществами, образуя подземные воды. Вместе с поверхностными стоками она поступает в реки, а затем в океаны. Поступление воды в Мировой океан (осадки, приток речных вод) и испарение с его поверхности составляет 1260 мм в год.

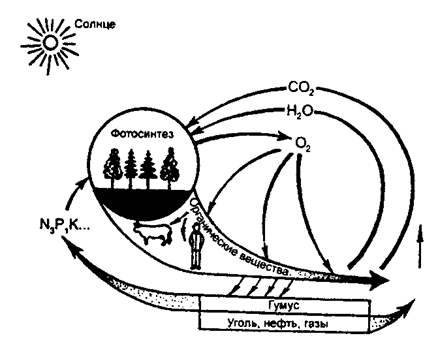
Несмотря на относительно малую толщину слоя водяного пара в атмосфере (0,03 м), именно атмосферная влага играет основную роль в циркуляции воды и ее биогеохимическом круговороте. В целом для всего земного шара существует один источник притока воды — атмосферные осадки и один источник расхода — испарение, составляющее 1030 мм в год. В жизнедеятельности растений огромная роль воды принадлежит осуществлению процессов фотосинтеза (важнейшее звено биологического круговорота) и транспирации. Подсчитано, что 1 га елового леса на влажной почве за год транспирирует около 4000 м3 воды, что эквивалентно 378 мм осадков. Суммарное испарение, или масса воды, испаряемой древесной или травянистой растительностью, испарившейся с поверхности почвы, играет важную роль в круговороте воды на континентах. Грунтовые воды, проникая сквозь ткани растений в процессе транспирации, привносят минеральные соли, необходимые для жизнедеятельности самих растений.

Наиболее замедленной частью круговорота воды является деятельность полярных ледников. Круговорот здесь совершается за 8 тыс. лет, что отражает медленное движение и процесс таяния ледниковых масс. Подземные воды обновляются за 5 тыс. лет, воды океанов — за 3 тыс. лет, атмосферные воды — за 10 суток. Наибольшей активностью обмена, после атмосферной влаги, отличаются речные воды, которые сменяются в среднем каждые 11 суток. Чрезвычайно быстрая возобновляемость основных источников пресных вод и опреснение вод в процессе круговорота являются отражением глобального процесса динамики вод на земном шаре. Происходящий в природе круговорот самоочищающейся воды — вечное движение, обеспечивающее жизнь на Земле.

Пресной воды на Земле очень мало. Вместе с зоной активного водоснабжения подземными водами это лишь 300 млн км3, причем 97% находится в ледниках Антарктиды, Гренландии, в полярных зонах и горах. Однако естественный круговорот воды гарантирует, что без воды Земля не останется.

**3. Биотический (биологический) круговорот.**

Под *биотическим (биологическим) круговоротом* понимается циркуляция веществ между почвой, растениями, животными и микроорганизмами (рис. 4).



***Рис. 3.*** Биотический (биологический) круговорот веществ

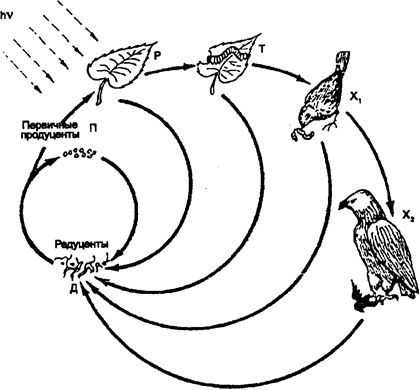
в экосистеме (по А. И. Воронцову, Н. 3. Харитоновой, 1979)

По определению Н. П. Ремезова, Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич, *биотический (биологический) круговорот* — это поступление химических элементов из почвы, воды и атмосферы в живые организмы, превращение в них поступающих элементов в новые сложные соединения и возвращение их обратно в процессе жизнедеятельности с ежегодным опадом части органического вещества или с полностью отмершими организмами, входящими в состав экосистемы (Н. Ф. Реймерс, 1990).

Сейчас же мы представим биотический круговорот в циклической форме (рис. 5).

Первичный биотический круговорот по Т.А. Акимовой, В.В. Хаскину (1994) состоял из примитивных одноклеточных продуцентов (П) и редуцентов-деструкторов (Д). Микроорганизмы способны быстро размножаться и приспосабливаться к разным условиям, например, использовать в своем питании всевозможные субстраты — источники углерода. Высшие организмы такими способностями не обладают. В целостных экосистемах они могут существовать в виде надстройки на фундаменте микроорганизмов.

Вначале развиваются многоклеточные растения (Р) — высшие продуценты. Вместе с одноклеточными они создают в процессе фотосинтеза органическое вещество, используя энергию солнечного излучения. В дальнейшем подключаются первичные консументы — растительноядные животные (Т), а затем и плотоядные консументы. Нами был рассмотрен биотический круговорот суши. Это в полной мере относится и к биотическому круговороту водных экосистем, например, океана.



***Рис. 5.*** Структурные циклы биотического круговорота

(по Т. А. Акимовой, В. В. Хаскину, 1994)

Пояснения: внутреннее малое кольцо — первичный биотический круговорот с участием примитивных продуцентов (П) и редуцентов-деструкторов (Д); Р — растения; Т — первичные консументы (растительноядные животные); X, и X, — вторичные и третичные консументы (хищники). Все циклы замыкаются редуцентами

Все организмы занимают определенное место в биотическом круговороте и выполняют свои функции по трансформации достающихся им ветвей потока энергии и по передаче биомассы. Всех объединяет, обезличивает их вещества и замыкает общий круг система одноклеточных редуцентов (деструкторов). В абиотическую среду биосферы они возвращают все элементы, необходимые для новых и новых оборотов.

Следует подчеркнуть наиболее важные особенности биотического круговорота.

Фотосинтез относится к мощному естественному процессу, вовлекающему ежегодно в круговорот огромные массы вещества биосферы и определяющему ее высокий кислородный потенциал. Он выступает регулятором основных геохимических процессов в биосфере и фактором, определяющим наличие свободной энергии верхних оболочек земного шара. Фотосинтез представляет собой химическую реакцию, которая протекает, как известно, за счет солнечной энергии при участии хлорофилла зеленых растений:

За счет углекислоты и воды синтезируется органическое вещество и выделяется свободный кислород. Прямыми продуктами фотосинтеза являются различные органические соединения, а в целом процесс фотосинтеза носит довольно сложный характер.

Фотосинтез происходит за немногим исключением на всей поверхности Земли, создает огромный геохимический эффект и может быть выражен как количество всей массы углерода, вовлекаемой ежегодно в построение органического — живого вещества всей биосферы. В общий круговорот материи, связанной с построением путем фотосинтеза органического вещества, вовлекаются и такие химические элементы, как N, P, S, а также металлы — К, Са, Mg, Na, Al.

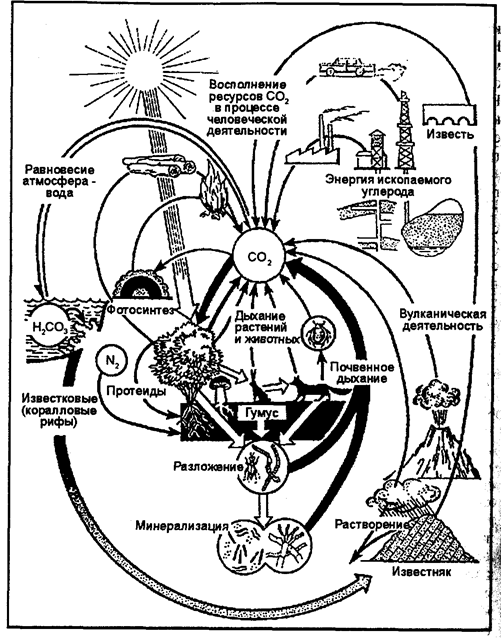
При гибели организма происходит обратный процесс — разложение органического вещества путем окисления, гниения и т. д. с образованием конечных продуктов разложения.

Биологический круговорот различается в разных природных зонах и классифицируется по комплексу показателей: биомассе растений, опаду, подстилке, количеству закрепленных в биомаcсе элементов и т. д.

Общая биомасса наиболее высока в лесной зоне, а доля подземных органов в лесах наименьшая. Это подтверждает индекс интенсивности биологического круговорота — величина отношения массы подстилки к той части опада, которая ее формирует.

1. **Круговорот углерода.**

Из всех биогеохимических циклов круговорот углерода, без сомнения, самый интенсивный (рис. 6).



***Рис. 6.*** Круговорот углерода (по И. П. Герасимову, 1980)

В круговороте углерода определенную роль играют СО и СО2. Часто в биосфере Земли углерод представлен наиболее подвижной формой СО2. Источником первичной углекислоты биосферы является вулканическая деятельность. Миграция СО2 в биосфере протекает двумя путями.

*Первый путь* заключается в поглощении его в процессе фотосинтеза с образованием глюкозы и других органических веществ, из которых построены все растительные ткани. В дальнейшем они переносятся по пищевым цепям и образуют ткани всех остальных живых существ экосистемы. Следует заметить, что вероятность отдельно взятого углерода «побывать» в течение одного цикла в составе многих организмов мала, потому что при каждом переходе с одного трофического уровня на другой велика возможность, что содержащая его органическая молекула будет расщеплена в процессе клеточного дыхания для получения энергии. Атомы углерода при этом вновь поступают в окружающую среду в составе углекислого газа, таким образом завершив один цикл и приготовившись начать следующий. В пределах суши, где имеется растительность, углекислый газ атмосферы в процессе фотосинтеза поглощается в дневное время. В ночное время часть его выделяется растениями во внешнюю среду. С гибелью растений и животных на поверхности происходит окисление органических веществ с образованием СО2.

Атомы углерода возвращаются в атмосферу и при сжигании органического вещества. Важная и интересная особенность круговорота углерода состоит в том, что в далекие геологические эпохи, сотни миллионов лет назад, значительная часть органического вещества, созданного в процессах фотосинтеза, не использовалась ни консументами, ни редуцентами, а накапливалась в литосфере в виде ископаемого топлива; нефти, угля, горючих сланцев, торфа и др. Это ископаемое топливо добывается в огромных количествах для обеспечения энергетических потребностей нашего индустриального общества. Сжигая его, мы в определенном смысле завершаем круговорот углерода.

*По второму пути* миграция углерода осуществляется созданием карбонатной системы в различных водоемах, где СО2 переходит в Н2СО3, НСО13, СО23. С помощью растворенного в воде кальция (или магния) происходит осаждение карбонатов (СаСО3) биогенным и абиогенным путями. Образуются мощные толщи известняков. По А. Б. Ронову, отношение захороненного углерода в продуктах фотосинтеза к углероду в карбонатных породах составляет 1:4. Существует наряду с большим круговоротом углерода и ряд малых его круговоротов на поверхности суши и в океане.

В постоянном круговороте находится 0,2% мобильного запаса углерода. Углерод биомассы обновляется за 12, атмосферы — за восемь лет. Огромный контраст между краткостью данных периодов, постоянством и возрастом биосферы подтверждает высочайшую сбалансированность «мира углерода».

1. **Круговорот кислорода.**

Кислород (О2) играет важную роль в жизни большинства живых организмов на нашей планете. В количественном отношении это главная составляющая живой материи.

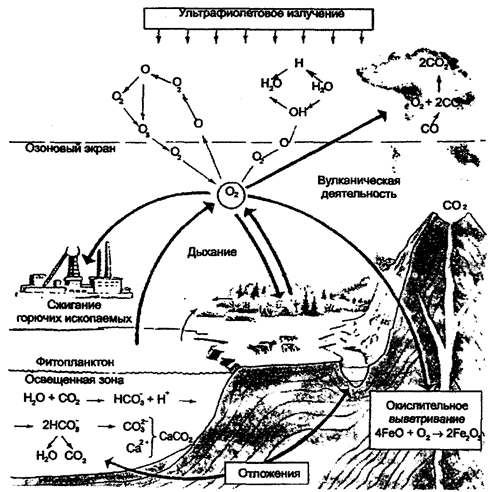
Например, если учитывать воду, которая содержится в тканях, то тело человека содержит 62,8% кислорода и 19,4% углерода. В целом в биосфере этот элемент по сравнению с углеродом и водородом является основным среди простых веществ. В пределах биосферы происходит быстрый обмен кислорода с живыми организмами или их остатками после гибели. Растения, как правило, производят свободный кислород, а животные являются его потребителями путем дыхания. Будучи самым распространенным и подвижным элементом на Земле, кислород не лимитирует существование и функции экосферы, хотя доступность кислорода для водных организмов может временно и ограничиться. Круговорот кислорода в биосфере необычайно сложен, так как с ним в реакцию вступает большое количество органических и неорганических веществ. В результате возникает множество эпициклов, происходящих между литосферой и атмосферой или между гидросферой и двумя этими средами. Круговорот кислорода в некотором отношении напоминает обратный круговорот углекислого газа. Движение одного происходит в направлении, противоположном движению другого (рис. 7).

Потребление атмосферного кислорода и его возмещение первичными продуцентами происходит сравнительно быстро. Так, для полного обновления всего атмосферного кислорода требуется 2000 лет. В наше время фотосинтез и дыхание в природных условиях, без учета деятельности человека, с большой точностью уравновешивают друг друга. В связи с этим накопления кислорода в атмосфере не происходит, и его содержание (20,946%) остается постоянным.

В верхних слоях атмосферы при действии ультрафиолетовой радиации на кислород образуется озон — О3.

На образование озона тратится около 5% поступающей к Земле солнечной энергии. Озон служит своеобразным УФ-фильтром: задерживает значительную часть жестких ультрафиолетовых лучей. Вероятно, образование озонового слоя было одним из условий выхода жизни из океана и заселения суши.

Большая часть кислорода, вырабатываемого в течение геологических эпох, не оставалась в атмосфере, а фиксировалась литосферой в виде карбонатов, сульфатов, окислов железа и т. п.



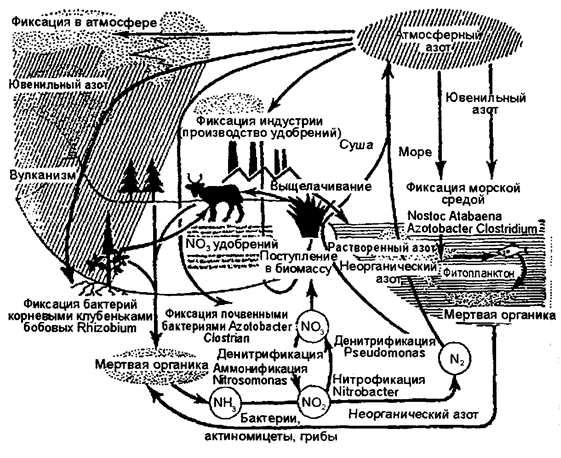
***Рис. 7***. Круговорот кислорода (по Е. А. Криксунову и др., 1995)

1. **Круговорот азота.**

Азот — незаменимый биогенный элемент, так как он входит в состав белков и нуклеиновых кислот. Круговорот азота один из самых сложных, поскольку включает как газовую, так и минеральную фазу (рис. 8).

Круговорот азота тесно связан с круговоротом углерода. Как правило, азот следует за углеродом, вместе с которым он участвует в образовании всех протеиновых веществ. Атмосферный воздух, содержащий 78% азота, является неисчерпаемым резервуаром. Однако основная часть живых организмов не может непосредственно использовать этот азот. Он должен быть предварительно связан в виде химических соединений. Например, для усвоения азота растениями необходимо, чтобы он входил в состав ионов аммония (NH4+) или нитрата (NO3-).

Газообразный азот непрерывно поступает в атмосферу в результате работы денитрофицирующих бактерий, а бактерии-фиксаторы вместе с сине-зелеными водорослями (цианофитами) постоянно поглощают его, преобразуя в нитраты.



***Рис. 8.*** Круговорот азота (по Ф. Рамаду, 1981)

Важную роль в превращении газообразного азота в аммонийную форму в ходе так называемой азотофиксации играют бактерии из рода Rhizobium, живущие в клубеньках на корнях бобовых растений. Растения обеспечивают бактерий местообитанием и пищей (сахара), получая взамен от них доступную форму азота. По пищевым цепям органический (входящий в состав органических молекул) азот передается от бобовых другим организмам экосистемы. В процессе клеточного дыхания белки и другие содержащие азот органические соединения расщепляются, азот выделяется в среду большей частью в аммонийной форме (NH4+). Некоторые бактерии способны переводить ее и в нитратную (NO3-) форму. Отметим, что обе эти формы азота усваиваются любыми растениями. Азот, таким образом, совершает круговорот как минеральный биоген. Однако такая минерализация обратима, так как почвенные бактерии постоянно превращают нитраты снова в газообразный азот.

Круговорот азота четко прослеживается и на уровне деструкторов. Протеины и другие формы органического азота, содержащиеся в растениях и животных после их гибели, подвергаются воздействию гетеротрофных бактерий, актиномицетов, грибов (биоредуцирующих микроорганизмов), которые вырабатывают необходимую им энергию восстановлением этого органического азота, преобразуя его таким образом в аммиак.

В почвах происходит процесс нитрификации, состоящий из цепи реакций, где при участии микроорганизмов осуществляется окисление иона аммония (МН4+) до нитрита (NO2-) или нитрита до нитрата (NО3-). Восстановление нитритов и нитратов до газообразных соединений молекулярного азота (N2) или окиси азота (N2O) составляет сущность процесса денитрификации.

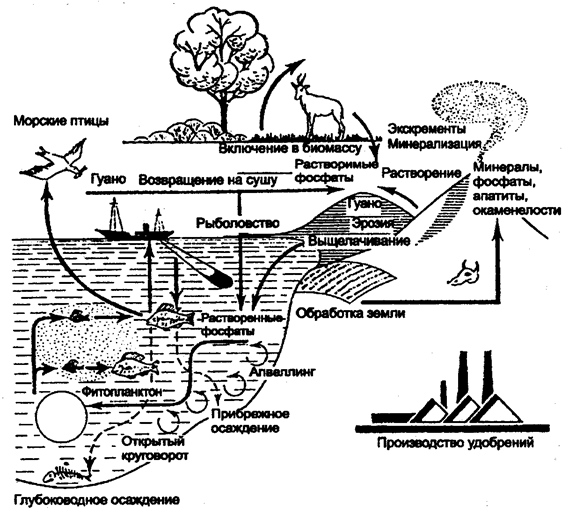
Образование нитратов неорганическим путем в небольших количествах постоянно происходит и в атмосфере: путем связывания атмосферного азота с кислородом в процессе электрических разрядов во время гроз, а затем выпадением с дождями на поверхность почвы.

Еще одним источником атмосферного азота являются вулканы, компенсирующие потери азота, выключенного из круговорота при осаждении его на дно океанов.

В целом же среднее поступление нитратного азота абиотического происхождения при осаждении из атмосферы в почву не превышает 10 кг (год/га), свободные бактерии дают 25 кг (год/га), в то время как симбиоз Rhizobium с бобовыми растениями в среднем продуцирует 200 кг (год/га). Преобладающая часть связанного азота перерабатывается денитрифицирующими бактериями в N и вновь возвращается в атмосферу. Лишь около 10% аммонифицированного и нитрифицированного азота поглощается из почвы высшими растениями и оказывается в распоряжении многоклеточных представителей биоценозов.

1. **Круговорот фосфора.**

Круговорот фосфора в биосфере связан с процессами обмена веществ в растениях и животных. Этот важный и необходимый элемент протоплазмы, содержащийся в наземных растениях и водорослях 0,01—0,1%, животных от 0,1% до нескольких процентов, циркулирует, постепенно переходя из органических соединений в фосфаты, которые снова могут использоваться растениями (рис. 9).



***Рис. 9.*** Круговорот фосфора (по Ф. Рамаду, 1981)

Однако фосфор в отличие от других элементов в процессе миграции не образует газовой формы. Резервуаром фосфора является не атмосфера, как у азота, а минеральная часть литосферы. Основными источниками неорганического фосфора являются изверженные породы (апатиты) или осадочные породы (фосфориты). Из пород неорганический фосфор вовлекается в циркуляцию выщелачиванием и растворением в континентальных водах. Попадая в экосистемы суши, почву, фосфор поглощается растениями из водного раствора в виде неорганического фосфат-иона (РО43-) и включается в состав различных органических соединений, где он выступает в форме органического фосфата. По пищевым цепям фосфор переходит от растений к другим организмам экосистемы. Химически связанный фосфор попадает с остатками растений и животных в почву, где вновь подвергается воздействию микроорганизмов и превращается в минеральные ортофосфаты, а в дальнейшем происходит повторение цикла.

В водные экосистемы фосфор переносится текучими водами. Реки непрерывно обогащают фосфатами океаны. В соленых морских водах фосфор переходит в состав фитопланктона, служащего пищей другим организмам моря, в последующем накапливаясь в тканях морских животных, например, рыб. Часть соединений фосфора мигрирует в пределах небольших глубин, потребляясь организмами, другая часть теряется на больших глубинах. Отмершие остатки организмов приводят к накоплению фосфора на разных глубинах. Отсюда следует, что фосфор, попадая в водоемы тем или иным путем, насыщает, а нередко и перенасыщает их экосистемы. Частичный возврат фосфатов на сушу связан с поднятием земной коры выше уровня моря. Определенное количество фосфора переносится на сушу морскими птицами, а также благодаря рыболовству. Птицы отлагают фосфор на отдельных островах в виде гуано.

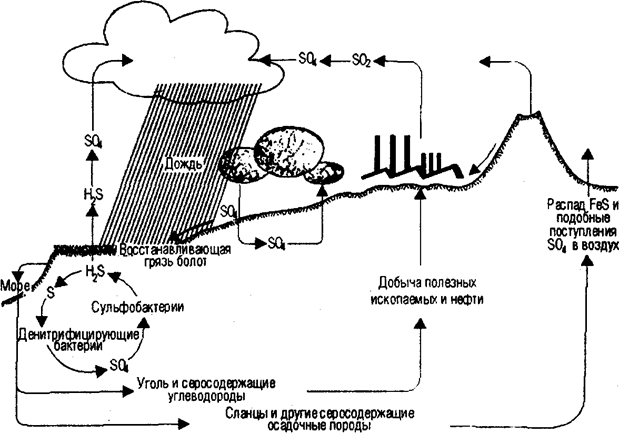
При рассмотрении круговорота фосфора в масштабе биосферы за сравнительно короткий период можно отметить, что он полностью не замкнут.

1. **Круговорот серы.**

Существуют многочисленные газообразные соединения серы, такие, как сероводород H-S и сернистый ангидрид SO2. Однако преобладающая часть круговорота этого элемента имеет осадочную природу и происходит в почве и воде.

Основной источник серы, доступный живым организмам, — сульфаты (SO4,). Доступ неорганической серы в экосистеме облегчает хорошая растворимость многих сульфатов в воде. Растения, поглощая сульфаты, восстанавливают их и вырабатывают серосодержащие аминокислоты (метионин, цистеин, цистин), играющие важную роль в выработке третичной структуры протеинов.

Подробная схема круговорота серы приведена на рис. 10.



***Рис. 10.*** Круговорот серы (по Ф. Рамаду, 1981)

Здесь хорошо просматриваются многие основные черты биогеохимического круговорота.

1. Обширный резервный фонд в почве и отложениях, меньший в атмосфере.

2. Ключевую роль в быстро обменивающемся фонде играют специализированные микроорганизмы, выполняющие определенные реакции окисления или восстановления. Благодаря процессам окисления и восстановления происходит обмен серы между доступными сульфатами (SO4) и сульфидами железа, находящимися глубоко в почве и осадках. Специализированные микроорганизмы выполняют реакции. Первичная продукция обеспечивает включение сульфата в органическое вещество, а экскреция животными служит путем возвращения сульфата в круговорот.

3. Микробная регенерация из глубоководных отложений, приводящая к движению вверх газовой фазы H2S.

4. Взаимодействие геохимических и метеорологических процессов — эрозия, осадкообразование, выщелачивание, дождь, абсорбация-десорбция и др. — с такими биологическими процессами, как продукция и разложение.

5. Взаимодействие воздуха, воды и почвы в регуляции круговорота в глобальном масштабе.

В целом экосистеме по сравнению с азотом и фосфором требуется меньше серы. Отсюда сера реже является лимитирующим фактором для растений и животных. Вместе с тем круговорот серы относится к ключевым в общем процессе продукции и разложения биомассы. К примеру, при образовании в осадках сульфидов железа фосфор из нерастворимой формы переводится в растворимую и становится доступным для организмов. Это подтверждение того, как один круговорот регулируется другим.

***Контрольные вопросы и задания***

*1. Что такое биохимический круговорот? 2. Опишите малый и большой круговороты воды. 3. Дайте краткую характеристику биотического круговорота. 4. Какими путями происходит миграция СО2 в биосфере? 5. Как происходит круговорот азота? 6. Охарактеризуйте круговорот фосфора.*

***Литература***

1. *Дроздов В.В. Общая экология. Учебное пособие. - СПб.: РГГМУ, 2011.-412 с.*
2. *Степановских А.С. Экология. - М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001.-703с.*