

В. Г. МОРДКОВИЧ

СТЕПНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ



В. Г. МОРДКОВИЧ

СТЕПНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

2-е издание, исправленное и дополненное

Новосибирск
Академическое издательство «Гео»
2014

УДК 574.4;579.9;212.6*
ББК 20.1
М 792

Мордкович В. Г. Степные экосистемы / В. Г. Мордкович ; отв. ред. И.Э. Смелянский. — 2-е изд. испр. и доп. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2014. — 170 с. : цв. ил. — ISBN 978-5-906284-48-8.

Впервые увидевшая свет в 1982 г., эта книга по сей день остается лучшим введением в экологию степей, написанным на русском языке. Научно корректное и в то же время свободное и легкое изложение, широкая эрудиция и богатство собственных идей автора, охват «всего самого главного» о степях в сочетании с глубокими экскурсами в наиболее важные темы и открытым обсуждением гипотез — все это делает книгу уникальной, подобных ей в нашем степеведении нет. Что найдет в ней читатель? Выяснение, что же такое степная экосистема и что отличает ее от прочих экосистем (это, на поверку, не так тривиально, как кажется). Обзор степей и родственных им экосистем в разных частях планеты. Рассмотрение основных географических рядов изменчивости степей и демонстрацию их связи с особенностями климата и другими факторами. Авторский взгляд на историю возникновения и пути эволюции степного биома. Обзор приспособлений к специфическим степным условиям растений, насекомых и млекопитающих. Подробное рассмотрение устройства степной экосистемы: основных образующих ее функциональных экологических групп и механизмов их взаимодействий, пространственных структур (ярусной, мозаичной и катенной), биотического круговорота. Видимо, именно в этой книге впервые была подмечена удивительная динамичность, переменчивость во времени степных экосистем — эта их особенность рассматривается подробно. Помимо чисто экологических вопросов затронуты и природоохранные: проблема особой уязвимости и нарушенности степного биома, сохранения и неразрушительного использования степных экосистем.

Несмотря на широту охвата, эта книга отвечает далеко не на все вопросы, затрагивает не все аспекты изучения степей. Но она, как никакая другая, дает основу для дальнейшего знакомства со степеведческой литературой и самостоятельного изучения степных экосистем.

Издание осуществлено межрегиональной благотворительной общественной организацией «Сибирский экологический центр» (Новосибирск) при финансовой поддержке совместного проекта Программы развития ООН (ПРООН), Глобального экологического фонда (ГЭФ) и Минприроды РФ «Совершенствование системы и механизмов управления ООПТ в степном биоме России».

Мнение автора публикации не обязательно отражает точку зрения, постулируемую ПРООН, другими учреждениями системы ООН и организациями, сотрудниками которых он является.

© Мордкович В. Г., 2014

© Оформление. МБОУ «Сибирский экологический центр», ПРООН, 2014

ISBN 978-5-906284-48-8

Предисловие редактора второго издания

У вас в руках уникальная книга об удивительных экосистемах.

Так сложилось, что представление о «нормальной» экосистеме сформировалось на основе знаний о лесах (причем лесах умеренного пояса). Но степи совсем непохожи на такую условную «нормальную» экосистему. В степи все оказывается «неправильно», «не так» – начиная, конечно, с того, что здесь почти нет деревьев. Жизнь сосредоточена в почве; биомасса накапливается не над, а под землей; ежегодная продукция превышает запас наземной биомассы растительности; основные потоки вещества и энергии идут через травоядных, а не через потребителей опада; почвообразование мало зависит от напочвенной подстилки, зато для него критически важен отпад корней и подземных органов и почти столь же важна деятельность роющих животных; нашествия саранчи и пожары – не катастрофа, а часть нормального режима нарушений; выпас копытных – и вовсе необходимый элемент жизни экосистемы и т. п.

Удивительны способы, какими животные и растения приспосабливаются к переменчивым степным условиям. Удивительны степные почвы – самые богатые гумусом и самые плодородные среди водораздельных почв мира. Непривычно велика роль рельефа, управляющего экосистемой через распределение вечно дефицитной в степи воды. Эти и множество других степных «необычностей» подробно рассмотрены в книге.

Поразительна динамичность степных экосистем, такая непохожая на «экологическое равновесие» лесов. На самом деле равновесие есть конечно и тут, но это динамическое равновесие велосипеда, вполне устойчивого на двух колесах лишь пока находится в движении. И условия среды, и все экологические характеристики в степи колеблются с такой частотой, таким размахом и таким сложным наложением разномасштабной периодичности, что В. Г. Мордкович образно говорит о «холерическом темпераменте» степных экосистем. Эта специфика степей в книге разобрана особенно подробно – по сути, тут она впервые и описана в таком законченном понимании.

Наконец, удивительна и драматична история приспособления людей к степным экосистемам; впрочем, ее с тем же правом можно назвать историей приспособления людьми этих экосистем к своим нуждам. На последнем этапе драма превращается в трагедию – и в результате степи оказались самым пострадавшим и самым уязвимым из всех наземных биомов мира. И наименее защищенным – несмотря на то, что в последние десятилетия ситуация с сохранением степей улучшилась. Эта тема затронута в книге только конспективно, но представление о ней дается.

Словом, для эколога степи могут оказаться объектом непривычным, сложным для изучения и понимания, но уж точно не банальным и не скучным.

Но чем же уникальна книга? Прежде всего, самой идеей всестороннего монографического описания целого биома, охватывая в комплексе практи-

чески все аспекты его существования и эволюции. В этом смысле степным экосистемам очень повезло – не припомню аналогичной книги на русском языке про леса или тундры, или какие-то другие экосистемы. С другой стороны, эта комплексность и цельность выделяет «Степные экосистемы» и среди других обобщающих книг, посвященных степям.

Уникален жанр этой книги – или, скорее, его неуловимость. Что это, университетский учебник? Да, в основе книги – авторский курс лекций. Но в учебниках обычно не предлагают новых идей и избегают непроверенных гипотез. Да и дидактического аппарата тут нет. Тогда научная монография? Тоже не то – слишком легкий слог, много метафор и вольных выражений, скрупулезность иногда приносится в жертву простоте и доступности. Научно-популярная книга? Но при всей легкости изложения оно остается строго научным, без вульгаризации и с обилием конкретных данных. Да и насыщенность оригинальным научным материалом несвойственна этому жанру. В общем, книга не укладывается в стандартные жанровые рамки.

Не желает она считаться и с рамками возраста. Для научной книги сохранение актуальности на протяжении 30 лет – достижение. При подготовке нового издания оказалось, что материал практически не устарел, и в нем не требуется никаких существенных изменений. Отдельные места не вполне отвечают современному уровню знаний (например, очерк эволюции степей), какие-то кажущиеся сейчас важными темы затронуты не так подробно, как хотелось бы (например, рассмотрение истории освоения степных ландшафтов), естественно не используются появившиеся за последние тридцать лет новые экологические концепции. Но все это скорее о том, что книга могла бы быть дополнена, основной же текст – будто вчера написан.

* * *

Для нового издания текст и оригинальные иллюстрации заново отредактированы и вычитаны автором, но внесенные изменения невелики. В тексте сделано несколько несущественных сокращений, исправлены замеченные ошибки и уточнены некоторые формулировки. В некоторых местах необходимо было дополнить текст новой информацией или рассказать о произошедших с 1982 года изменениях. Это сделано в примечаниях, вынесенных на поля. Полностью обновлены словарь терминов и список упомянутых в книге таксонов (Приложение). В новом издании появились цветные фотографии, поскольку автор и редактор единодушно считают, что лучше один раз увидеть, чем сто раз прочитать. К сожалению, удалось поместить не так много фотографий, как хотелось бы.

* * *

Если вам интересна экология, но до сих пор вы ничего не знали о степях, эта книга может стать настоящим персональным открытием, дверью в удивительный мир степных экосистем. Если же степи вам уже немного знакомы – она даст ни с чем не сравнимую радость понимания многих предыдущих наблюдений, складывания разрозненных деталей в единую картину. Завидую читателю, впервые открывающему «Степные экосистемы». Она из тех книг, встречу с которыми запоминаешь надолго.

И. Смелянский, Новосибирск, май 2014

Предисловие редактора первого издания

Прошло более тридцати лет после первого издания книги «Степные экосистемы». Тридцать лет – это большой срок. В некоторых областях науки книги тридцатилетнего возраста – уже позапрошлый век, и интересны они лишь некоторым ученым, сравнивающим идеи и факты, описанные три десятилетия назад, с сегодняшними понятиями и новыми данными или моделями.

Книга В. Г. Мордковича совсем из другого ряда – она и сегодня так же полезна, интересна и нова, как и тридцать лет назад. Автор рассказывает о том, как организована степная экосистема, как она возникла в процессе эволюции – и этот рассказ не устарел.

Автор – из племени ученых-натуралистов, он видит и слышит степь. Благодаря ему перед нашими глазами возникает этот прекрасный ландшафт с его красками, звуками, запахами, порывами ветра, жарким солнцем, резкой сменой цветовых аспектов. В то же время, как эколог, он показывает нам те сложные отношения, которые складываются между климатическими условиями и живыми организмами, животными и растениями, организмами и почвой.

В настоящее время в России издается очень мало книг, которые описывают экосистему как «дом» со всеми его обитателями. Кажется, в обществе утерян интерес к экосистемам (лесу, степи, пустыни...), утерян интерес к экологии природы. Почему? Ответить на этот вопрос трудно, но видно, что на первое место вышли социальные вопросы. Книг, посвященных различным аспектам жизни общества, финансам или сугубо политическим темам, появляется в тысячи раз больше, чем о природе и ее отдельных ландшафтах. Наверное, это закономерно – людей волнует в первую очередь то, что ближе касается их реальной жизни.

Как же развивалась наука экология в эти насыщенные политическими и социальными проблемами десятилетия? Что мы знаем теперь, чего не знали тридцать лет назад? Даже ограничиваясь только кругом вопросов, близких теме книги, разные исследователи дали бы разные ответы, отражающие их личный опыт и научные интересы. Мой вариант таков:

1. Изменилось само понимание того, что такое «биотический круговорот». Согласно современным представлениям, круговорот – это сеть. С самого зарождения экологии считалось, что экологические сообщества состоят из организмов, связанных пищевой цепью. Но взаимодействия организмов в экосистеме разнообразнее и богаче, чем только пищевые. Организмы взаимодействуют с атмосферой, гидросферой, почвой, геологическими породами, создавая биотический круговорот. Система в целом организована по принципу сети со связанными петлями. Каждая петля – это определенная ассоциация организмов, взаимодействующая с живыми и неживыми компонента-

ми вблизи себя и на расстоянии по сетевым путям. При увеличении и более подробном изучении каждая петля сама оказывается сетью. Сетевой принцип построения биотического круговорота расширяет наши представления о взаимоотношениях организмов и путях движения химических элементов в любой экосистеме.

2. Возникло пресловутое представление о «глобальном потеплении», которое теперь заменилось «глобальным изменением климата». Оно имело большое значение для изучения круговорота углерода, особенно в лесах умеренной зоны, и привело к пониманию некоторых процессов деструкции и минерализации отмершей фитомассы, на что ранее обращали мало внимания.

3. Перенос изучения некоторых (особенно микробиальных) исследований из природы в лабораторию не принес никакого прорыва. Природа имеет не один, а несколько ответов на каждый поставленный нами вопрос, и лабораторное изучение экосистемных процессов часто приносит результат, с природой несогласованный.

4. За последние двадцать лет экологи наконец-то всерьез озаботились вопросом: *как влияют друг на друга подземный и надземный ярусы экосистемы?* В мире публикуется много статей на эту тему (среди них есть и российские, хотя тон задают не они). Исследования ведутся и в поле, и в лаборатории. Появляется все больше экспериментальных, но чаще умозрительных результатов проведенных исследований. Не все выводы оказываются внятными, но исследователи в том не виноваты – слишком сложна подземная сфера любой экосистемы, и степной в особенности.

Так что на сегодняшний день мы имеем некоторое продвижение и некоторые новые результаты экологических исследований. Однако главный методологический подход в современных экологических работах – разъять экосистему на составляющие. С моей точки зрения, такой подход любопытен, но безрезультатен.

Экосистему мы можем понять только в том случае, когда мы работаем с ней как с целостным феноменом и исследуем ее в природе, «в поле».

Именно так изучал эколог В. Г. Мордкович степь и, вероятно именно, целостный подход позволил ему понять (конечно, не до конца), что это такое – степная экосистема, и написать об этой экосистеме прекрасную книжку, которая будет переиздаваться, я надеюсь, еще многократно!

А. А. Титлянова, Новосибирск

Предисловие автора

Мысли свои не прячь.
Спрячешь — забудешь потом,
куда положил!

Р. Гамзатов. Мой Дагестан

Автор этой книги впервые попал в степь еще студентом и был околдован ею навсегда. На сорокалетнем жизненном перевале возникло невольное желание подвести итоги своей степной молодости, прежде чем ее воспоминания будут, как модно говорить, «оптимизированы» рассудительной зрелостью.

В степи рядом со мной работали интересные люди смежных специальностей: климатологи, ландшафтоведы, геоморфологи, почвоведы, ботаники, геохимики, фитоценологи, микробиологи, зоологи, энтомологи и т. д. В таком калейдоскопе направлений ума и страстей можно было не погибнуть, только пристально интересуясь работой соседей. Все они были людьми благожелательными. Насколько с толком для себя и других я использовал ситуацию — судить читателям этой книги.

Непосредственным толчком к ее созданию послужило желание коллег по лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР услышать общую информацию о степях в связи с организацией степного стационара в Казахстане. Это первое обзорное сообщение послужило основой для серии лекций, прочитанных автором в Новосибирском государственном университете. Известно, что аппетит приходит во время еды. Так возникло донкихотовское решение написать книгу о степных премудростях.

Она не является полным обзором литературы о степях или степной энциклопедией, а представляет собой попытку создать образ суперсложного, юного, но уже многострадального ландшафта. В значительной мере книга компилятивна, однако много в ней и собственных материалов, и авторских трактовок известных фактов. Просьба к читателям простить автору вынужденную краткость и неполноту ссылок в связи с особенностями научно-популярного жанра.

Нет здесь критической оценки различных концепций по тому или иному вопросу. Это не от пренебрежения к другим мнениям, а от желания освободить книгу от громоздких обсуждений в целях подачи сложных проблем так, чтобы они были интересны широкому кругу читателей. Автор надеется, что помимо учителей, студентов, преподавателей и научных работников книга заинтересует и специалистов по охране природы. Чтобы хорошо охранять, надо знать объект охраны. Иначе можно оказаться мышью, которая охраняет кошку. Знание механизмов, лежащих в основе устройства, функционирования и эволюции степей — база грамотной охраны и предусмотрительного

использования этого красивого, щедрого, нужного для человека ландшафта. Если предлагаемая читателю книга привлечет внимание к исчезающим степным экосистемам, автор будет считать свою задачу выполненной.

* * *

Прошло 30 лет. Можно с удовлетворением констатировать, что авторские ожидания оправдались. Во-первых, книга оказалась востребованной читателями самых разных категорий. Во-вторых, благодаря удачному стечению экономических обстоятельств и усилиям многих людей степной биом не только уцелел, но и находится в лучшем состоянии, чем полвека назад, а количество и площадь заповедных степных территорий увеличились в несколько раз. Возможно, книга «Степные экосистемы» тоже внесла скромный вклад в этот позитив.

По крайней мере, ее появление в 1982 году оказалось символическим событием. Это год смерти Л. И. Брежнева. Может, уже подзабылось, но был он не только несменяемым главой государства, но и автором всем навязываемой в то время книги «Целина». Это красочное описание грандиозной эпопеи «освоения» целинных и залежных земель в СССР, а по сути — тотального уничтожения евразийских степей под руководством лично Леонида Ильича. Надрывный рев тракторов, комбайнов и здравниц на четверть века заглушил познавательный интерес к степеведению в России. Моя книжица, наперекор «Целине», побуждала к альтернативному восприятию степи — не как кормушки для строителей коммунизма, а как эталона экологической системы, где отдельные элементы биоразнообразия существуют не изолированно, каждый сам по себе, а формируют единый, слаженно работающий для общего блага системы «механизм», равного которому по эффективности еще не придумали самые гениальные инженеры.

Почему именно степь? А потому, что из всех типов экосистем степные создают больше всего биологической продукции из минимального запаса исходной органической массы, при остром дефиците необходимых для этого абиотических ресурсов, за очень короткий промежуток времени, с минимальной площади. К тому же, степные экосистемы оказались более устойчивыми к стрессам, особенно антропогенным, чем лесные, тундровые и болотные, и, значит, имеют эволюционную перспективу.

С распадом СССР большая часть степных территорий Евразии оказалась за пределами Российской Федерации. В сегодняшней России степные угодья разбросаны фрагментарно, сравнительно небольшими участками. Их общая площадь невелика и составляет менее 5 % территории страны. На каждого жителя РФ приходится около 120 га леса и только около 0,4 га нераспаханной степи. На менталитет россиянина сегодня в наибольшей мере влияют лесной антураж и выработанные под его воздействием привычки. Но вот казус — степь по-прежнему воспринимается в России как «важнейший агент влияния» на умы, духовность, историю и характер народа. При этом все крупнейшие русские историки отводили степному ландшафту негативную роль — источника всяких бед для россиян: морозных антициклонов, засух, неурожая, разорительных набегов кочевников. Десятой доли

таких невзгод хватило бы другому народу, чтобы люто возненавидеть степь. А в России ее вспоминают с исключительной любовью. Самые великие писатели, поэты, музыканты воспевают степь в своих произведениях как противовес лесу — всюдному, обыденному, тесному, трудному для хозяйственного освоения. Видимо, позарез необходимы россиянам дефицитные для них простор, открытость, распахнутое настезь небо, яркое горячее солнце и степная воля. Народная мудрость облекла эту потребность в емкую формулу: «Лес ушаст, а поле (так раньше именовали зону степей) глазасто», а еще: «Лучше один раз увидеть, чем сто раз услышать».

Надеюсь, что обновленная книга поможет уже новому поколению любознательных и любомудрых людей найти дорогу в степь, понять, как она устроена, какое место в ней надлежит занять Человеку разумному. Счастливого пути!



Глава 1 ЧТО ТОЛКУ СО СТЕПИ?

Власть безграничная природы
Нам потому не тяжела,
Что чувство видимой свободы
Она живущему дала.

С. Маршак
Лирические эпиграммы

Если будет заведена «Красная книга экосистем», то степь в нее занесут в первую очередь. Среди всех экосистем мира судьба степей наиболее драматична*.

* В конце 1990-х годов, спустя 15 лет после выхода первого издания этой книги, Всемирная комиссия по охраняемым территориям Международного союза охраны природы (МСОП) констатировала, что степи (в широком понимании, которое принято и в этой книге) — наиболее нарушенный и наиболее угрожаемый, а вместе с тем наименее защищенный биом среди всех 15 основных биомов суши. Степи занимают видное место в списке экосистем, требующих особого сохранения в Европейском Союзе (они перечислены в Приложении 1 к основному природоохранному документу ЕС — Директиве по сохранению естественных сред обитаний, дикой фауны и флоры, DE 92/43 ЕЕС, утвержденной в 1992 г.), хотя на территорию ЕС ареал степного биома заходит лишь краем.

Главным героем последних актов этой драмы является человек. История цивилизации так тесно и причудливо сплетена с жизнью степных экосистем, что человечество просто обязано от щедрот своих пожертвовать на сохранение этого вымирающего ландшафта.

За счет степных экосистем люди решали и решают самые насущные свои проблемы. Важнейшая из них — *проблема пищевых ресурсов*. Десяток тысяч лет тому назад, когда наши нецивилизованные предки жили еще главным образом присвоением готовых даров природы (плодов, ягод, корней, дичи, рыбы и т. п.), именно степь спасла их от голодной смерти. В тот критический период сосуществования общества и биосферы десятиллионное человечество столкнулось с неприятным фактом: «провизии на полках» дотоле без-

отказного «биосферного универсама» оказалось меньше суммарной годичной потребности людей, достигшей к тому времени величины $0,9 \times 10^{13}$ ккал (из расчета 2500 ккал/день, необходимых для существования одного человека, умноженные на 10 миллионов человек и 365 дней в году). Напомним, что энергия, аккумулированная в суммарной годичной продукции сегодняшней биосферы, составляет всего $0,9 \times 10^{18}$ ккал, причем большая часть приходится

на продукцию фитомассы, непригодную в пищу (древесина, хвоя, корни, вегетативные части травянистых растений и вообще несъедобные растения).

Познав, что биосфера — не бездонная бочка, древние люди изобрели агроценоз, скопировав его с молодых пластичных одновидовых злаковых экосистем, обладавших более высокой товарной продукцией, чем многовидовые эволюционно развитые, но не податливые на направленные воздействия дикие степные экосистемы. Зато последние обладали самыми плодородными на планете почвами, содержащими избыточное количество элементов минерального питания растений в виде мощного слоя почвенного гумуса. На эту замечательную грядку и поместил в конце концов человек свое детище — агроценоз. Одними из первых земледельцев в Степной полосе Евразии были скифы. Они возделывали пшеницу, ячмень, просо. Позднее ими была оценена «на отлично» и рожь, встречающаяся вначале как сорняк в озимых посевах пшеницы. Умением возделывать землю владели и праславянские племена. В течение земледельческого этапа своей истории, длящегося многие тысячи лет, люди энергично упрощали зону степных экосистем, в конечном счете полностью превратив ее в агроландшафт*.

Операция «степной агроценоз», завершенная в 60-е годы XX столетия, позволила людскому племени увеличить свое представительство в «природном парламенте» до 4 миллиардов делегатов**. Переход на продукцию, поставляемую полуестественными экосистемами с их повышенной продуктивностью съедобной фитомассы, дал возможность человечеству не только полностью обеспечить себя растительными белками, но и позволить такую роскошь, как животноводство. Роскошь потому, что одна калория животного вещества образуется в результате потребления и трансформации семи калорий растительного происхождения. Счастливое умение разводить и содержать скот, как и земледелие, уходит корнями в степь. Избыток прирученных лошадей у кочевников евразийских степей привел к созданию резерва мясной и молочной пищи, что способствовало процветанию человеческого рода.

Степь сыграла ведущую роль и в *решении транспортных проблем* человечества. По узкому степному коридору Евразии с давних времен (и по сию пору) в западно-восточном направлении и обратно двигались мощные людские потоки: древнейшие индоиранские народы, сарматы, скифы, половцы, гунны, печенеги, хазары и другие тюркские народы, монголы, русские пе-

* И скифы, и другие народы, населявшие степные ландшафты, очень долго ограничивались земледелием на террасах речных долин и в заливаемых тальми водами подах на плоских равнинах (лиманно-каирное земледелие). Пашни располагались узкими полосами и пятнами («очагами») среди бескрайних степных пространств. Собственно же водораздельные степи с их плодородными черноземами начали массово преобразовывать в пашню всего лет 300 назад. Но и этого небольшого, по историческим меркам времени хватило, чтобы сократить общую площадь, занимаемую степными экосистемами в мире, не менее чем вдвое. Сократили бы и больше, да технически и экономически пригодных для распашки степей почти не осталось.

** Около 4,5 миллиардов человек жило на Земле в начале 1980-х гг., когда вышло из печати первое издание этой книги. За прошедшие 30 лет численность человечества заметно выросла и в 2011 или 2012 г. (по разным оценкам) превысила 7 миллиардов человек.

реселенцы конца XIX – начала XX столетия и т. д. Ту же роль играли степи при колонизации Американского континента. При этом степные экосистемы обеспечивали продовольствием не только людей, но и скот, а главное — коней, служивших основным транспортным средством кочевников.

Степной простор даже у современного человека вызывает безотчетное желание побегать вдаль. Для древнего степного жителя подвижность была безоговорочной необходимостью. В степи почти постоянно приходится догонять или убегать. Уже степной неандерталец, охотник за бизонами, должен был мечтать об увеличении скорости собственного движения. Ограниченность физических возможностей человеческого тела и настоятельная потребность в транспортном средстве привели к приручению лошади. Этим степная цивилизация одарила человечество продуктивной конструкторской идеей о применении дополнительной движущей и тяговой силы для повышения скорости движения человека и перевозки тяжестей. Путь от коня до космической ракеты, взлетающей, кстати, со степного космодрома, занял всего четыре тысячелетия. О логической естественности содружества человека и прирученной лошади в степи говорит и та непринужденность, с которой индейцы североамериканских прерий овладели верховой ездой и коневодством после ввоза лошадей в Америку испанскими конкистадорами.

Усложнение транспортной мысли в III—II тысячелетиях до н. э. привело, с одной стороны, к выработке приемов тренировки лошадей для разных целей, с другой — к изобретению колеса и телеги.

* Помимо появления колеса, со степными кочевниками связывают и изобретение важнейших приспособлений для управления верховой лошадей — узды, седла и стремян современного типа.

Степной подарок — колесо, идея которого навеяна, скорее всего, растением «перекати-поле», до сих пор успешно катит карету всемирной цивилизации*.

В разрешении *проблем биогенной миграции материальных и духовных ресурсов* степь также оказала человечеству большую услугу. Непрерывные перемещения степных кочевников приводили

к постоянным столкновениям их с народами, населявшими соседние со степью ландшафтные зоны. В результате степные цивилизации на протяжении пяти тысячелетий, как губка, впитывали в себя элементы материальной и духовной культуры разных народов и транспортировали их по всему Старому Свету. В скифских могильниках, придающих особый колорит степному ландшафту от Хакасии до Украины, находят образцы быта и искусства Египта, Греции, Ирана, Ассирии, Урарту, Китая и т. д. Степные цивилизации разносили по миру добытые ими из стран Переднего Востока умение изготавливать бронзу и изделия из нее, навыки гончарного производства, искусство резьбы по дереву, каменотесное мастерство. Все это способствовало взаимообогащению и сближению народов.

Помимо культурной миграции потоки людей обеспечивали интенсивное перемещение самых разнообразных материальных ресурсов, оправдывая два биогеохимических принципа В. И. Вернадского. Они гласят: во-первых, биогенная миграция атомов в биосфере стремится к максимальному своему проявлению, во-вторых, эволюция видов, приводящая к созданию форм жизни, устойчивых в биосфере, должна идти в направлении, увеличивающем прояв-

ление биогенной миграции. Степь среди других экосистем биосферы — «поздний ребенок». Однако именно по степным ландшафтам движутся наиболее мощные потоки вещества и энергии. Их гонит человек. Только с зерном из этих ландшафтов поступает ежегодно в другие экосистемы мира 8 миллионов тонн азота, 160 миллионов тонн углерода. Открытость и доступность степного ландшафта способствовали строительству здесь самых длинных железных и автомобильных дорог. Образцами могут служить Транссибирская железнодорожная магистраль и Московский тракт, проложенные по степной зоне Евразии почти на всем ее протяжении. Та же доступность обуславливает мобилизацию и транспортировку из степной зоны больших количеств каменного и бурого угля бассейнов Донбасса, Кузбасса, Экибастуза, Караганды, Канска, Ачинска и т. д. Таким образом, степная зона на протяжении последнего столетия является одной из основных энергетических баз человечества.

Степи всегда были источником *военно-исторических проблем* человечества. Многих века цивилизации понятия «степь» и «война» были рядом. Уже в начале I тысячелетия до н. э. пастушеские племена в евразийских степях достигли определенных успехов в использовании лошадей в военном деле. Скифы первыми в мире научились стрелять из лука, сидя верхом на скачущем коне. Позднее степь продолжала играть ведущую роль в военно-стратегическом отношении. Открытое степное пространство, обеспечивающее хорошую видимость, предоставляло оперативный простор для проведения крупных военных операций.

Кочевой образ жизни был одним из главных побудительных мотивов к перемещению крупных людских масс в пределах степной зоны. Частые столкновения степных народов между собой развили у них воинственность. Нестабильность степных урожаев и всей экологической обстановки, типичная для степи, принуждала к захвату чужих ресурсов на соседних территориях. Степные экосистемы периодически извергали из себя многочисленные орды кочевников, хорошо владевших искусством конного боя. Степняки-кочевники ассимилировались местными племенами в тех странах, где гостили. В результате степь внесла весомый вклад в формирование народов и культуры Индостана, Ирана, Передней и Средней Азии. В I тысячелетии до н. э. скифы активно участвовали в событиях на Ближнем Востоке и Балканах.

В борьбе с кочевниками происходила консолидация славянских племен. Именно походы в степь способствовали созданию их племенных союзов, объединившихся в конце концов с возникновением государства Киевской Руси. Степь, его породившая, позднее его погубила. Когда центр Русского государства переместился в лесную зону, степь, с ее кочевым тюркским населением, была, по образному выражению русского историка В. О. Ключевского, «историческим бичом России» вплоть до XVII в. В XV–XVI вв. нападения крымских татар 120-тысячными ордами случались по два раза в год. С XVII в. западные части степной зоны Евразии были под властью буйных казаков, тоже, по словам В. О. Ключевского, «мастеров все разорять».

Контакт со степью наложил свой отпечаток на формирование духовного облика многих народов. По мнению В. О. Ключевского, степь была одним из двух источников особого духовного склада русского человека (второй ис-

точник — лес). Таким образом, ландшафт выступает как формирующая сила духовных ресурсов нации. Вот что писал В. О. Ключевский по этому поводу: «Человек поминутно и попеременно то приспосабливается к окружающей его природе, к ее силам и способам действия, то их приспосабливает к себе самому, к своим потребностям, от которых не может и не хочет отказаться, и на этой двусторонней борьбе с самим собой и с природой вырабатывает и свою сообразительность и свой характер, энергию, понятия, чувства и стремления, а частью и свои отношения к другим людям. И чем более природа дает возбуждения и пищи этим способностям человека, чем шире раскрывает она его внутренние силы, тем ее влияние на историю окружаемого ею населения должно быть признано более сильным, хотя бы это влияние природы сказывалось в деятельности человека, ею возбужденной и обращенной на ее же самое»¹. Эти слова видного русского историка, знатока «загадочной русской души», не должны быть забыты сегодня*, когда попытки полностью уничтожить естественный ландшафт и заменить его конструкциями дизайнеров становятся опасно настойчивыми.

* В 1982 г. Но и сейчас, более 30 лет спустя, эти слова не потеряли своей актуальности.

души», не должны быть забыты сегодня*, когда попытки полностью уничтожить естественный ландшафт и заменить его конструкциями дизайнеров становятся опасно настойчивыми.

Черты степного характера укоренились в русском человеке не только через принудительное воздействие ландшафта, но и непосредственно с кровью кочевников. Начиная с IX в., русский народ многократно пополняли выходцы из тюркских и ираноязычных кочевых племен и народностей. Воспитанные степью черты характера, такие как чувство шири и дали, коллективизм, стремительность, вольность, легкость на подъем, предусмотрительность, способность к реактивным действиям, хорошо компенсировали не всегда приятные подмеченные В. О. Ключевским «лесные» качества русского человека, выработанные в тяжелой борьбе с лесом: замкнутость, склонность к одиночеству и самопереживанию, «привычка больше оглядываться назад, чем заглядывать вперед, больше обсуждать пройденный путь, чем соображать дальнейший», пристрастие «жить задним умом», стремление «выходить на прямую дорогу окольными путями» и т. д. Разумеется, социальный фактор способен в значительной мере или даже полностью изменить природную, ландшафтную «закладку» человеческого характера. Однако учет природных потенций человека, особенно в молодом возрасте, когда атавистические черты характера проявляются особенно ярко, может значительно облегчить процесс формирования личности.

Эти *эколого-психологические проблемы* взаимосвязи человека и экосистемы требуют внимательного исследования. Советский географ Д. Л. Арманд в своей замечательной книге «Нам и внукам» уделяет много места воспитующему влиянию природы на подрастающее поколение. Он пишет, что жизнь природы приучает к вдумчивости, укрепляет нервы, воспитывает в людях умение видеть и жадность все объяснять, развивает искусство поиска, способность без чужой помощи делать выводы. Дети, растущие в городе, получают ответы на все вопросы в «организованном порядке», их готовыми вкла-

¹ Ключевский В. О. Избр. соч. Т. 1. М., 1956, с. 62.

дывают в голову книги и школа, кружки, радио, кино, телевидение и театр*. В результате ум и воля городских детей не получают достаточной закалки. Надо ли доказывать, что разная природа приводит пытливого человека к разным выводам.

На ярких примерах мы видим, как ландшафтное влияние, оказанное в детстве или юности, всю последующую жизнь не лишает человека своего покровительства. Размеренное повествование И. С. Тургенева, В. А. Солоухина сразу выдает их «лесное» происхождение. Эксцентричный Н. В. Гоголь остался «степняком» не только в «Тарасе Бульбе». Степной темперамент чувствуется в одессите И. Бабеле. А. П. Чехов всего через девять лет после разлуки со степным Таганрогом пишет свою поэтическую, с налетом ностальгии «Степь». Совместное влияние моря и степи оформило талант «киммерийца» М. Волошина. Как необузданный степной конь, поэзия нашего современника О. Сулейменова. Постоянное созерцание всегда открытого звездного неба и беспредельных зеленых степей, по словам казахского поэта и просветителя Ч. Валиханова, было главной причиной особого поэтического и умозрительного расположения духа степных народов. К. Г. Паустовский устами одного из героев своего рассказа «Спор в вагоне» утверждает, что казах, едучи верхом, обязательно поет, потому что как бы стеклянный воздух степных пространств придает особую звонкость человеческому голосу, а песня летит далеко, ибо никто не перебегает ей дорогу.

Степь породила восхитительное и неповторимое скифское искусство, которое и сегодня оказывает сильное формирующее влияние на художников. Как много от скифского «звериного» стиля в работах даже современных тувинских резчиков по камню!

Итак, каждый ландшафт оставляет свой след в умах людей, его населяющих. Даже исчезнувший, он важен для формирования у человека чувства историзма, которое, во-первых, напоминает о делах и людях минувшего, во-вторых, предостерегает от забывчивости о будущем наших детей. Отсюда непосредственно вытекает *проблема взаимовыгодного сосуществования человека и ландшафта*. Исчезновение целинных степей с их духовным влиянием на населяющих степную зону людей, с их генофондом и ресурсами природных кормовых угодий, пищевых, лекарственных и ароматических растений, промысловых зверей и птиц, с их незаменимой ролью регулятора ландшафтов степной зоны* — не может не беспокоить.

* А сейчас на первое место, конечно, следовало бы поставить интернет.

* Сейчас все эти «полезности» степных экосистем мы обобщенно назвали бы экосистемными услугами, но в годы, когда писалась книга, еще не существовало концепции экосистемных услуг, да и всей науки экологической экономики, в рамках которой она оформилась в начале 1990-х гг. Глядя из сегодняшнего дня, мы могли бы дополнить этот список еще несколькими важными услугами, оказываемыми степными экосистемами человечеству. Например, это депонирование углерода в степных почвах, удерживающее от выброса в атмосферу миллиарды тонн парниковых газов, и сохранение не только ресурсных видов животных и растений, но и всего биоразнообразия в целом. Регуляторную роль степных экосистем в ландшафтах можно было бы конкретизировать, выделив из нее почвозащитные функции, ассимиляцию и обезвреживание химических загрязнений, поддержание гидрологического режима и геохимического баланса ландшафтов, климаторегулирующую функцию, противодействие биологическому «загрязнению» (проникновению интродуцированных чужеродных видов растений и животных).

В этом плане примечательны слова Ф. Энгельса, который писал: «... не будем слишком обольщаться нашими победами над природой. За каждую такую победу она нам мстит. Каждая из этих побед имеет, правда, в первую очередь, те последствия, на которые мы рассчитываем, но во вторую и в третью очереди — совсем другие, непредвиденные обстоятельства, которые очень часто уничтожают значение первых»². И сегодня это предостережение звучит актуально. Высокомерие человека по отношению к природе — чрезмерно. По-прежнему человек часто рассматривается как существо, стоящее над природой (только на этот раз — существо добродетельное).

Между тем, анализируя проблему «человек в экосистеме» с эволюционной точки зрения, следует признать, что природа продолжает эволюционировать при любых обстоятельствах. Эволюция живой материи — процесс все-сильный. Его ничто не остановит! Предугадать удобные для человека пути и формы этого процесса — задача, по-видимому, трудная. Человек уже столкнулся с массой примеров, говорящих о том, что «капризы» эволюции экосистем могут иметь очень неприятные последствия. Так что в проблеме «охрана природы» главным совестливо завуалированным аспектом является *охрана человека от нежелательных и непредсказуемых последствий трансформации экосистем* (курсив наш. — В. М.). Недаром на первое место в природоохранных мероприятиях все более выдвигаются: 1) создание службы слежения за состоянием природы; 2) прогнозирование изменчивости экосистем; 3) адаптация человека к различным экологическим условиям и их перемене. Крупнейший эколог нашего времени Ю. Одум, давший в своей книге «Основы экологии» наиболее полный обзор проблем, стоящих перед человечеством, подчеркивает: «Полное доминирование над природой, вероятно, невозможно: оно не было бы ни прочным, ни стабильным, так как человек — очень зависимый гетеротроф, который занимает очень «высокое» место в пищевой цепи. Было бы гораздо лучше, если бы человек понял, что существует некая желательная степень экологической зависимости, при которой он должен разделять мир со многими другими организмами, вместо того чтобы смотреть на каждый квадратный сантиметр (курсив наш. — В. М.) как на возможный источник пищи или как на место, на котором можно соорудить что-нибудь искусственное»³.

Мысль «о квадратном сантиметре» особенно болезненно воспринимается применительно к степным экосистемам. Степь-кормилица кроме этой важнейшей благородной функции выполняет по отношению к людям и множеству других, в том числе таких, которые еще не поняты человеком. Между тем, количество и размеры охраняемых участков степей, по сравнению с лесными и пустынными заповедниками, недопустимо малы (всего около 5000 га отдельными мелкими участками). В сущности, кроме Центрально-Черноземного заповедника, Хомутовской степи и Аскании-Нова почти не осталось эта-

² Энгельс Ф. Диалектика природы. М., 1941, с. 142.

³ Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 647 с.

лонов степных экосистем Евразии, оказавших столь сильное и многогранное влияние на материальную и духовную культуру нашего и других народов*.

Охрана степных экологических корней человеческого рода — назревшая задача сегодняшнего дня.

Все изложенное в этой книге отражает стремление автора подчеркнуть те тенденции в развитии степных экосистем, те особенности их организации, которые производят наибольшее впечатление на человека и, следовательно, могут иметь значение для формирования его духовного склада, мировоззрения, материальных потребностей, хозяйственного быта и отношения к культурной работе над степной природой.

* Состояние территориальной охраны степных экосистем на момент первого издания книги было катастрофическим. По сути, степи в СССР практически не охранялись. За прошедшие с тех пор 30 с лишним лет ситуация сильно изменилась к лучшему. Сейчас общая площадь степных экосистем, сохраняемых в заповедниках и других особо охраняемых природных территориях (ООПТ) стран бывшего СССР, достигает примерно 2 млн гектаров. Около 70% этой территории находится в Казахстане и приходится на ООПТ, созданные только в последние 10 лет. В России сейчас 10 основных степных заповедников: «Белогорье» (в Белгородской области), «Центрально-Черноземный» (Курская область) и «Приволжская лесостепь» (Пензенская область) сохраняют зональные и меловые луговые степи и лугово-степные заросли степных кустарников центра Русской равнины; «Ростовский» (Ростовская область) — настоящие и сухие степи Кумо-Манычской впадины в Предкавказье; «Черные земли» (Республика Калмыкия) и «Богдинско-Баскунчакский» (Астраханская область) — опустыненные и сухие степи Прикаспийской низменности; «Оренбургский» (Оренбургская область) — единственный российский заповедник, включающий только степные ландшафты — настоящие и сухие степи Южного Урала; «Убсунурская котловина» (Республика Тыва) — сухие и опустыненные степи, а также различные варианты горных степей Убсунурской котловины и окружающих ее хребтов; «Хакасский» (Республика Хакасия) — настоящие и сухие степи Минусинской котловины; «Даурский» (Забайкальский край) — настоящие и луговые степи Даурии. Все эти заповедники вместе взятые включают около 200 тыс. га степей всех типов. Кроме того, небольшие степные участки есть и в некоторых других заповедниках, и в пределах нескольких национальных парков, довольно большие площади степей обеспечены охраной в подведомственных заповедникам федеральных заказниках и охранных зонах. Тем не менее, в целом, как и 30 лет назад, место, которое занимают степи в системе российских ООПТ, совершенно не пропорционально их ценности и угрожаемости — на долю степей (в самом широком понимании) приходится всего около 2% (!) общей площади ООПТ федерального значения, остальное — различные леса, болота, высокогорные экосистемы, арктические тундры и водоемы.



Глава 2

СМОТР СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Как ты прекрасна, степь моя, в апреле!
Хрустально-чистый воздух и простор,
И колокольчик — жаворонка трели!..
Ты — музыка, чьи звуки с давних пор
Какой-то гений, в неизвестность канув,
Переложил на живопись тюльпанов.

Д. Кугультинов. Простор

ЧТО НАЗЫВАТЬ СТЕПЬЮ?

Девяносто девять и девять десятых процента ныне живущих людей (пусть даже и ученых), если их спросить, что такое степь, наверняка дадут противоречивые ответы. Английским энциклопедистом Алланом подсчитано, что в научной литературе существует по меньшей мере 54 значения термина «степь». Самое невзыскательное ее определение дано в лучшем на сегодняшний день энциклопедическом словаре Л. Д. Стампа. Оно свидетельствует, что степь — это «пространства травянистой растительности, распространенные в средних широтах и называемые в разных странах по-разному: степями (Steppen) в Евразии, прериями (Prairies) в Северной Америке, пампой (Pampas) в Южной Америке, горными велдами (Highveld) в Южной Африке и даундлендами (Downland) в Австралии»⁴. Под такое определение вполне подходят травянистые болота, солончаковые, мезофитные, лесные и альпийские луга, посевы зерновых и т. д. Более корректны определения геоботаников. Вот одно из «Энциклопедического словаря географических терминов»: «Степь — тип растительности, характеризующийся преобладанием ксерофильных и мезофильных травянистых растений... в основном степь состоит из узколистных злаков со значительной примесью красочного разнотравья»⁵. И опять не оптимально! Например, луговые степи Евразии и Южной Америки сформированы не столько узколистными, сколько широколистными злаками, а красочное разнотравье в иных степях не всегда составляет значительную часть растительности. Ж. Леме в своей книге «Основы биогеографии» устраняет последнее противоречие, утверждая, что степь — это «тип растительности, характеризующийся преобладанием ксероморфных с интен-

⁴ Стамп Л. Д. Словарь общегеографических терминов. Т. 2. М.: Прогресс, 1976. 264 с.

⁵ Энциклопедический словарь географических терминов.. М.: Советская энциклопедия, 1968. 358 с.

сивным укоренением злаков, не покрывающих поверхность почвы сплошь, в промежутках могут развиваться различные жизненные формы: однолетние, луковичные геофиты, многолетние травянистые двудольные, иногда полукустарники»⁶. Но в этом определении нет ни слова о других компонентах степной экосистемы.

Объективной причиной неопределенного представления о степях является их необычайное разнообразие. В «Геоботаническом словаре» О. С. Гребенщикова приводится 23 категории степей. Стоит перечислить только некоторые из них, чтобы увидеть разнообразие экосистем этого типа. Оказывается, существует степь альфовая, высокогорная, горная, дерновинно-злаковая, колючекустарниковая, колючая, колючетравная, криофильная, пустошная, кустарниковая, луговая на засоленных почвах, настоящая, полукустарниковая, полупустынная, опустыненная, полусаванновая, гобийская, разнотравно-дерновинно-злаковая с одиночными деревьями, сазовая. Это не синонимы. Это разные типы степных экосистем. Без особого труда в этот весьма неполный список можно добавить четырехзлаковые степи Средней Сибири, муссонные степи Приамурья, многообразные прерии Северной Америки и множество других сочленов обширного клана степных экосистем.

Бесконечное разнообразие степей объясняется в первую очередь огромными географическими пределами их распространения. Наиболее обширная в мире зона степных экосистем располагается на самом крупном материке — Евразии. Степи здесь тянутся непрерывной полосой от Венгрии, где они называются «пуштами»⁷, до Забайкалья. Длина этого степного полотна 7500 км. Ширина западной и восточной оконечностей 150–400 км, а в центральной части, на равнинах Восточной Европы или Западной Сибири и Казахстана, — до 600 км. На востоке полотене имеет густую и длинную бахрому в виде отдельных лент и пятен степей, лежащих на Приамурской равнине, в долине р. Лены, а также на крутых, хорошо прогреваемых солнцем склонах южной экспозиции, вкрапленных крохотными локальными островками среди тайги хребтов Восточной Сибири вплоть до Яно-Индибирского нагорья с его абсолютным полюсом холода.

Второе место после Евразии по площади степных экосистем занимает Северная Америка (1,3 млн км²). Степи здесь располагаются в центральной части континента плотным массивом. Затем следуют Южная Америка, Африка и, наконец, Австралия (рис. 1).

Отмеченное обилие степей требует не скупиться с их определениями. Пусть простит нас доктор Аллан за увеличение их числа. К определению степной экосистемы должно привлечь все ее составные элементы: климат, растительность, животное население, микрофлору и почвы. Климат является компонентом, определяющим поступление в экосистему движущего начала биологического круговорота — энергии и ее главных носителей: воды и воз-

⁶ Леме Ж. Основы биогеографии. М.: Прогресс, 1976. 238 с.

⁷ Сами венгры в разговорной речи называют степь не «пушта», а «пусто». Очевидно, это слово имеет славянские корни и означает то же, что слово «пустошь», т. е. пустое место среди лесов.

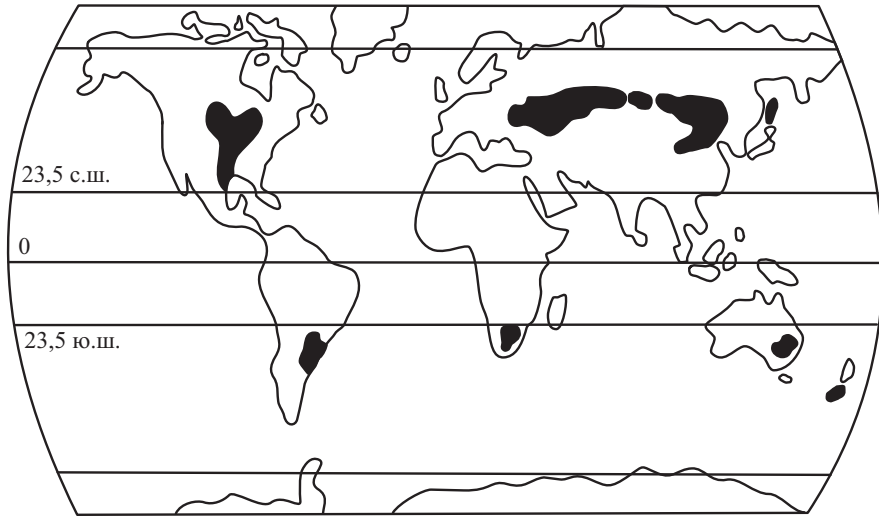


Рис. 1. Степные территории земного шара.

духа. Растительный компонент выполняет функцию синтеза органического вещества на базе поступающей энергии и минеральных веществ, изначально заложенных в горной породе, подстилающей экосистему. Животные служат звеном, обеспечивающим первичное механическое и биохимическое разрушение органического вещества и подготовку его к будущему гумусонакоплению. Еще одной важной функцией животного населения является регуляция ритмики активности микрофлоры, которая завершает разложение органического вещества. Главные задачи микроорганизмов в биологическом круговороте — синтез физиологически активных соединений, гумусообразование и полная минерализация органических остатков.

Почва в экосистеме играет прежде всего роль склада, где хранятся минеральные элементы или более сложные вещества — производные биологического круговорота. Она служит тем резервом, откуда живая часть экосистемы всегда может по мере надобности черпать находящиеся в доступной форме исходные ресурсы. В случае резких климатических или геоморфологических изменений в биосфере именно почва служит спасительным буфером между сообществом живых организмов и внешним миром. Аналогичную буферно-депонирующую функцию у покрытосеменных растений играет семя, у насекомых — жировое тело, у овец — курдюк, у верблюда — горб. Таким образом, фигурально выражаясь, почва — это курдюк экосистемы.

Специфика биологического круговорота в степи диктуется своеобразием вышеупомянутых пяти компонентов и особенностями их взаимодействия между собой. Отличительной чертой степного *климата* является его ущербность по влаге. Недостаток воды, этой «крови» ландшафта, определяется тем, что потенциальное физическое испарение в зоне степей намного превышает поступление воды с атмосферными осадками.

Фитокомпонент в степях имеет три достопримечательности. Во-первых, степные экосистемы отличаются низким травянистым покровом с пре-

обладанием узколистных (реже широколистных) дерновинных злаков, способных выносить периодическую засуху. Во-вторых, для степей характерно наличие мощной корневой массы, превосходящей надземную, зеленую, в десятки раз. За это фитоценолог И. Пачоский остроумно назвал степь «лесом кверху ногами». В-третьих, обращает на себя внимание способность степной органики к быстрым трансформациям: накоплению или, наоборот, разложению до минеральных составных. Причина этого — химическая пластичность мягкой и нежной травяной ткани, клетки которой бедны дубильными веществами и механическими образованиями по сравнению с древесной или мохово-лишайниковой растительностью.

Животный компонент степной экосистемы отличается большой склонностью к фитофагии. Даже отъявленные хищники в степях часто обращаются к этому спасительному средству в условиях общего недостатка воды. Роль сапрофагов-гумификаторов в степных экосистемах по сравнению с лесными резко сокращается. Другой особенностью животного населения степей является почти поголовная тесная связь его представителей на той или иной стадии их индивидуального развития с подземным ярусом экосистемы.

Степная *микробиота* характеризуется преобладанием тех ее сочленов, которые способствуют гумификации растительных остатков.

Отличительной чертой степных *почв* можно считать высокое содержание гумусовых веществ — сложного комплекса органических соединений, образующихся при перегнивании растительных остатков. Гумусовые вещества, соединяясь с кальцием, обычным в осадочных породах, подстилающих степные экосистемы, образуют прочные органо-минеральные комплексы, которые в условиях недостатка воды не выносятся с растворами из почвы, а накапливаются в ее верхнем слое 20—100-сантиметровой темноцветной толщей, служащей кладовой питательных элементов для степных растений. Почвенный покров в степи — по-видимому, нечаянное дитя от «брака» биотических и косных компонентов экосистемы. Нечаянное, потому что, в принципе, нормальная экосистема может обходиться вообще без почвы. Живут же водные экосистемы «бездетными»! Да и на суше самые эволюционно ранние экосистемы на урезе воды или на скалах функционируют фактически без почв. Менее архаичные экосистемы северной тайги имеют почвы, основу которых составляет мощный минеральный слой SiO_2 , тогда как гумусовый тоненький горизонт играет в почвообразовании очень скромную роль. То же в значительной мере относится и к тундровым, тропическим лесным и пустынным экосистемам, где почвообразование зиждется, главным образом, на процессах химических превращений, связанных лишь с растворенным органическим веществом, поступающим транзитом из подстилки. По сути дела, почва как биокосное тело, обладающее свойством плодородия, в наиболее совершенном виде есть порождение травяных экосистем. Гумус, запасы которого в степных почвах достигают сегодня 700 т/га, мог накопиться на ранних стадиях степного почвообразования, по-видимому, в луговую фазу дернового почвообразовательного процесса, более распространенного в прошлые обводненные эпохи, чем в нынешнюю. На этой фазе во все времена очень велика роль гетеротрофов-гумификаторов. В зрелых степных почвах новообразова-

ние гумуса равняется его расходу, при наличии большого накопленного ранее и оборотно расходимого гумусового резерва.

Конечно, вышеизложенный проспект степной экосистемы намного превышает размеры, допустимые для определения любого понятия. Но такова уж степь! Она, как увидим далее, постоянно и во многом будет выходить за рамки, вполне достаточные для других ландшафтов. Однако даже такое пространное определение хотя и дает нужное представление об объекте рассмотрения, все же не исчерпывает и тысячной доли тех черт своеобразия, которые присущи степным экосистемам. Выявить эти черты лучше всего путем сравнения различных степей.

Изменчивость степных экосистем не хаотична. Она обусловлена целым рядом планетарных экологических факторов. Их действие носит упорядоченный градиентный характер. Поэтому будем сравнивать степные экосистемы, определяя их положение в системе природных географических (экологических) градиентов. Таких градиентов в биосфере, к счастью, немного — всего четыре. Первый, *широтно-зональный*, диктуется формой планеты, а также особенностями ее вращения вокруг Солнца и своей оси. Этот градиент изначально задан различиями в количестве солнечного тепла, поступающего на разные широтные участки планеты.

В результате природные явления и их комплексы (климат, почвы, растительность, животное население, экосистемы) располагаются на земном шаре в виде более или менее параллельных полос. Они именуется ландшафтными зонами. Каждая — конгломерат экосистем, в котором все они развиваются в направлении к одному или немногим эталонам, находящимся в наибольшем соответствии с абиотическими условиями зоны. Такие эталонные экосистемы называют зональными или климаксовыми. Они занимают на равнинах наиболее высокие водораздельные участки, а в горах располагаются на подгорных равнинах у подножия хребтов. Например, в степной ландшафтной зоне встречаются экосистемы разных типов (болота, луга, солончаки), но все они в своем развитии, по мере исторического выравнивания рельефа, неизбежно движутся к состоянию степи. Из этого следует, что широтно-зональный градиент наиболее ярко проявляется при сравнении климаксовых, зональных экосистем. Каждая зона, в том числе и степная, в свою очередь может быть разделена на несколько широтных подзон, характеризующихся более частным своеобразием экосистемных параметров.

Второй градиент, от окраины материков к их геометрическим центрам, т. е. *градиент континентальности* определяется архитектурой планеты, соотношением площадей океанов и материков, размерами и формой континентов. Этот градиент изначально задан разницей атмосферного давления над сушей и океаном в связи с различным физическим состоянием вещества в них. Это приводит к крупным перемещениям воздушных масс, несущих от океана внутрь континента влажный воздух и осадки, а в обратном направлении — сухую воздушную массу. В случае северо-южного направления характеризующий градиент, естественно, перекрывается широтно-зональным. На территории Евразийского континента, вытянутого с запада на восток, градиент континентальности в наиболее «чистом» виде проявляется именно

в долготном направлении. В результате каждая широтная зона представляет собой метамерное образование, отдельные долготные членики которого, получая одинаковое количество солнечной радиации, существенно различаются по количеству получаемой влаги, условиям ее удержания и т. д. Отсчет по градиенту должен начинаться в центре материка, а именно в Туве или Хакасии, и оттуда идти к его окраинам на запад или на восток.

Третий градиент, *высотно-поясной*, определяется абсолютной высотой территории над уровнем моря. Он задан гравитационным изменением по вертикали от уровня моря вверх атмосферного давления, а вместе с ним температуры, влажности и других факторов, определяющих состояние экосистемы. Например, с подъемом на каждые 100 м давление воздуха падает в геометрической прогрессии на десятки атмосфер, а температура понижается на 0,4 °С. Высотно-поясной градиент порождает наличие степей равнинных, горно-котловинных, горно-склоновых и множества их вариантов.

Наконец, четвертый градиент, именуемый *катенным* (катена по-латыни значит «цепь»), обусловлен неровностью поверхности планеты, ее мезо- и микрорельефом. Катены располагаются на геоморфологических профилях, проходящих от вершины холма к понижению между холмами, в долинах рек или в озерных котловинах на профилях от верхней террасы к пойме. Катена — повсеместная форма организации земной поверхности. Везде рельеф неровен. Всегда есть экосистемы, занимающие по отношению друг к другу разное положение в рельефе. В результате одна экосистема оказывается в геохимическом плену у другой. Катенный градиент любого масштаба изначально определяется гравитационным перемещением воды и растворенных в ней веществ сверху вниз по геоморфологическому профилю от самого высокого места данной территории к самому низкому. То, что выносится сверху, трансформируясь по дороге, отлагается внизу. Самая верхняя экосистема катен водораздельных равнинных территорий и есть климаксовая, зональная.

Значение для степи катенного градиента, в отличие от трех первых, мы обсудим позднее, поскольку катены включают экосистемы не степные, но прямо влияющие на своеобразие степей.

Упорядоченное рассмотрение изменчивости степей по трем означенным географическим градиентам позволит выявить пределы изменчивости, допускающие трактовку той или иной экосистемы как степной. Начнем с широтно-зонального градиента.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПО ШИРОТНО-ЗОНАЛЬНОМУ ГЕОГРАФИЧЕСКОМУ ГРАДИЕНТУ

Широтная зональность — явление глобальное. Однако в зависимости от конфигурации и размеров материков она может быть в большей или меньшей степени завуалирована долготными градиентами. Так, например, обстоит дело на худощавом Американском континенте, вытянутом с севера на юг.

Таблица 1

**Широтно-зональные изменения степных экосистем в Западной Сибири
и Центральном Казахстане**

Параметр	Луговая	Настоящая	Засушливая	Сухая	Опусты- ненная
Сумма температур выше 10°С	1900	2000	2100	2300	2600
Годовая сумма осадков, мм	430	380	330	280	150
Сумма зимних осадков, мм	90	80	80	50	40
Общая фитомасса, т/га	27,6	43,3	47,9	41,8	9,4
Зеленая фитомасса, т/га	2,3	2,3	1,2	0,7	0,1
Ветошь и подстилка, т/га	3,6	3,2	5,8	1,8	Н. д.
Подземная фитомасса, т/га	21,7	37,8	40,9	39,3	9,3
Отношение надземной массы к подземной	0,3	0,2	0,2	0,1	0,1

Примечание. Авторство данных, приводимых в этой и последующих таблицах, см. в Приложении.

Наилучшим образом широтно-зональный градиент выражен на материке Евразия, пышные формы которого дают возможность проследить ландшафтные зоны на протяжении десятков тысяч километров. Наиболее строго широтная зональность проявляется в глубине этого континента — на Западно-Сибирской равнине и продолжающих ее к югу равнинах Казахстана и Средней Азии. Здесь, в умеренных широтах, отклонение границ ландшафтных зон от параллелей составляет наименьшую на земном шаре величину — всего 10°.

На вышеозначенной территории степные экосистемы располагаются в границах между 58 и 47° с. ш. (рис. 2).

Климат в этих пределах меняется очень выразительно (табл. 1). Количество поступающей на земную поверхность солнечной радиации увеличивается с севера на юг от 90 до 120 ккал/см³ в год, т. е. приблизительно на 10 ккал с каждыми 3° широты. С этого вполне приличного «энергетического жалования» степные экосистемы платят высокий подоходный налог в виде трат тепла на испарение, теплообмен в почве и т. д. Реальное поступление тепла определяется величиной радиационного баланса, представляющего собой разницу между приходом и расходом поступающего тепла. В пределах степной зоны радиационный баланс составляет от 25 до 37 ккал/см². Такое «отопление» обеспечивает в степях годовую сумму температур выше 10°С в границах от 1900 до 2600°С и безморозный период длительностью 110–120 дней. Эти показатели очерчивают возможность вегетации для растений. Она начинается на северном пределе степной зоны в середине мая, а на южном — во второй декаде апреля. В третьей декаде сентября все степи погружаются в зимний сон.

От радиационного режима и ряда других факторов зависит в степной зоне поступление осадков. Оно тоже подчиняется градиентной широтно-зональной дисциплине. Количество атмосферных осадков от северных границ

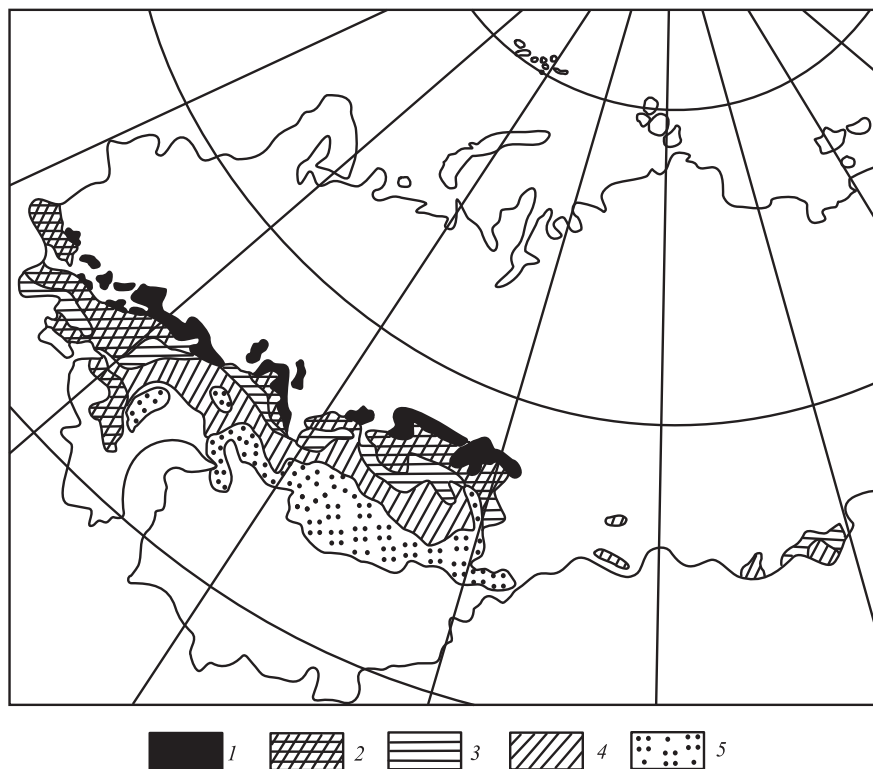


Рис. 2. Широтная зональность степных почв бывшего СССР.

1 — типичные и выщелоченные черноземы, 2 — обыкновенные черноземы, 3 — южные черноземы, 4 — темно-каштановые почвы, 5 — светло-каштановые почвы.

степной зоны к южным меняется с 430 до 150 мм/год. Большая их часть (75–85%) выпадает летом, когда в условиях высоких температур, достигающих в июле 40°C, выпавшая влага в значительной мере испаряется. Испаряемость с открытой водной поверхности в степи составляет 650 мм на северной границе и 800 мм на южной. Нетрудно видеть, что эти величины заметно превосходят количество влаги, поступающей с атмосферными осадками. Именно поэтому для степных экосистем характерен почти постоянный дефицит влаги, который нарастает в направлении с севера на юг. Разница в количестве зимних осадков, уменьшающихся в том же направлении от 90 до 40 мм, т. е. более чем вдвое, сказывается на различиях в толщине снежного покрова и глубине промерзаемости почв, а также на их весенней влагозарядке. При резком увеличении летнего дефицита влаги с севера на юг для степей-южанок именно эта, небольшая по количеству, но особенно драгоценная влага из тающей снежной копилки становится решающей силой функционирования экосистемы.

Изменение засушливости степных экосистем по широтно-зональному градиенту хорошо отражает такой показатель, как коэффициент увлажнения, учитывающий количество выпадающих осадков и испаряемость в зависимо-

ти от температуры и силы ветра. Этот коэффициент (по Н. Н. Иванову) меняется от 0,6 на севере до 0,1 на юге степной зоны. Значит, засушливость в этом направлении возрастает в 6 раз.

Растительный покров в степях следует климату. Запасы фитомассы от северных пределов степей к середине зоны увеличиваются с 28 до 48, а затем сокращаются до 9 т/га на ее южном пределе. Центр зонального ареала оказывается наиболее оптимальным по климату. Здесь и осадков еще достаточно, и тепла побольше, чем на севере, но без южных излишеств. Отмеченная тенденция не характерна лишь для фотосинтезирующей массы фитоценоза. Зеленая часть последовательно сокращается с севера на юг с 2,3 до 0,1 т/га. Создается впечатление, что «бесчувственная» фотосинтезирующая машина экосистемы никак не реагирует на выгодные предложения со стороны климата в центральной части градиента. Это впечатление обманчиво. Изменение общего запаса надземной фитомассы без колебаний подчиняется «горбатой» тенденции. Значит, просто в оптимальной подзоне большая часть надземной продукции быстро отмирает и переходит из зеленого состояния в ветошь и подстилку, которых, действительно, в середине градиента больше, чем на концах. Ну а подземные органы на благоприятное соотношение тепла и влаги в центре ареала отвечают увеличением массы. Ограничение в тепле к северу и во влаге к югу снижает подземный запас фитомассы. Только относительный показатель (отношение надземной массы к подземной), уменьшаясь с 0,3 до 0,1, демонстрирует последовательное медленное, но верное изменение структуры фитомассы с севера на юг (см. табл. 1). Таким образом, двигаясь к югу по степной зоне, мы все с большим основанием можем «обзывать» степи «лесом кверху ногами» (рис. 3).

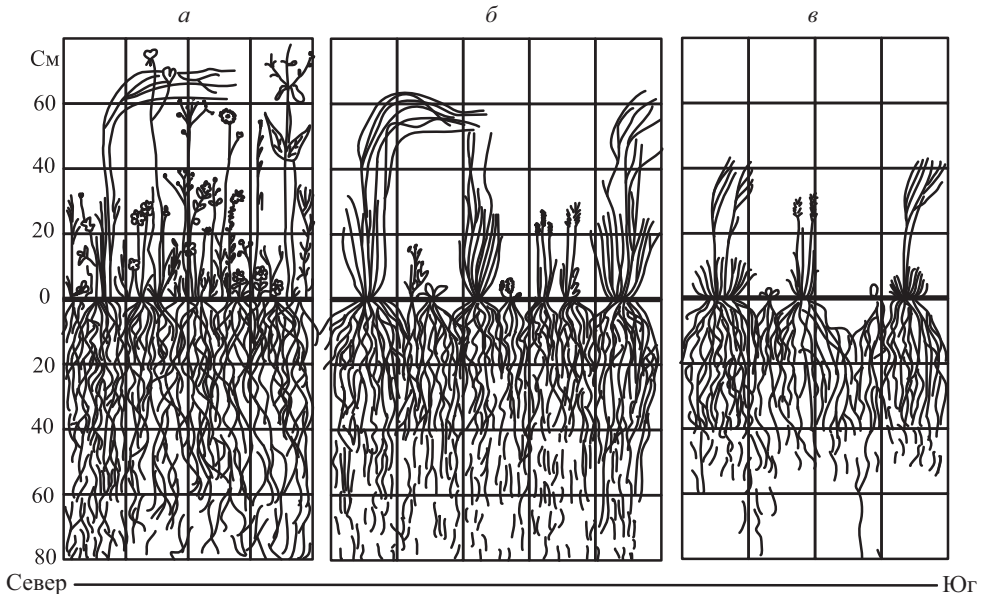


Рис. 3. Широтно-зональная смена растительного покрова степей.

Степь: а — луговая, б — сухая, в — опустыненная.

С севера на юг по широтно-зональному градиенту меняются число видов, образующих степные растительные сообщества, и состав видов-доминантов (патрициев растительного покрова). На *севере степной зоны*, в степях под Курском, насчитывается 220 видов трав. Из них 180 — разнотравье и только 20 — злаки. Да и среди этих двадцати доминирующими по числу экземпляров являются широколистные виды — кострецы, тимофеевка, овсецы. Меньшее значение имеют узколистные типчаки. Ковыли вообще не часты. Очень мало в этих степях луковичных геофитов, т. е. растений, имеющих запас питательных веществ, скопидомно запрятанный под землей в луковице. Красочные заросли разнотравья в северных вариантах степей образуют шалфеи, таволги, ирисы и другие представители двудольных растений. Рисунок и краски северного степного ковра очень непостоянны. Они сменяют друг друга, как в калейдоскопе, который, по свидетельству геоботаников, в течение лета имеет не менее 12 аспектов. Их описание невольно навеивает лирические ассоциации, которые помогают через цветовую палитру оценить динамичность степи.

В середине апреля помятая физиономия степи, только что очнувшейся от зимнего сна, покрыта тускловатыми лиловыми пятнами прострела. Через одну–две недели степь оживает и начинает играть золотистыми и голубыми искрами адонисов и гиацинтов. В середине мая она бледнеет. Эту бледность придают ей белые соцветия чины и ветреницы. В июне наступает самая красочная пора в жизни северной степи. Ее нежно-зеленое лоно, еще покрытое незабудковым туманом весенних воспоминаний, увенчивается вызывающе яркими желтыми уборками крестовника, козлотородника, лютиков и первыми предвестниками зрелости — серебристыми плюмажами ковыля. Позднее степь еще и еще раз то белеет от клевера, нивяника, таволги, то синее от колокольчиков, то розовеет от эспарцета. С середины июля, словно устав от цветовых эмоций, северная красавица тускнеет и только в конце этого самого теплого месяца в году последним криком отчаяния по уходящему лету взрывается багровым пламенем соцветий чемерицы. В августе и сентябре цветущих растений почти нет. Поблекшей, пригнувшейся к земле и затаившейся уходит северная степь в зиму.

Описанное травяное буйство (до 87 видов на 1 м²!), которое так и хочется назвать лугом, если бы не дефицит влаги, не характерный для лугов, получило у геоботаников и ландшафтоведов компромиссное название — *луговые степи*. Южная граница этих степей проходит от Кишинева на восток через Кременчуг, Харьков, Самару к Уфе и далее вдоль линии Транссибирской железнодорожной магистрали до Барабинска. Наиболее типичные варианты луговых степей встречаются на Восточно-Европейской равнине, сравнительно недалеко от влажной окраины материка. В направлении к центру континента, с увеличением дефицита влаги и контрастности температур, луговые степи становятся скромнее и выглядят серенькими монашками по сравнению с европейскими разряженными степями-купчихами. Число видов, формирующих травостой, сокращается вчетверо, разнотравья становится меньше, число скромных по облику ксерофитов относительно возрастает по сравнению с сочными пышнотелыми мезофитами.

Плакорные* луговые степи практически полностью распаханы. Эталонном таких степей, сохранившимся до наших дней в нетронutom виде, являются Казацкая и Стрелецкая степи Центрально-Черноземного заповедника им. проф.

* Плакорами называют такие местообитания, на которых наиболее чисто проявляется зависимость растительности от климатических условий. Российский геоботаник Г. Н. Высоцкий, предложивший этот термин в 1915 г., применял его к удаленным от склонов участкам плоских суглинистых водоразделов. Считается, что именно в плакорных местообитаниях формируются наиболее типичные для данных климатических условий растительные сообщества.

А. А. Алехина под Курском; их площадь 1966 га.

К югу от отмеченной выше границы луговые степи сменяются *настоящими степями*. В них разнотравье представлено еще очень богато, но период яркоцветья короче на несколько недель по сравнению с более северными степными экосистемами. Доминирующими растениями становятся ковыли: перистый, длиннолистный, ковыль Залесского, — ости которых в период цветения придают степи серебристый оттенок. На ветру

степь так и плещет ковыльными волнами. Кроме ковылей богато представлены неприхотливые типчаки, овсецы, тонконоги. Характерна не очень большая сомкнутость растительного покрова, поэтому между многолетниками на свободных пространствах поселяются однолетники и низшие растения: мхи, водоросли-ностоки. Значительную роль в составе травостоя играют луковичные геофиты: тюльпаны, гусиные луки, птицемлечники, брандушка, гиацинтки. На 1 м² встречается до 25 видов растений. Однако при всех «потугах» быть похожей на луговую настоящая степь едва насчитывает 7–8 цветковых аспектов.

Ландшафты настоящих степей, некогда владевшие душой Н. В. Гоголя, писавшего: «Черт вас возьми, степи, как вы хороши!», теперь все в работе. Они кормят человеческое племя, давая самые высокие урожаи пшеницы. Клочки целинных степей еще сохранились в более или менее первозданном виде на территориях бывших конных заводов. Например, Хомутовская степь на южном склоне Приазовской возвышенности — это бывшее пастбище для жеребят площадью 1000 га, которое теперь в заповедном режиме находится на стадии восстановления естественного растительного покрова. Провальская степь в Луганской области имеет площадь 587,5 гектаров*.

* Отделение Луганского природного заповедника «Провальская степь» состоит из двух не граничащих участков.

Засушливые степи образуют следующую подзону степной полосы, которая в связи с дальнейшим увеличением засушливости климата по северо-южному градиенту характеризуется заметным уменьшением доли участия в

степном травостое влаголюбивого разнотравья. Оно образует фон лишь ранней весной, в апреле–мае, пользуясь тем недостатком влаги, который оставила после себя прослезившаяся зима. В эти дни засушливая степь еще может тягаться по красочности с луговой и настоящей. Она усеяна цветами прострела, ирисов, ономы, ветреницы, адониса. Чуть позднее цветут шалфей, зопник, вероники и ряд других представителей разнотравья. Однако уже в середине июня разнотравье полностью уступает степную сцену ксерофитным дерно-

винным злакам. Их количество в составе травостоя по сравнению с настоящими, а тем более с луговыми степями возрастает в несколько раз. Важные позиции в засушливой степи занимают украинский ковыль и тырса на Восточно-Европейской равнине, ковыль Крылова и ковыль Лессинга в азиатской части континента. С ковылями соперничают типчак и тонконог. Появляется ксерофильное разнотравье из сложноцветных и маревых. Особенно настойчиво укореняются полыни, грудницы, лапчатки, обладающие глубоко проникающей корневой системой с мощным утолщенным центральным стержнем. Он, с одной стороны, играет роль мощного насоса для подъема влаги с больших глубин, а с другой — способен удерживать большие количества дефицитной влаги в своих тканях. Однако вышеотмеченное травяное пополнение не спасает засушливую степь от прогрессирующей в северо-южном направлении видовой бедности. В Казахстане характеризуемые степи имеют на 1 м² только 18–20 видов растений. Они обеспечивают проективное покрытие лишь на 70–80%. Значительные площади степной экосистемы остаются совершенно обнаженными. Засушливые степи очень зависят от изменчивости степного климата, что существенно отражается на ритмике растительного покрова. Южная граница подзоны засушливых степей опускается в Казахстане до 51° с. ш.

Степные экосистемы характеризуемого типа сохранились в заповеднике Аскания-Нова на Украине, большие площади их избежали распашки в Казахстане.

Еще более южным вариантом степных экосистем являются *сухие степи*, южная граница которых доходит в Казахстане до 49° с. ш. В этих экосистемах ксерофильные злаки окончательно занимают господствующие позиции. Однако и типчак, и тонконог, и, в особенности, ковыли представлены здесь видами с мелкими дерновинками, малой надземной и относительно большой подземной фитомассой. Соответственно южностепные представители рода *Stipa* понижаются в звании с солидно звучащего — ковыль, до уменьшительного — ковылок. В сухих степях наиболее распространенным их видом является ковыль Лессинга. Характерный элемент растительного покрова сухих степей — так называемое седое распластанное разнотравье. Листья этих растений образуют широкую розетку, тесно прижатую к земле. Поверхность листьев сверху покрыта седоватым пушистым налетом густых волосков, о функции которых будет сказано далее. В качестве примера растений такой жизненной формы назовем полынь холодную, лапчатку бесстебельную, гвоздички, степные вероники, кермеки.

Сухостепной травостой очень разрежен. Его общее проективное покрытие составляет не более 50–60%. Остальное — голая незадернованная земля; на 1 м² встречается всего 9–12 видов растений. Тем не менее геоботаники насчитывают в сухой степи до семи цветковых аспектов, что свидетельствует о высокой динамичности фитоценоза. Однако яркая многоцветная жизнь сухостепной экосистемы в европейской части СССР, начавшись очень рано — в апреле, уже в мае достигает своего апогея. Затем степь-акселерат быстро и надолго замирает в развитии. С середины июня до начала августа она пребывает в подавленном, выгоревшем состоянии. Достопримечательностью сухой

степи является ее «вторая молодость», приходящая в августе. Она обеспечивается дождями, выпадающими в это нежаркое уже время. Снова разворачиваются листья ковылей и типчака. Опять всходят озимые однолетники. В результате сухая степь уходит под снег в полузеленовшем состоянии, что дает возможность следующей весной быстро набрать фотосинтезирующую массу и закончить созревание растений до того, как безжалостно жаркое сухостепное солнце выпарит последние остатки накопленной за зиму влаги.

Опустыненные степи, сменяющие сухие к югу от 50–49° с. ш., имеют совсем уж разреженный растительный покров. Их общее проективное покрытие всего 30–40%. Основу травостоя составляют мелкие ковыльки, типчак, змеевка, разнообразные ароматные полыни, а также кустарники — караганы, спиреи, с корневой системой, уходящей на несколько метров в глубь почвы. На засоленных местах встречаются биюргун и другие солянки. Чередование кустарниковых и злаково-полынных, засоленных и незасоленных участков представляет собой одну из самых характерных особенностей ландшафта опустыненной степи. На 1 м² площади приходится всего 3–5 видов растений. Почва между ними переувлажняется сильными и частыми в этих местах ветрами. Нередко поверхность открытого грунта усыпана лишайниками, которые загоняются ветром в мелкие понижения рельефа. Опустыненные степи, в отличие от сухих, не впадают в летнюю депрессию. Наоборот, фазы вегетации, цветения и плодоношения, сжатые до 1–1,5 месяцев, приурочены к июлю–августу. Весной и осенью опустыненные степи — буро-желтое, довольно унылое пространство. Такие степи характерны для большей части Казахстана и Монголии, а в России — для территорий Прикаспийской низменности, Убсунурской и Чуйской котловин Алтае-Саянской горной страны.

В целом при движении с севера на юг наблюдаются следующие закономерности в изменении растительности, отмеченные еще В. В. Алехиным и дополненные его последователями.

1. Травостой все более разреживается.
2. Красочность степей сильно уменьшается, так как сокращается число двудольных растений.
3. На севере безраздельно господствуют многолетники, к югу усиливается роль однолетников.
4. Участие широколистных злаков сильно падает. На их место заступают злаки узколистные.
5. Сменяется ряд ковылей — от крупнодерновинных до мелкодерновинных.
6. Видовая насыщенность уменьшается с более 80 видов на 1 м² в луговых степях до 3–5 в опустыненных.
7. Сезонная динамика растительного покрова степи становится все более аритмичной. Постепенный подъем и последующее столь же плавное снижение количества цветущих растений типичны для северных степей. На юге сезонный ход ростовой активности растений характеризуется все более и более концентрированной весенней цветовой вспышкой, которая надолго, до осени, сменяется летней паузой. Осенью наблюдается второй пик активности. В центре континента вспышка активности биоты приходится на середину лета.
8. Относительная масса подземных частей растений в сравнении с надземной к югу последовательно нарастает.

Животное население, так же как и растительный покров, служит показателем изменчивости степных экосистем по широтно-зональному градиенту. Биомасса почвенных беспозвоночных животных, доля которых в общей

массе животного населения составляет около 95%, от луговых степей к опустыненным последовательно уменьшается с 0,4 до 0,05 т/га⁸. Это происходит, в первую очередь, за счет снижения общего видового разнообразия, а также уменьшения числа особей большинства групп животных. Так, например, численность панцирных клещей (орибатид), ответственных за одну из стадий разложения растительных остатков в почве, снижается от северной границы степной зоны к южной с 80 тысяч до 3,5 тысяч экземпляров на 1 м². От прогрессирующей к югу засушливости этих мелких спрятанных в почвенную толщу животных не спасает даже их замечательный восковой покров, обеспечивающий орибатидам известную автономно гидрорежима*.

С севера на юг вдвое сокращается число и разнообразие чувствительных к влаге тонкопокровных ногохвосток. Численность круглых червей — нематод, паразитирующих внутри растительных тканей, снижается от луговых степей к опустыненным с 30 до 6 миллионов экземпляров на 1 м². Даже этим живущим в «глубоком подполье» животным вездесущий степной дефицит влаги навязывает свою градиентную волю.

Особенно резко в направлении с севера на юг сокращается количество таких влаголюбивых форм, как дождевые черви (люмбрициды). Поверхность их тела должна быть все время влажной, поэтому представительство этих неженков убывает со 144 экземпляров на 1 м² в типичных луговых степях до 12 экземпляров в сухих. Южнее эта группа в плакорных сообществах вообще не встречается. Ее сменяют другие представители наземных кольчатых червей — энхитреиды. Эти мелкие депигментированные черви обладают перед люмбрицидами тем преимуществом, что могут «возникать» в степной почве в нужный момент, как птица феникс. Развитие их из коконов протекает очень быстро — в течение одной—двух недель, что позволяет энхитреидам четко координировать ритм своего индивидуального развития с превратностями экологической обстановки в таком капризном ландшафте, как степь. Энхитреиды, чувствительные к влаге не менее, чем дождевые черви, успевают достичь огромной численности в те короткие благодатные промежутки времени, когда в степи влажно и нежарко.

На фоне общего обеднения в южном направлении некоторые животные, хорошо приспособленные к засушливым условиям, все же возрастают

* Орибатиды — микроскопические членистоногие, большинство их укладывается в диапазон размеров 0,3–0,7 мм. В степях эти клещи проникают в глубь почвы по корневым ходам до 1,5 м и даже глубже, но большинство их сосредоточено в подстилке и верхних 20 см почвы — там они обильны и разнообразны (до 60 видов на 1 м²). Степное сообщество орибатид состоит из двух почти не пересекающихся частей — подстилочной и почвенной. Пища большей части подстилочных орибатид — гифы и особенно споры микроскопических грибов, реже одноклеточные водоросли, пыльца высших растений, бактериальные клетки и др. Почвенные же панцирные клещи питаются преимущественно разлагающимися тканями отмерших корней. Чем засушливее степь, тем меньше панцирных клещей остается в подстилке и верхнем 3–5-сантиметровом слое почвы, тогда как численность и разнообразие собственно почвенных обитателей меняются мало.

⁸ Цифровые данные, характеризующие население беспозвоночных животных, приводятся для европейской части СССР по Ю. И. Чернову (1975).

и в числе видов, и в числе особей. Радуют душу энтомолога корнегрызущие личинки жуков-щелкунов, численность которых растет от луговых степей к опустыненным с 25 до 200 экземпляров на 1 м². Обилие сапрофагов жуков-чернотелок также увеличивается с 6 до 16 экземпляров на 1 м². Благодаря очень высокой подвижности имаго чернотелок, бегающих по поверхности почвы, они даже при такой, казалось бы не очень большой, численности являются самой заметной группой насекомых в степи. К югу, с усилением разреженности растительного покрова, их заметность и значение в степной экосистеме неуклонно растут. Эти крупные фургончики непрерывно снуют между далеко отстоящими друг от друга растениями и транспортируют растительные остатки и микрофлору по экосистемной арене, поедая подстилку в одном месте и выкладывая обогащенные микробами экскременты в другом. Тем не менее появление в северо-южном направлении вышепоименованных степных новобранцев не восполняет общего снижения численности и биомассы животных по широтно-зональному градиенту.

Эти потери компенсируются усилением концентрации животного населения. Чем засушливее условия, тем более прижаты снизу и сверху к поверхности почвы животные степных экосистем. Такое явление с первого взгляда может показаться парадоксальным. Известно, что поверхность почвы — самое горячее место в степи. Летом температура здесь достигает 50°C. Привлекательными поверхность почвы и ее верхний слой делает, как ни странно, общая нехватка влаги. Летние, даже самые сильные ливни промачивают лишь 15, а чаще 5–10 см почвенной толщи. Вот почему в этой узенькой «райской» полосе сосредоточиваются основная масса сосущих корней степных растений и подавляющее большинство почвенных беспозвоночных. Их задача — успеть поймать дефицитную влагу, пока она не испарилась. Присыпанные подстилкой и песком основания дерновин у поверхности почвы и щели в ней тоже служат обычно местами укрытия для обитателей травяного яруса.

Иллюстрацией увеличения с севера на юг по широтно-зональному градиенту концентрации животного населения на единицу объема субстрата обитания может служить отношение масс населения имаго чернотелок и подстилки, служащей им домом и пищей. Этот показатель меняется от 1/200 в луговых степях Западной Сибири до 1/3 в опустыненных степях Казахстана. Еще резче это уплотнение выглядит у обитателей травяного яруса — саранчовых. Отношение их массы к надземной зеленой фитомассе меняется с севера на юг от 1/1000 до 1/10.

Усиление к югу концентрации гетеротрофов в степных экосистемах проявляется и во времени. Особенностью сезонной динамики животного населения по широтно-зональному градиенту степей является смещение активности большинства групп животных на весну и отчасти осень в связи с сокращением времени подачи воды «небесным водопроводом». В середине лета обычно наблюдается более или менее длительная депрессия. Ее продолжительность зависит от общего количества осадков, выпавших в степи за год. Вероятность летней депрессии и ее длительность, так же как и вероятность засух, увеличиваются в направлении с севера на юг по степной зоне. Соответственно время весенней активности животных в этом же направлении

прогрессивно сокращается. Чем меньше время активности, тем интенсивнее оно используется животными. Поэтому чем южнее, тем эффективнее выглядит массовый выход имаго насекомых весной или ранним летом. В эти дни степь буквально кишит беспозвоночными.

Увеличение концентрации животных в узких участках пространства и времени и их «общие взгляды» с растениями на выбор времени и места для жизнедеятельности убеждают, что интенсивность нагрузки, которую зоокомпонент экосистемы оказывает на фитокомпонент, с севера на юг нарастает.

Обращает на себя внимание тот факт, что среди приведенных примеров увеличения обилия животных к югу фигурируют чаще всего насекомые фитофаги или фито-сапрофаги. Среди позвоночных животных наблюдается та же тенденция, что особенно наглядно проявляется в распределении расплодившейся в последние годы степной антилопы – сайгака*.

Из работ орнитологов также известно, что на севере степной зоны преобладают по обилию насекомоядные птицы. К югу, несмотря на некоторый рост абсолютной численности насекомоядных, относительная их доля в составе птичьего населения уменьшается. Хозяевами положения становятся те виды, значительную долю рациона которых составляет растительная пища. Это общее увеличение тяги к фитофагии у животных в направлении с севера на юг давно подмечено академиком М. С. Гиляровым и объяснено погоней за драгоценной влагой при нарастании ее дефицита. В этом плане растительные ткани предпочтительнее животных, так как они богаче водой. Кроме того, влагу, содержащуюся в тканях животных, надо еще найти и поймать, израсходовав дополнительную энергию, тогда как растения всегда к услугам гетеротрофов.

Увеличение с севера на юг относительной доли фитофагов ведет к снижению доли участия и значения хищников в степных сообществах. Следовательно, ослабевает контроль над развитием фито- и сапрофитофагов. Это может приводить к резким колебаниям численности отдельных видов, склонных к массовым размножениям. Такие

вспышки активности в отдельные годы в сухих или опустыненных степях характерны для большинства тамошних насекомых. По этой причине многие из них в южных степных районах стали проклятием для сельского хо-

* Речь идет о начале 1980-х гг., когда численность сайгака была максимальной. После этого она пошла на спад, особенно после 1999 г., когда все популяции сайгака пережили настоящую катастрофу. Его общая численность в Казахстане сократилась в 45 раз — с 900 тыс. в начале 1980-х до 21,2 тыс. голов в 2003 г., численность единственной российской популяции в Калмыкии — в 60 раз, с почти 450 тыс. до 7,5 тыс. животных в 2013 г. После 2003 г. в Казахстане положение несколько улучшилось — численность сайгака выросла до 140 тыс. голов, в России же падение не останавливается (существует еще монгольская популяция — ее численность была и остается очень низкой). Но беда этой степной антилопы не только в сокращении численности и распространения. Во всех четырех основных географических популяциях сайгака сильно нарушено соотношение полов: доля самцов среди взрослых животных составляет около 5–8% вместо нормальных для этого вида 20–30%, а это значит, что эффективная численность сайгака намного ниже, чем его общее поголовье. По сути, вид оказался на грани вымирания. Основной причиной считается безудержное браконьерство, какую-то роль сыграли также массовое сокращение скотоводства и изменение климата.

зайства (например, бабочки-совки, луговой мотылек). Особенно знаменита в этом плане кочующая стадная саранча, которая может начисто уничтожить зеленую растительность на многих десятках километров по пути следования своих экспедиционных корпусов. Известна тенденция увеличения к югу по степям вспышек массового размножения некоторых грызунов, тоже оказывающих мощное воздействие на степную растительность. К последнему аспекту мы еще вернемся.

Усиление бесконтрольной активности фитофагов к югу подтверждается увеличением в этом же направлении числа генераций у многих насекомых. Например, у озимой подгрызающей совки число поколений в году растет от луговых степей к сухим с одного до трех. У чернотелок, почвенных усачей и других имеется тенденция растягивания к югу циклов индивидуального развития, что ведет, во-первых, к увеличению длительности существования питающихся стадий и, во-вторых, к тому, что этой функции «удостоены» не только непосредственный исполнитель — личинка, но и имаго, которое в более северных районах выполняет обычно только свои «прямые обязанности», связанные с функцией размножения.

Все вышеизложенное убедительно показывает, что от северных границ степной зоны к южным растет дестабилизация животного сообщества. Оно становится все более способным к импульсивным «ударам» по экосистеме.

Микроскопические организмы в степях Евразии тоже испытывают «чувство долга» перед широтно-зональным порядком, однако их «градиентные права» не общепризнанны. Дело в том, что большинство видов микроскопических организмов являются космополитами, т. е. встречаются практически во всех экосистемах — от тундровых до пустынных. Это обстоятельство давно лежит каиновой печатью на микроводорослях, почвенных протистах, бактериях, микроскопических грибах и актиномицетах при попытках возвести их в «географическое достоинство». Однако сторонники эколого-географического подхода к микроскопическим организмам, возглавляемые академиком Е. Н. Мишустиним, утверждают, что космополитизм микробов вовсе не означает, что они повсюду встречаются в одинаковых количествах. Для каждого вида имеются зоны оптимального размножения. Например, в луговых и настоящих степях энергично размножается группировка бацилл *Bacillus idosus*, *Bac. megaterium*, а в сухих степях — *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis*. Поэтому если не видовой и групповой состав, то, по крайней мере, численность — общая, отдельных групп или видов, их сезонная динамика могут служить у микроскопических организмов свидетельством их подчиненности географической зональности.

Протозойное население степных экосистем Западной Сибири и Казахстана в направлении с севера на юг характеризуется снижением общего числа клеток на порядок величин при переходе от подзоны к подзоне⁹. Обилие, полученное методом пересевов на искусственные питательные среды, не позволяет судить об абсолютной численности этих мельчайших животных, живущих в капельках почвенной влаги, но дает возможность утверждать,

⁹ Данные Г. Д. Мордкович (1976).

что вероятность реализации высокой потенциальной численности в разных подзонах существенно различается. Меняется от подзоны к подзоне по степному градиенту и характер микрораспределения почвенных протистов по деталям экосистемы. Если в северных густотравных степях они встречаются в одинаковом количестве и под крупными дерновинами, и между ними, то к югу намечается явная тенденция к концентрации протозойного населения в дерновинах доминантных злаков. Меняется по широтно-зональному градиенту характер сезонной динамики жгутиконосцев и амёб. На севере степной зоны почвенные протисты долго «стесняются» холодной весны и столь же скованно чувствуют себя прохладной осенью. Только в середине лета, когда в луговых и настоящих степях наступает благодатная пора оптимального сочетания тепла и влаги, появляются условия для реализации долго сдерживаемого потенциала активности. Но чем дальше на юг по степям, тем больше характеризуются представители почвенной нанофауны «разрываются на части» между весной и осенью. В эти периоды их численность на 1–2 порядка величин больше, чем в середине лета, когда знойное солнце оставляет мало шансов на активную жизнедеятельность протистов.

Почвенная микрофлора при пересчете на 1 г почвы с севера на юг убывает в числе менее резко, чем простейшие. При сравнении микробного населения почв луговых, сухих и опустыненных степей Казахстана приводятся следующие цифры: 9559, 3440 и 1900 тысяч клеток на 1 г верхнего 10-сантиметрового горизонта почв¹⁰. К югу сокращается вдвое активность неспоросных бактерий, ответственных за пионерные, ранние стадии разложения свежих органических остатков. Угнетенность именно этой группы микробов хорошо согласуется с тем, что как раз ранние стадии разложения, требующие обилия влаги, в южных степях часто или совсем выпадают из процесса трансформации органических остатков или сокращаются во времени. Этому способствует нарастающая к югу краткость периода, благоприятствующего сохранению отмирающей растительности в свежем виде. Недаром в опустыненных степях отмершие надземные части растений на все лето и зиму остаются стоять на корню засохшим «слепок» с весеннего фитоценоза.

От северных границ степной зоны к южным сокращается вероятность реализации высокой численности микроскопических грибов — примерно на порядок величин с каждой подзоной на юг. Уменьшается и потенциальная активность актиномицетов. Единственной группой, которую можно подозревать в активизации потенциалов по реализации высокой численности в южном направлении, являются бациллы. Их относительное обилие возрастает втрое с севера на юг по степям. Такая тенденция может быть объяснена специализацией бацилл на поздних стадиях разложения, т. е. стадиях глубокой переработки органического вещества, которые по мере движения к югу по широтно-зональному градиенту становятся все более длительными. Об этом можно судить по увеличению времени сохранности ветоши и подстилки. Возможно, так происходит за счет сокращения пионерных этапов разложения, на которые южные степные экосистемы отпускают слишком мало времени из-за недостатка влаги.

¹⁰ Данные З. Ф. Тепляковой (1966).

Падение численности микроорганизмов к югу не является катастрофой для степных экосистем. Дело в том, что жизнедеятельность сапротрофных микроорганизмов связана не со всей почвенной массой, а только с ее органической частью. Количество же гумуса в степных почвах уменьшается к югу гораздо интенсивнее, чем количество микрофлоры. Поэтому при пересчете обилия микробов не на 1 г почвы, а на 1 г перегноя проступает (уже в который раз для всех компонентов степной экосистемы!) увеличение концентрации организмов на единицу субстрата обитания к югу. В результате, несмотря на падение общей численности по широтно-зональному градиенту, микроорганизмы и на южном пределе так же успешно справляются со своими функциями по разложению органического вещества, как и в северных степях.

По усредненным для СССР данным¹¹, концентрация микробов на единицу гумуса к югу по степям растет примерно вдвое с движением от подзоны к подзоне. Учитывая основное «назначение» микробов в экосистеме, — завершать разложение органического вещества и доводить его до полной минерализации, — можно предположить, что уменьшение запасов гумуса в степных почвах с севера на юг идет не только за счет ослабления гумификации растительных остатков, но и является результатом более интенсивной и полной работы южностепной микрофлоры по его минерализации. Накопление же гумуса в черноземах северных степей может быть следствием неполного цикла деятельности микроорганизмов: они справляются с обязанностями лишь на начальных и средних этапах трансформации органического вещества, не доводя свою деятельность до конца. Это приводит к резкому доминированию в черноземах процессов гумификации органики над процессами ее минерализации. Во всяком случае, обилие и концентрация специфических микроорганизмов рода *Nocardia*, разлагающих именно гумус, увеличиваются в степях с севера на юг. В обыкновенных черноземах северных степей их численность (7,2 млн экз./г гумуса) на порядок величин уступает таковой в южных светло-каштановых почвах (72,6 млн экз./г гумуса)¹².

Почва — своеобразное биокосное порождение живых и минеральных компонентов экосистемы — добросовестно унаследовала от своих «родителей» градиентные наклонности. От луговых степей к опустыненным последовательно сменяются следующие типы и подтипы почв: мощные, обыкновенные и южные черноземы, темно- и светло-каштановые почвы (рис. 4). Эту смену почвенных таксонов обеспечивает совместное действие и «соперничество» трех ведущих процессов, управляющих степным почвообразованием: гумусонакопления, карбонатизации и осолонцевания.

Гумусонакопление в широтно-зональном плане иллюстрируется целым рядом параметров. Например, мощность гумусового горизонта как свидетельство размаха гумусонакопления уменьшается с севера на юг по степям со 130 до 10 см. Концентрация гумуса сокращается с 10–12 до 2–3%, а его запасы — с 700 до 100 т/га. Меняется в северо-южном направлении и качественный состав гумуса. В нем уменьшается содержание гуминовых кислот, об-

¹¹ Данные Е. И. Мишустина (1978).

¹² Данные Е. З. Теппер (1976).

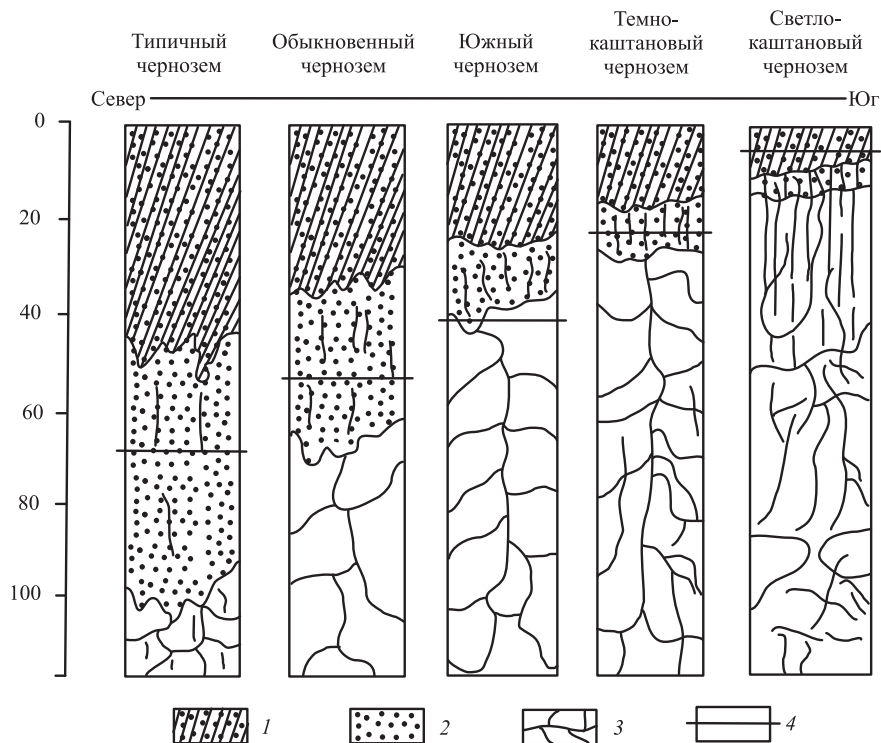


Рис. 4. Широтно-зональная смена почв.

1 – гумусово-аккумулятивные горизонты, 2 – иллювиальные горизонты, 3 – материнская порода, 4 – потолок вскипания карбонатов.

разующих прочные слаборастворимые соединения с кальцием (гуматы кальция), и возрастает доля более подвижных фульвокислот. Решающую роль в смене «личины» гумусовых кислот может играть увеличение скоростей биохимических реакций под влиянием повышения температуры почвы к югу. Соединения фульвокислот легко растворяются в воде, поэтому даже кратковременный дождь может спровоцировать их миграцию вниз по почвенному профилю. Градиентные различия характера гумусонакопления в степях хорошо отражает отношение гуминовых и фульвокислот (ГК/ФК). Этот показатель, равный в северных степях 1,3–1,5, на юге степной зоны снижается до 0,5.

Таким образом, к югу характер степного гумусонакопления заметно «портится». Сказываются нарастание дефицита влаги и теплообеспеченности почв, снижение фотосинтезирующей фитомассы и количественное обнищание сапротрофного комплекса животных, а также засилье микроорганизмов, доводящих разложение гумуса до конца. За ослабление интенсивности процесса гумусонакопления, уменьшение сферы его пространственного влияния и ухудшение качества гумуса живая часть экосистемы расплачивается сужением зоны корневого питания растений и активной жизнедеятельности

гетеротрофов, ухудшением условий потребления минеральных элементов и уменьшением их доступности для корней. Кроме биотических факторов действие процесса гумусонакопления определяется еще наличием и содержанием кальция в почвенном субстрате, а следовательно, степенью развития процесса карбонатизации.

Карбонатизация в качестве своего наглядного проявления формирует особый почвенный горизонт, насыщенный карбонатами кальция. Этот слой «известки» подстилает снизу гумусовую кладовую и служит уловителем веществ, выносимых из нее нисходящим потоком водных растворов. Такое предназначение обеспечивается не только хорошей реагентностью кальция, образующего прочные соединения с гуминовыми кислотами, но и большой уплотненностью карбонатного субстрата. Обычно карбонаты лежат либо крупными и обильными мучнистыми прослойками, либо рассеяны в форме так называемой белоглазки, представляющей собой небольшие локальные включения округлой формы.

Обилие карбонатов обусловлено, с одной стороны, их высоким содержанием в лессах и лессовидных породах, подстилающих степи, а с другой — их накоплением степной растительностью и последующим освобождением после ее отмирания. Мигрируя вниз с водными растворами, карбонаты «устраиваются на жительство» в подгумусовом горизонте. На большее гравитационных сил нисходящего тока воды не хватает. Сказывается конкуренция со стороны корней растений, жадно поглощающих влагу летом. Раствор известки становится все более насыщенным, и, наконец, она кристаллизуется как карбонат. Влияние процесса карбонатизации на степное почвообразование в целом растет к югу. Об этом можно судить по формам залегания карбонатов в почвенном теле. В северных неплохо промываемых черноземах карбонаты имеют форму тонких белых нитей, напоминающих гифы грибов (псевдомицелий). В обыкновенных черноземах наряду с псевдомицелием встречается и белоглазка, которая в южных черноземах становится единственной формой существования карбонатов.

В сухих каштановых почвах карбонаты часто лежат сплошными прослойками. Чем меньше к югу становится годовая сумма осадков, тем менее глубоко они промачивают почву и тем выше к поверхности располагаются горизонты накопления карбонатов. Это легко обнаруживается при действии на степную почву слабого раствора соляной кислоты. Карбонатные комочки бурно вскипают на севере степной зоны в Западной Сибири — с 60–70 см, на юге Казахстана — с 25–35 см. Начиная с подзоны засушливых степей до крайнего южного предела травяного царства встречаются карбонатные разности степных почв (южных черноземов, темно- и светло-каштановых), которые бешено вскипают прямо с поверхности, не оставляя сомневающимся иллюзий о роли процесса карбонатизации в формировании степных почв.

Процесс осолонцевания, как и карбонатизация, является важнейшим диспетчером накопления гумуса в степных почвах. Описанным градиентным изменениям запасов, концентрации и состава гумуса с севера на юг по степям в большой мере способствует увеличение к югу содержания в почвах иона натрия. Будучи более реагентным, чем кальций, он вытесняет его в почвен-

ном коллоидном поглощающем комплексе и, соединяясь с гумусом, образует золи гумуса, которые легко перемещаются с водой вниз по почвенному профилю. Они осаждаются в верхней части подгумусового карбонатного горизонта. Получается образование, до отказа насыщенное коллоидами. Этот горизонт при наличии влаги быстро набухает и становится плотным, вязким, мыльным на ощупь. При дефиците влаги он растрескивается в вертикальном направлении на более или менее ярко выраженные столбчатые отдельности. В сухом состоянии это плотные и твердые, как камень, многогранные в поперечнике, стройные колонны, подпирающие снизу гумусовую голову почвенного профиля. В этом случае говорят о наличии солонцового горизонта — по имени процесса, его формирующего.

Чем дальше к югу по степям, тем ярче выражен солонцовый процесс, тем больше он становится конкурентом процессу гумусонакопления. В подзоне опустыненных степей подавляющая часть зональных светло-каштановых почв, формирующихся на глинистых породах, являются солонцеватыми. Если на севере степной зоны типичные солонцы формируются лишь в понижениях рельефа, то на юге они сплошь и рядом со светло-каштановыми почвами занимают автоморфные, т. е. самые высокие позиции. Это обычно происходит там, где подстилающие степь осадочные породы, содержащие большое количество солей натрия, подходят близко к поверхности почвы. Один из крупнейших почвоведов-теоретиков С. С. Неуструев считал солонцы и процесс осолонцевания главными атрибутами почвообразования в подзоне опустыненных степей. Да и как не считать, если процесс осолонцевания проявляется на 80% площади этой подзоны!

Плотные, то излишне сухие, то излишне влажные солонцовые и даже слегка солонцеватые горизонты степных почв крайне неблагоприятны для почвенных животных и почти не заселены. Это заставляет подозревать, что усиливающееся по северо-южному градиенту осолонцевание — одна из причин прогрессирующей к югу бедности животного компонента степей. Однако худа без добра, как известно, не бывает. Числятся и за солонцовым процессом «добрые дела». Состояние осолонцованного горизонта в течение теплой части года существенно регулирует экологические условия в вышележащем почвенном слое, где сосредоточены основная масса корней степных растений и животные. Такое влияние проявляется, например, в том, что осолонцованные почвы гораздо теплее, чем несолонцовые, так как в сухие периоды лета плотный богато гумусированный солонцовый горизонт, как хорошая печка, аккумулирует тепло и затем щедро делится им с горизонтами-соседями. В дождливые дни солонцовые почвы гораздо влажнее своих несолонцовых собратьев по типу, ибо солонцовый горизонт, набухая, мешает влаге уйти вниз из корнеобитаемого слоя. От луговых степей к опустыненным — по северо-южному градиенту это качество, по мере роста цены на воду, из отрицательного становится положительным. Кроме того, набухший солонцовый горизонт экранирует снизу поднимающиеся с восходящим потоком капиллярной влаги соли натрия, охраняя тем самым верхний надсолонцовый горизонт от чрезмерного засоления. Этот фактор особенно важен в подзоне опустыненных степей, где почвы часто развиваются на реликтовых засоленных породах,

залегающих близко к поверхности. Резюмируя вышеизложенное, отметим, что регулирующее влияние процесса осолонцевания на степное почвообразование прогрессивно нарастает к югу.

Итак, три «кита» степного почвообразования: гумусонакопление, карбонатизация и осолонцевание — хорошо дополняют друг друга в общем деле остепнения ландшафта. На обширном степном плацдарме они довольно четко делят сферы пространственного влияния. Гумусонакопление достигает максимальной силы на севере, карбонатизация — в центре, осолонцевание — на юге степной зоны.

В заключение заметим, что наличие широтно-зонального экологического градиента в пределах степной зоны Евразии приводит к резкой изменчивости степных экосистем. Масштабы изменчивости значительно превосходят таковые в лесной зоне умеренных широт. Остается только искать объяснение, почему на протяжении всего 10° по меридиану амплитуда различий в степной полосе в несколько раз больше, чем разница между лесными ландшафтами умеренного пояса на вдвое большем протяжении. Одной из важнейших причин является градиент континентальности, вызванный к жизни разницей атмосферного давления между материком и океаном.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПО ГРАДИЕНТУ КONTИНЕНТАЛЬНОСТИ

Градиент континентальности не является тем знаменем, которым географы размахивают так же часто и торжественно, как широтно-зональным. Да и само понятие «градиент континентальности» в известной нам географической литературе, кажется, не встречается. Правда, проводится сравнение ландшафтов или их отдельных компонентов в направлении с запада на восток, но, как правило, только с целью оценки провинциальных различий в пределах зоны от океана до океана. Так что градиентный метод анализа комплекса природных явлений — от барического центра в сердце континентов к их приокеаническим окраинам — нами предлагается впервые.

В степной полосе Евразии градиент континентальности выражен отчетливее, чем в других ландшафтных зонах, благодаря расположению степных экосистем в глубинных частях материка. Степи узким лучом азиатской необузданности вонзаются в тело умеренной Европы. Прожектором, выбрасывающим степной луч на запад, является Сибирский антициклон — мощный барический центр устойчивого высокого давления. Он формируется осенью и зимой над огромными равнинами Центральной Азии вследствие активного выхолаживания территории и застаивания над ней плотного и тяжелого воздуха. Давление атмосферы над столицей Тувы городом Кызылом, где находится геометрический центр Азии (рис. 5), достигает максимального в Северной Евразии значения — 1042 миллибар. Сибирский антициклон — и по площади одна из самых обширных на земном шаре областей высокого давления. Плотный отяжеленный воздух зимой оккупирует большие территории Монголии, Китая и Сибири. А в это время давление над Атлантикой составляет всего около 1000 миллибар. Возникающая резкая разница атмосферного



Рис. 5. Распределение барических центров Земного шара зимой.

давления между центром Азии и Атлантическим океаном создает сильную воздушную тягу в западном направлении, в том месте континента, где нет крупных горных систем, преграждающих путь воздушным массам. По этой «аэродинамической трубе» и затягивает в Европу «азиатский тяжелый дух».

Отрог высокого давления, тянущийся на запад от области Сибирского антициклона, был впервые описан крупнейшим климатологом начала XX столетия А. И. Воейковым, который назвал его «большой осью материка». Она проходит по линии Кызыл–Уральск–Саратов–Харьков–Кишинев и т. д. Благодарные потомки назвали характеризующий феномен природы «осью Воейкова». Она служит ветроразделом на материке: к северу от нее дуют ветры с запада и юго-запада (значит, теплые, влажные, несущие осадки), к югу преобладают сухие и холодные северо-восточные и восточные ветры. Такое их направление; продиктовано характером движения воздушных потоков в антициклонах — из барического центра к его окраинам по часовой стрелке. В результате к северу от оси Воейкова располагаются черноземные разнотравные, а к югу — сухие каштаноземные дерновинно-злаковые степи.

Направленная ось высокого давления неоднозначна по своей многотысячекилометровой длине. Чем дальше от геометрического центра Сибирского антициклона, тем слабее становится его действие и тем сильнее сказывается противоборствующее влияние атлантических средиземно- и черноморских циклонов. Они смягчают сухой и морозный азиатский континентальный воздух теплыми и влажными климатическими компрессами, способствующими образованию облачности, выпадению осадков в виде дождя и мокрого снега и даже возникновению оттепелей. Визиты относительно теплых воздушных

масс с запада и юго-запада бывают ежегодно. Особенно часты они в Молдавии и Причерноморье, реже наблюдаются в Поволжье, совсем редки в Заповолжье и на Южном Урале. Чем устойчивее отрог высокого давления, тем бывает холоднее зима и меньше оттепелей. В Западной Сибири и Северном Казахстане оттепели — явление крайне редкое, а в Средней Сибири и Монголии — вообще небывалое.

Итак, зимой градиент континентальности в степной полосе Евразии находится под жесткой опекой Сибирского антициклона, диктующего, прежде всего, разницу температур от центра Азии к западной окраине континента. Средняя температура самого холодного месяца в году — января, составляющая в сухих степях на каштановых почвах Тувы -35°C , постепенно повышается к западу до -4°C в сухостепных районах Молдавии. Абсолютный минимум температур, достигающий в центральноазиатских сухих степях значения -50°C , к западной окраине континента снижается вдвое. Контрастность изменений последовательно уменьшается от центра степного луча к его оконечности. Так, разница в среднеянварских температурах, составляющая в центре материка 17°C на 20° долготы, к западу сокращается в геометрической прогрессии. Между поволжским и молдавским участками сухостепной полосы, отстоящими друг от друга на те же 20° по долготе, среднеянварские температуры различаются только на 6°C (табл. 2).

Таблица 2

**Изменчивость климатических показателей в сухих степях Евразии
по градиенту континентальности**

Параметр	Придунай- ская низ- менность	Причер- номорье	Повол- жье, Дон	Юж- ный Урал	Восточ- ный Ка- захстан	Хака- сия, Тува	Забай- калье	Приа- мурская равнина
Градусы вост. долготы	20–30	30–40	40–50	50–60	70–80	90–100	110–120	120–190
Средняя темпе- ратура, $^{\circ}\text{C}$:								
января	–4	–6	–10	–15	–18	–35	–28	–24
июля	23	23	25	22	21	18	20	21
Среднегодовая температура, $^{\circ}\text{C}$	9	7	5	3	1	–5,7	–2,7	–1
Среднегодовая амплитуда тем- ператур, $^{\circ}\text{C}$	27	29	35	37	39	53	48	45
Сумма темпера- тур выше 10°C	3600	3400	3100	2800	2350	1812	1940	2100
Длительность безморозного периода, дни	300	260	205	200	193	98	114	150
Сумма осадков за год, мм	412	330	325	300	235	215	306	450

Весной Сибирский антициклон ослабевает, а затем исчезает. На его месте устанавливается область очень низкого давления вследствие достаточно сильного прогревания земной поверхности и прилегающих слоев воздуха агрессивным «центральноазиатским» солнцем. Ось Воейкова сохраняется летом благодаря слабо выраженному отрогу высокого давления от другого барического максимума, расположенного в районе Азорских островов. Этот вяло бредущий по степям на восток морской воздух, не решая в целом проблему засушливости, все же поддерживает градиент континентальности в степной полосе Евразии благодаря более полноценному снабжению влагой западных степей по сравнению с внутриконтинентальными. Годовое количество осадков по линии сухих степей на темно-каштановых почвах неуклонно уменьшается с 412 мм в Молдавии до 215 мм в Туве. Разница на 80% складывается за счет дождей. При этом среднеиюльские температуры на различных долготных участках степной полосы Евразии отличаются даже в крайних точках всего на 5°C. Абсолютные максимумы температур на всем протяжении степного луча разнятся только на 9°C.

Тем не менее степные экосистемы в центре континента обеспечены теплом вдвое хуже, чем окраинные степи. Сумма температур выше 10°C растет от сухих степей Тувы к молдавским степям с 1900 до 3600°C, а среднегодовые температуры повышаются с -5,7 до +9°C. А ведь, казалось бы, внутриконтинентальные степи, сидя на голодном «дождевом пайке», могли бы выиграть в температурном отношении за счет экономии тепла, тратящегося на испарение. Однако этот выигрыш безнадежно гасится потерями в результате действия такого мощного фактора, как время пребывания степных экосистем в морозных «объятиях» Сибирского антициклона. Если внутриконтинентальным тувинским каштаноземным степям хозяин-антициклон отпускает на активную жизнедеятельность биоты около 100 безморозных дней, то их родственникам в Причерноморье — вдвое с половиной, а то и втрое больше (см. табл. 2).

Таким образом, имея после зимы приблизительно равные запасы драгоценной влаги в виде тающего снега, степные экосистемы одного и того же типа (сухие степи на темно-каштановых почвах) в разных частях градиента континентальности используют их с разной расторопностью. Окраинные степи очень рано весной сразу и эффективно схватывают влагу почвой и растительностью, тогда как внутриконтинентальные осваивают зимний дар запоздало и «вразвалочку», подолгу держа влагу на поверхности заледенелых почв, откуда она без пользы для экосистемы «скармливается» солнцу и буйным степным ветрам. Тем не менее, несмотря на столь явное весеннее отставание, внутриконтинентальные степные экосистемы за лето вдвое короче успевают догнать своих окраинных сестер и вызреть в такую же сухую степь на таких же темно-каштановых почвах.

Этот «фокус» объясняется особенностями сезонного хода выпадения летних осадков (рис. 6). На западной оконечности степного луча они выпадают весной и осенью. Летом же в Молдавии, Причерноморье, на Дону царит засуха, заставляющая степную биоту долго топтаться на месте в своем развитии. В Заволжье и Западном Казахстане распределение осадков более рав-

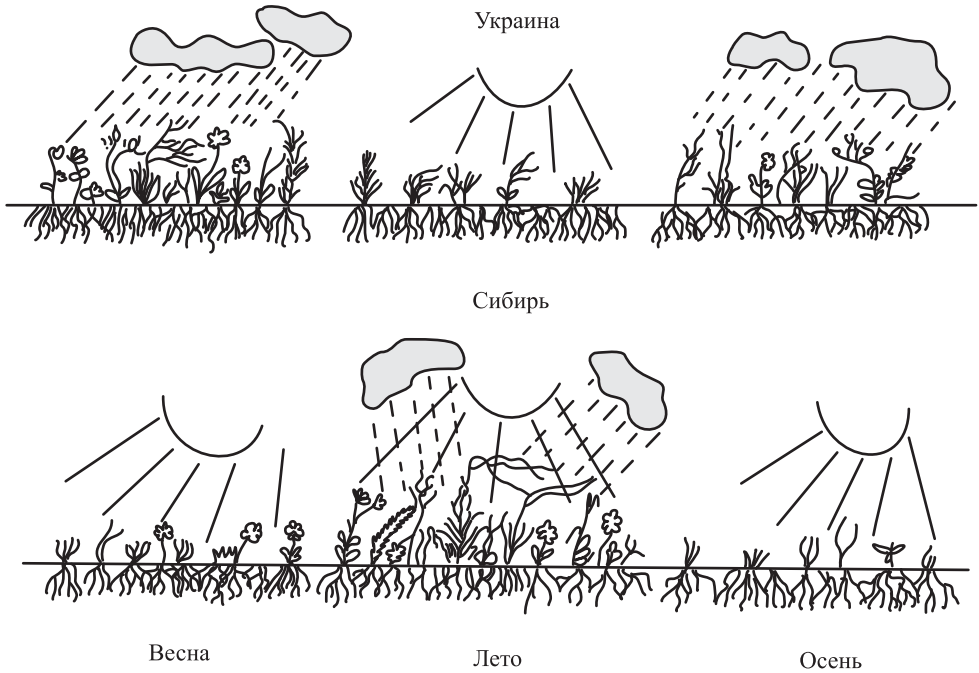


Рис. 6. Сезонная ритмика выпадения осадков на различных участках градиента континентальности.

номерное, но часто на равномерном фоне наблюдается усиленное выпадение дождей в середине лета. В центральных степных участках материка летний пик увлажнения на фоне засушливых и холодных весны и осени становится законом. Здесь дожди выпадают предельно интенсивно в течение 1–1,5 месяцев (в июле – августе). Поскольку в этот же период наблюдается и максимум тепла (а его здесь столько же, сколько на Украине), то степные организмы, пользуясь сказочно одновременным изобилием тепла и влаги, так разгоняют темпы своего индивидуального развития, что за рекордно короткий срок успевают догнать своих западных родственников и набрать вегетативную биомассу, необходимую для воспроизводства жизнеспособного фито- и зоопотомства. Немаловажным подспорьем для увеличения интенсивности фотосинтеза является продолжительность солнечного сияния, возрастающая к центру континента за счет ослабления циклонической деятельности. Например, в Западной Сибири она почти на 300 часов в год больше, чем в европейской части СССР.

Разумеется, градиентный диктат климата не оставляет «равнодушной» биоту степных экосистем. Растительность и животное население на разных меридиональных отрезках степного луча отличаются по составу и числу видов, характеру размещения в экосистеме, ритмам функционирования и т. п. Даже король степи ковыль представлен по градиенту континентальности разными видами: ковыль Крылова во Внутренней Азии, ковыли киргизский

и восточный в Казахстане, ковыль украинский на юге России и Украины. О других сочленах растительного сообщества и говорить не приходится. К тому же, на западной окраине континента разнообразие трав намного больше, чем в аскетичной Сибири. Например, в хакасских луговых степях растительный покров формируют 40–50, в западносибирских 55–80, а в восточноевропейских — более 200 видов трав. Еще резче эта разница видна при сравнении сухих каштаноземных степей, образованных в Хакасии 30–35 видами, а в Аскании-Нова на Украине — букетом из 150 представителей травяного мира.

Такое невыгодное для Сибири сравнение обычно приводит к трактовке внутриконтинентальных степей как бедных (седьмая вода на киселе) родственников европейских степных экосистем, обычно безоговорочно принимаемых за эталон. Между тем, такая евромания при внимательном рассмотрении выглядит не всегда оправданной. Например, относительно увлажненные луговые степи Тувы и Хакасии на 75–85% состоят из сугубо степных видов растений. В сухих степях этих территорий практически все виды являются отъявленными степняками. Чем дальше на запад, тем более эта аборигенная степная основа разбавляется луговым сочным разнотравьем. Уже в луговых степях Западной Сибири пришельцы-мезофиты составляют до 30% общего числа видов, конечно, в ущерб ксерофитам. В луговых степях под Курским степное достоинство этих экосистем и вовсе теряется доля ксерофитов сокращается до 5–12%. Недаром много лет велись споры: считать «курскую растительную аномалию», как ее называл В. В. Алехин, степью или лугом.

Мезофитное засилье в западных частях степной полосы является следствием большей влагообеспеченности этих территорий. Внутри континента, где влаги совсем мало, только ксерофиты, распластывающие корневую массу в поверхностном слое почвы, способны успешно сражаться за быстро ускользающую влагу. Весной они допускают к дележу таящего снега растения-эфемеры. В остальное время ксерофиты предпочитают располагаться в степи просторно, имея вокруг дерновин свободное пространство, где нет соперников-влаголюбов*. Ближе к окраине материка количество осадков возрастает, и часть влаги успевает просочиться в глубь почвы. Вот ее-то и догоняют растения-мезофиты своей более глубокой, чем у ксерофитов, корневой системой.

Такая «раскладка» состава растительности по характеризующему градиенту степей вызывает существенную перестройку всей экосистемы. Во-первых, общие запасы фитомассы от центра континента к западу сокращаются с 42 до 26 т/га. То, что при этом надземная фитомасса все-таки увеличивается с 1,7 до 2 т/га, логично вытекает из

* Фактически, просторно расположены только надземные органы растений, тогда как их корневые системы в степи, как правило, сомкнуты, а в более влажных условиях и переплетены. Чем меньше влагообеспеченность, тем большую площадь должна покрывать корневая система растения для получения того же количества влаги. И тем менее растения терпимы к перекрытию корневых систем с соседями по сообществу — ведь количество влаги, которое корни могут извлечь из единицы поверхности, тем меньше, чем засушливей условия. Поэтому видимое возрастание разреженности растительного покрова, наблюдающееся при движении от луговых степей к опустыненным, отражает, главным образом, растущий средний диаметр корневых систем в степном фитоценозе и снижение перекрытия этих корневых систем.

характера смены растительности, которая становится разнообразнее, сочнее, гуще и выше ростом. А вот сокращение подземной массы чуть ли не вдвое говорит о том, что «лес кверху ногами» на западной оконечности степного луча чувствует себя много хуже, чем в центре континента. Уменьшение подземного запаса, спасающего степную экосистему от климатических «заскоков», столь типичных для аридных ландшафтов, свидетельствует об ослаблении устойчивости степных экосистем по мере удаления от центра материка. Недаром пресловутый вопрос: «лес ли наступает на степь или наоборот», владевший умами ландшафтоведов и геоботаников добрую сотню лет, дебатировался, главным образом, на примере именно европейских степей, где влаголюбивое, но «слабохарактерное» разнотравье легко может впустить лес на степную территорию. Где-нибудь в четырехзлаковых хакасских степях такой вопрос встать остро не мог, ибо вцепившиеся в поверхностные слои почвы, жадные до дефицитной влаги, торчащие на одном месте более 100 лет дерновины злаков начисто исключают возможность укоренения древесных пород. Более влажный и теплый западный климат, очень удобный и приятный для эколога, вовсе не удобен для степной экосистемы. Потерями подземной фитомассы «страдания» удаленных от центра континента степей не ограничиваются. Оказывается, что к западу основательно увеличивается запас мертвого органического вещества — ветоши и подстилки (с 1,6 до 3,7 т/га). Раз увеличивается количество мертвого органического вещества, значит, замедлен процесс его разложения. Следовательно, машина биологического круговорота веществ в каких-то звеньях дает сбой, и почва недополучает летом значительное количество органических веществ (рис. 7).

Анализ животного населения и микрофлоры степных почв помогает в какой-то мере уяснить слабые места круговоротного механизма. Прежде всего обращает на себя внимание, что среди животных, как и среди растений, ксерофилы по градиенту континентальности к западу замещаются мезофилами. Это явственно проступает при сравнении хорошо изученного животного населения луговых степей Барабы в Западной Сибири и Центрально-Черноземного заповедника. Например, бросается в глаза убыль от центра

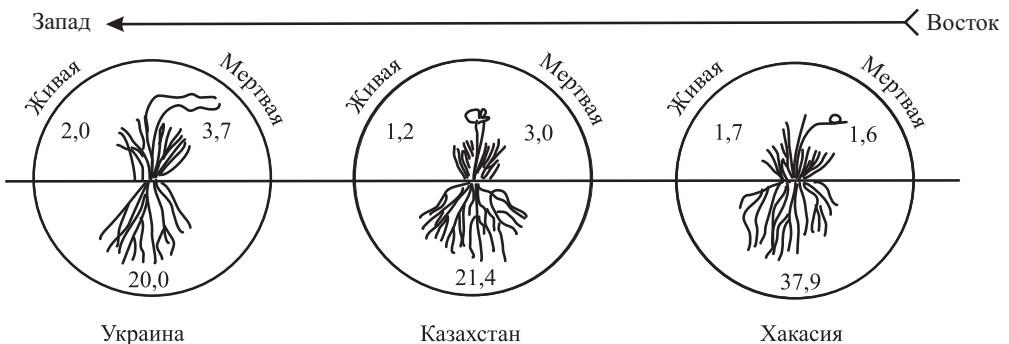


Рис. 7. Структура фитомассы степных экосистем на различных участках градиента континентальности.

континента на запад по степям выдающихся представителей подстилочного зоокомплекса — жуков-чернотелок.

Количество этих преобразователей подстилки падает по градиенту континентальности в 2–3 раза. В Туве их находят до 25 экземпляров личинок и до 20 экземпляров имаго на 1 м². В степях Украины число личинок сокращается до 5–8, а имаго — до 1–2 экземпляров на 1 м². За этими цифрами кроются большие потери для экосистемы. Дело в том, что эти жуки в сибирских степях берут на себя 20–30%-ю долю участия в процессе разложения подстилки. Обрабатывают ее чернотелки очень добросовестно и, главное, разносторонне. Они ее поедают, перерабатывают в кишечнике и, обогащенную витаминами, возвращают частично на поверхность почвы в виде экскрементов, на благо целлюлозоразрушающей микрофлоре. Последняя на богатых харчах увеличивается в числе на 1–2 порядка и принимается за разрушение оболочек растительных клеток с утроенной энергией.

Едят чернотелки крайне неаккуратно, оставляя после себя большое количество огрызков. В итоге увеличивается объем подстилочного субстрата и, следовательно, количество «жилплощади» для микрофлоры. Наконец, присутствие чернотелок в подстилке приводит к резким биохимическим изменениям в той ее части, которая осталась не съеденной жуками. В ней сильно убывает запас гумуса, который при косвенном влиянии чернотелок преобразуется в подвижные формы, легко вымываемые из подстилки дождями. Вот всего этого комплекса благих воздействий чернотелок на мертвые растительные остатки и не хватает западным степям для ускоренного процесса разложения ветоши и подстилки до минеральных элементов. Убывает от центра континента к западу и количество саранчовых, тоже оказывающих существенное влияние на ветошную часть надземной фитомассы.

Не менее значительные изменения происходят по градиенту континентальности и в подземной сфере степных экосистем. Здесь наибольшее внимание обращает на себя увеличение в западном направлении численности олигохет, и прежде всего дождевых червей (рис. 8). В сибирских степях обнаружить дождевого червя — это все равно, что австралийского аборигена встретить. Червей нет не то что в сухих, но даже и в луговых степях. Зато в европейских сухих степях их находят до 12 экземпляров на 1 м². В луговых степях они просто-таки кишат в почве (114 экз./м²). Дождевые черви относятся, в противоположность чернотелкам-минерализаторам, к организмам — производителям гумуса. Значит, при ослабленных процессах минерализации дело гумификации в европейских степях поставлено хорошо!

Подтверждением тому же является и состав микрофлоры (рис. 9). От казахстанских степей к европейским убывает число актиномицетов, специализирующихся на поздних стадиях разложения органического вещества, т. е. склонных к минерализации, и возрастает число неспоронных бактерий, активных на начальных этапах процесса разложения. Такая раскладка вполне соответствует характеру изменения сезонной климатической ритмики по градиенту континентальности. Именно ранняя нежаркая и влажная весна в европейских степях — рай для «чувствительных» микроорганизмов-неспоронсов. Они и активны-то как раз в весеннее время. А вот для менее придир-

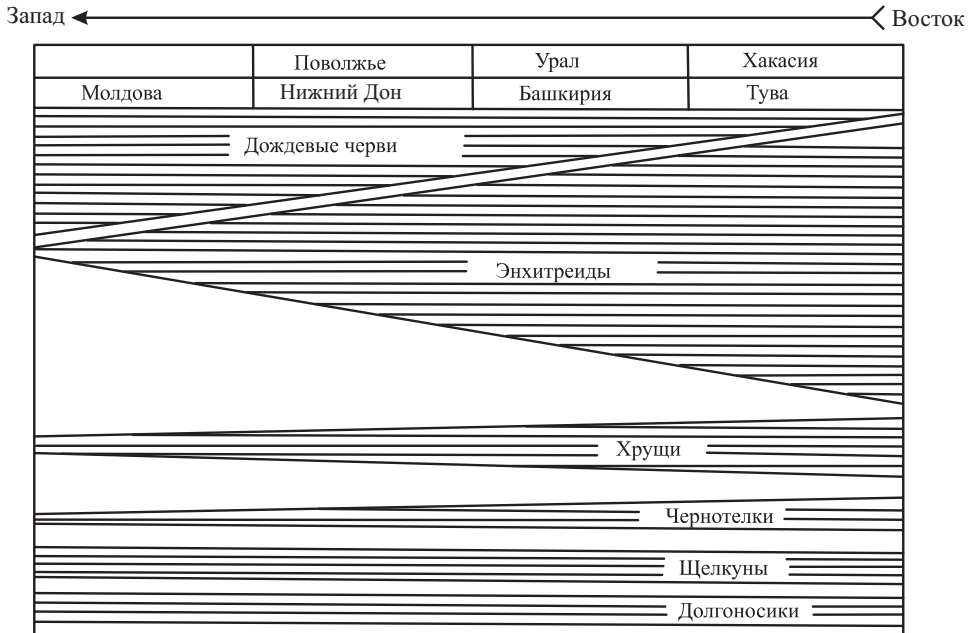


Рис. 8. Клинальное изменение численности различных групп почвенных беспозвоночных по градиенту континентальности.

чивых к высоким температурам актиномицетов больше подходит сибирское лето с его коротким, но полнокровным сочетанием оптимальных тепла и влаги. Отношение количеств микроорганизмов, растущих на минеральных и органических средах (КАА/МПА), в европейских степях намного уже, чем в казахстанских и сибирских. Это еще одно доказательство доминирования в европейских степных экосистемах процесса гумификации растительных остатков над процессом их минерализации в ходе биологического круговорота.

Такое свойство является видимой причиной очерноземливания степных почв в направлении от центра материка к его западной окраине. Оно проявляется в постепенном уменьшении к западу площадей, занимаемых почвами светло-каштанового подтипа, в увеличении контуров черноземов и значительном заглаблении гумусового горизонта. В темно-каштановых почвах от Хакасии до Причерноморья мощность гумусового слоя возрастает с 20 до 60, в южных черноземах — с 30 до 70, а в обыкновенных — с 60 до 80 см. Крайним выражением этого процесса можно считать появление сугубо западного подтипа почв: мощных черноземов с гумусовым горизонтом более 100 см. Все это — логическое следствие, с одной стороны, роста от центра к окраине континента суммы годовых осадков, а с ними и возможности для нисходящего транспорта гумусовых веществ вниз по почвенному профилю, а с другой — работы организмов-гумификаторов.

Однако и обогащение гумусом не проходит без накладки. Опять, в который уже раз, хваленые европейские степи оказываются с изъяном по срав-

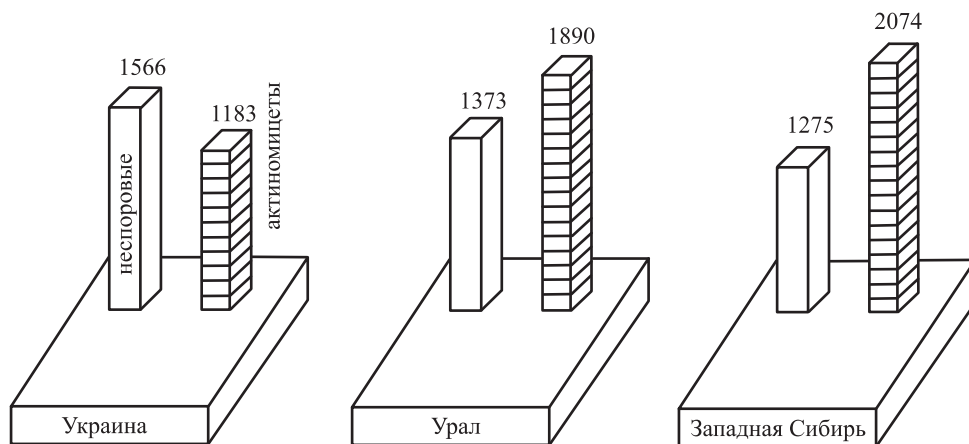


Рис. 9. Соотношение различных групп микроорганизмов на различных участках градиента континентальности.

нению со своими центральноазиатскими аналогами. Рассредоточение гумусового «золотого запаса» по вертикальному почвенному профилю приводит к уменьшению концентрации гумуса в аккумулятивном, самом важном для экосистемы, горизонте. Эта картина прослеживается на многих подтипах, но особенно наглядна в южных черноземах, теряющих от Хакасии до Молдавии около половины гумусового резерва из верхнего горизонта. К северу и югу от линии южных черноземов, проходящей почти точно по оси Воейкова, этот процесс ослабевает.

Таким образом, изменчивость степных экосистем по градиенту континентальности в Евразии от центра материка к его западной окраине достигает не меньших значений, чем по широтно-зональному градиенту. Даже в тех экосистемах, которым широтная зональность «предписала иметь» один тип почвы, растительности и животного населения, градиент континентальности производит сильную корректировку многих особенностей.

Рассмотренный градиент континентальности не является уникальным явлением на планете. От центра Евразии к тихоокеанскому побережью прослеживается похожий ряд изменений.

В степях Северной Америки градиент континентальности выражен еще резче. Он сильнее, чем северо-южный, действует на характер и конфигурацию природных зон. Этому способствует форма Американского континента, сплюснутого, в отличие от Евразийского, в западно-восточном направлении. Степи, располагающиеся в глубине континента между 54 и 35° с. ш., находятся в то же время между двумя центрами устойчивого атмосферного давления: континентальным максимумом в районе Мексиканского нагорья и океаническим минимумом в Северной Атлантике.

«Чистоту» возникающего градиента континентальности обеспечивает горная цепь заоблачных Кордильер, надежно отрезающая тихоокеанским воздушным массам путь на восток. Североамериканский степной градиент

континентальности, начинающийся от восточного подножия Кордильер, тянется к восточному побережью этого материка на тысячу километров. По градиенту последовательно сменяют друг друга четыре подзоны степей, или прерий, как их здесь называют. Начинают этот ряд внутриконтинентальные плотно-дерновинные низкотравные прерии, получающие около 400 мм осадков в год, т. е. величину, на которой «выдыхаются» степные ландшафты Евразии. Далее к востоку последовательно сменяют друг друга смешанная, высокотравная и луговая прерии. Последняя лежит в области, получающей до 1000 мм осадков в год! Американский степной ряд континентальности, как бы продолжающий евразийский, дает возможность проследить, куда заводит степи эволюционная судьба при искушении избытком влаги.

Низкотравные прерии, живущие на вполне приличном, по европейским меркам, водном пайке, составлены главным образом мелкодерновинными злаками — травой Грамма и бизоновой травой. Разнотравья почти нет. Выходит, что европейские западные степи на тех же запасах влаги оказались куда менее устойчивыми перед конкурентным напором луговых мезофитов. Сказалось, видимо, крайнее положение на градиенте континентальности. Американские сухие прерии, лежащие вдали от побережья, несмотря на относительное климатическое благополучие, имеют кроме видовой скромности и низкорослости еще ряд признаков, сближающих их с евразийскими внутриконтинентальными сухими степями. Это такие же малые запасы зеленой фитомассы (0,9–1,3 т/га, сравните: в Хакасии — 1,7 т/га), подстилки и ветоши (1,8 т/га, ср. 1,65 т/га), а также небольшой общий надземный фитозапас (2,7 т/га, ср. в Хакасии 3,6 т/га). Близки отношения зеленой массы и подземных органов растений (1 : 20). Похожи и почвы, относящиеся в обоих случаях к каштановому типу, со сходным строением почвенного профиля. Гумусовая зона почв низкотравных американских прерий очень компактна. Ее вертикальная протяженность, как и в Сибири, всего 30–40 см, далее начинается горизонт аккумуляции карбонатов. В этой узкой гумусовой полосе устраивается на жительство основная масса корней. Ниже ловить влагу бесполезно. Она туда не доходит из-за высокой испаряемости при среднеиюльских температурах 22–25°С и среднегодовой +8°С. Концентрация гумуса в корневой зоне (3–3,5%) достаточна для обеспечения стабильного резерва минеральных элементов питания растений. Итак, все экосистемное хозяйство низкотравной прерии, как и в сибирских степях, организовано строго, компактно, без излишеств.

Однако, вопреки положению на градиенте континентальности, абсолютные климатические факторы, и прежде всего увлажнение, все же накладывают свой отпечаток на организацию низкотравных прерий. По запасу подземных органов растений (18–19 т/га) и общей фитомассы (22–26 т/га) они близки к крайним сухим степям Европы, тоже получающим около 400 мм осадков в год.

К востоку по американскому градиенту континентальности происходит, в принципе, то же, что по евразийским. Климат становится все влажнее и теплее. Растительность реагирует на это введением в свой состав мощных крупнодерновинных злаков и разнотравья. К ним, прежде всего, относится боро-

дач, у которого длина листьев 30–40 см, а генеративные побеги 50–100 см, а также ковыли, пыреи, тонконоги. В высокотравных прериях, получающих уже около 700 мм осадков, высота травостоя составляет 50 см. В результате запас надземной фитомассы возрастает по сравнению с низкотравными прериями в 3 раза (до 9,2 т/га)¹³. И опять уже знакомые нам европейские воспоминания: рост зеленой фитомассы и резкое увеличение мертвых растительных остатков ветоши и подстилки (от сухих прерий к луговым) с 1,82 до 6,15 т/га. Значит, и в Америке увеличение количества получаемой экосистемой влаги задерживает процесс разложения органических остатков.

Обилие разнотравья и проницаемость почв на большую глубину летними осадками привели к естественному отбору в высокотравной прерии растений с глубоко укореняющейся корневой системой. Проникновению корней вглубь способствует промытость почв от карбонатов. Горизонт известковых выделений здесь начинается лишь с 50–60 см. Получившая пространственную свободу и подкрепление в виде бородача и других глубокопочвенных растений корневая масса, как и в Европе, ведет себя по отношению к этим факторам, увы, «пренебрежительно». Ее количество не возрастает, а даже убывает по сравнению с низкотравными прериями с 19,4 до 17,4 т/га. Концентрация гумуса в почве, правда, увеличивается, но крайне незначительно и составляет всего 3–5%.

Еще далее на восток в луговых прериях почвы увлажнены до уровня грунтовых вод, поэтому горизонт известковых выделений здесь вообще отсутствует. Это позволяет корневой системе таких злаков, как бородач, проникать еще дальше в грунт. Разнотравье становится в этих экосистемах мощной силой, обеспечивающей высокий (более 120 см) и сомкнутый травостой. Вместе с обилием растительных остатков увеличивается и число животных-гумификаторов. Американский эколог Кертис даже считает, что верхние 60 см почв луговых прерий — бруниземов — каждые 100 лет полностью перерабатываются муравьями, дождевыми червями и грызунами^{14*}.

* В евразийских степях почвенные беспозвоночные и норные грызуны делают такую же работу. В норме, видимо, практически весь поверхностный слой степной почвы перелопачивается за несколько десятилетий и практически вся дневная поверхность почвы представляет собой разновозрастные выбросы земли из нор. Например, в местах обитания слепыша или цокора только заметными (то есть относительно свежими — до 5–7 лет) выбросами земли бывает покрыто до четверти всей поверхности, а объем ежегодных выбросов у слепыша от 7–10 до 13 м³/га, у цокора даже до 20 м³/га. Чтобы покрыть условный гектар слоем выброшенной этими зверьками земли толщиной 5 см требуется от 25 до 70 лет — пустяковый срок для жизни экосистемы. И это еще без учета того, что на любом степном участке рытьем занимается не один вид грызунов. Свежие (текущего года) выбросы слепушонки покрывают около четверти и даже до трети поверхности — значит, колония слепушонки способна полностью обновить поверхность почвы и всего за несколько лет. Выбросы сурков и сусликов по объему не меньше, но размещаются более компактно и занимают обычно 5–10% поверхности, зато формируют на ней заметный микрорельеф, способный сохраняться многие десятилетия даже после исчезновения самих зверей.

¹³ Данные американских авторов по А. А. Титляновой (1977).

¹⁴ По С. Боулу, Ф. Хоулу и Р. Мак-Крекену (1977).

Таким образом, американский градиент континентальности по всем основным признакам схож с европейским. И тут и там от центров материков к их окраинам степные экосистемы многое приобретают, но, обогащаясь новыми элементами, все больше теряют от степей. Внутриконтинентальные степи — это предельно строгие «собранные» экосистемы с мощной концентрацией вещества и энергии в пространстве и во времени, рассчитанной на один, но сильный яркий взрыв, решающий единым махом все крутоворотные проблемы. К окраине континентов видовой состав растительности и животного населения все более пополняется чуждыми степному духу новобранцами, изнеженными теплыми зимами и обильной влагой. Они придают окраинным степям черты, впечатляющие экологоромантика, — красоту, броскость.

* Фактически, до начала XX века гумус использовался как возобновляемый ресурс — в режиме, известном под названием степного перелога. Вновь распаханнные участки среди степной целины засеивались обычно не более пяти лет подряд, после чего оставлялись в залежь и оставались неиспользуемыми 10–15 лет и более, после чего вновь на несколько лет вводились в распашку и затем вновь забрасывались. Поля были относительно небольшими по площади и не преобладали в ландшафте. В таких условиях за время нахождения в залежи на них успевала восстановиться вторично-степная экосистема и запасы гумуса восполнялись в характерной для степных почв форме (хотя обычно не достигая исходного уровня). Ситуация полностью изменилась с переходом к современным интенсивным технологиям земледелия, при которых пашня используется постоянно, перерывы в распашке (оставление поля под пар) не превышают 1–2 года за 10 лет, а формирование вторичных степей на месте пашни возможно только в случае экстраординарного нарушения технологического процесса (как это произошло после распада советской системы сельского хозяйства в начале 1990-х годов). Плодородие почв при этом поддерживается искусственно — внесением минеральных и органических удобрений и мелиорантов. Даже в лучшем варианте такого использования запасы гумуса только убывают. Например, черноземы европейской части России за 100 лет в распашке потеряли, в среднем, половину исходного содержания гумуса.

Однако их появление не помогает решить те новые проблемы, которые ставят в тупик непривычных к климатической роскоши аскетов-степняков. В результате, по мере удаления от оптимального местоположения, степи производят больше зеленой массы, но не могут ее быстро минерализовать; теряют корневую массу, но при этом все-таки заплывают книзу гумусом, для дальнейшей трансформации которого не хватает, по-видимому, гетеротрофов-минерализаторов. Вот это-то оказалось как нельзя более кстати человеку, который пользуется гумусом как полезным ископаемым и энергично его расходует, распашав степи и засеяв их зерновыми монокультурами*.

Все-таки следует не забывать о разнице между окраинными экосистемами, обладающими гумусовыми излишками, и внутриконтинентальными степями, у которых гумусовый резерв не так уж велик.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПО ВЫСОТНО-ПОЯСНОМУ ГРАДИЕНТУ

Длинная степная лента, опоясывающая Северное полушарие, нет-нет да и прерывается мощными горными поднятиями Карпат, Тянь-Шаня, Алтая, Саян и т. п. Они сыграли немалую роль в истории степного ландшафта. Здесь степи спасались в суровую эпоху оледенения. В горах находятся «фабрики» новых видов степных организмов. И горы формируют тот третий экологический градиент, на котором упражняются в гибкости степные экосистемы, обычно занимающие территории с высотами до 3000 м над уровнем моря*.

Примером может служить высотно-поясной градиент степей в горах Алтая. Эта страна выделяется среди других горных систем своим положением в центре континента и отменной высотой (более 4000 м над ур. моря).

Степи взбираются на Алтай постепенно (рис. 10, табл. 3). У его северного подножия на подгорной холмистой равнине с высотами 300–600 м привольно раскинулись луговые предалтайские степи. Этот остров разнотравья, мятликов и тимофеевок среди сухостепной полосы возник благодаря влагоаккумулятивной роли Алтая. В результате экосистемы его северного подножия буквально купаются в осадках. Их здесь более 600 мм/год. Тут Азия догоняет Америку. Летом выпадает только половина годовой суммы осадков, поэтому зимой предалтайские степи укутаны толстым снежным одеялом, спасающим почву от сильного промерзания. Среднегодовые температуры верхнего горизонта почв плюсовые и составляют около 6°C. Безморозный период длится 100 дней.

* В высоких горах Внутренней и Центральной Азии степной пояс поднимается до 4600 м над ур. моря (на Тибете, до 3700 м на Тянь-Шане) а отдельные участки криофитных степей встречаются даже выше.



Рис. 10. Схема высотной поясности на Алтае.

Таблица 3

**Изменчивость экосистемных параметров в степях Алтая
по высотно-поясному градиенту**

Параметр	Луговая	Засушливая	Сухая	Опустыненная
Климат				
Средняя температура, °С				
июля	17,5	15,4	14,2	13,8
января	-19,7	-23,3	-25,4	-32,1
годовая	-0,3	-1,9	-4,2	-6,7
Абсолютный минимум	-45	-46	-50	-55
Длительность безморозного периода, дни	95	95	70	62
Сумма осадков, мм:				
годовая	826	461	317	110
май–сентябрь	454	321	221	83
Почвы				
Среднегодовая температура, °С	6,1	3,8	1	-1
Концентрация гумуса, %	7,2–12	3,9–6,1	3,2–6,0	1,5–1,6
Запас гумуса, т/га	548,6	314,0	79,8	65,8
Отношение ГК/ФК	1,8	1,4	0,7	0,7
Фитомасса, т/га				
Подземная	20,1	24,7	23,3	21,3
Надземная без подстилки	4,0	Н. д.	0,4	0,2
Общая	31,5*	»	23,7	21,5

* С подстилкой.

Как обычно в подобных ситуациях, растительный покров степей, конечно же, откликается на лишнюю влагу мощным развитием фотосинтезирующей части. Запасы зеленой фитомассы достигают здесь 4 т/га. Это больше, чем в луговой (всеми обожаемой) степи под Курском. Однако корневая масса, составляющая в предалтайских степях стандартные 20 т/га, остается равнодушной к избытку влаги. Так было и в других аналогичных случаях. Общая фитомасса в целом находится на уровне луговой степи (31,5 т/га). Обилие глубоко укореняющегося разнотравья, как обычно в луговых степях, способствует заглублению гумусового горизонта до 80 см. Концентрация гумуса в поверхностном горизонте подстилающих предалтайские степи обыкновенных и выщелоченных черноземов равна 7–12%, а его запасы в метровом слое достигают 500–600 т/га. Об усиленной гумификации растительных остатков свидетельствуют и отношение ГК/ФК, равное 1,8, и обилие дождевых червей, и узкое отношение количеств микроорганизмов, растущих на КАА и МПА.

На высоты около 1000 м степи проникают ограниченными по площади массивами, «устраиваясь» на поселение в небольших уютных межгорных кот-

ловинах Центрального Алтая: Канской, Абайской, Теньгинской, Уймонской и др. Здесь среднегодовая температура, в связи с подъемом вверх по градиенту высоты, составляет $-1,9^{\circ}\text{C}$, зимние морозы сильнее, а лето чуть прохладней, чем в предалтайских степях. Осадков выпадает 400–500 мм/год, из них 70% — летом. В этих условиях, в целом стандартных для настоящих или засушливых степей, таковые и складываются со всеми присущими им фито- и зооатрибутами. Корневого запаса в 24,7 т/га, 14 экземпляров дождевых червей и 40 особей сапрофагов-хрущей на 1 м² хватает для формирования черноземов с концентрацией гумуса 4–6% и его запасом в 300–350 т/га. Уменьшение гумусового запаса, по сравнению с предыдущими степями, вполне совпадает с сокращением численности дождевых червей и активизацией микрофлоры, склонной к минерализации органики, например актиномицетов. Отношение КАА/МПА увеличивается почти вдвое.

Следующую площадку на алтайской «лестнице» образует Курайская котловина, занятая сухими степями на каштановых почвах (1500 м над ур. моря). Здесь условия существования гораздо суровее, чем в Уймонской котловине. При среднегодовой температуре $-4,2^{\circ}\text{C}$ и морозах, достигающих -50°C , до настоящих степей «не разбежишься». Уменьшение количества осадков до 250–300 мм/год и их концентрированное выпадение летом (70%) окончательно лишают зиму снежного довольствия, а степные экосистемы — весенней влагозарядки от тающего снега. Поэтому в Курайской котловине и формируются степи сухого типа. В них, как и в степях Хакасии, весной и осенью прохладно и сухо, во славу короткого, но яркого летнего буйства биоты.

В Курайской степи безморозный период длится всего 70 дней, в которые вполне укладываются вегетация растений и жизненные циклы животных. При надземной фитомассе 0,4 т/га (без подстилки) характеризуемая степь каким-то непостижимым образом создает на один гектар все те же двадцать с небольшим тонн подземной фитомассы. А вот количество гумуса с этого стандартного для степных экосистем корневого запаса в курайских каштановых почвах вчетверо меньше, чем в уймонских черноземах (79,8 т/га). Хочешь — не хочешь, а приходится опять ставить вопрос о его усиленной минерализации. Об этом говорит и очень широкое отношение КАА/МПА (4,0), и резкое снижение численности животных-гумификаторов в почве. Дождевые черви совсем исчезают, а вот доля чернотелок-минерализаторов существенно возрастает. Численность их личинок в почве составляет 6–10 экз./м². Концентрация имаго в подстилке может местами достигать 27 экз./м². В связи с нехваткой влаги растет число животных-фитофагов — личинок щелкунов и долгоносиков. Их в 2–5 раз больше, чем в Уймонской котловине. Состав гумуса в почве также свидетельствует о его предрасположенности к трансформации, ибо отношение ГК/ФК составляет величину меньше 1 (0,7) (см. табл. 3).

Высоту 1750 м на Алтае покоряют только опустыненные степи, пробравшиеся в очень сухую и холодную Чуйскую котловину*. Осадков здесь выпадает всего 110 мм/год. Хорошо еще, что 75% их коли-

* Еще выше поднимаются криофитные горные степи, образующие целый пояс на хребтах, окружающих Чуйскую котловину.

чества приходится на лето, которое лишь немного холоднее, чем в Курайской и Уймонской котловинах. Зато уж зима в Чуйской степи — тундре не пожелаешь! Зимние осадки настолько ничтожны, что их иной раз едва хватает, чтобы перемять поземку по поверхности почвы. Ни о какой весенней влагозарядке почвы говорить уже не приходится*.

* Даже если снега зимой выпало относительно немало, на этих высотах он так интенсивно испаряется под высокогорным солнышком, щедрым на ультрафиолетовое излучение, что пока температура повысится достаточно для таяния (а это здесь бывает в мае), от снежного покрова остаются одни ошметки.

Морозы, достигающие -55°C , промораживают чуйские светло-каштановые почвы, что называется, до костей. А «костей» в этой почве хватает, ибо вся она чуть ли не с поверхности забита обломками коренных

пород, по-почвоведчески — скелетом. Среднегодовая температура такой почвы отрицательна (-1°C).

Растительность опустыненной степи не рискует далеко отрываться от поверхности почвы, аккумулирующей летом наибольшее количество тепла. Надземная фитомасса (зеленые побеги и ветошь), составляющая всего 0,2 т/га, поднимается над поверхностью почвы всего на 5–20 см. Мелкие дернинки растений стоят далеко друг от друга, держа каждая под строгим контролем свою «охранную» зону, необходимую для обеспечения себя влагой. В Чуйской степи малейшая оплошность в обеспечении водой карается смертью, а любой источник влаги ценится «на вес золота». Если случайно гибнет крупная особь саранчи, на ее труп мгновенно набрасываются не только отъявленные хищники, но даже фитофаги. Их привлекает вода, содержащаяся в теле новопреставленного. Достаточно бросить в Чуйской степи ватку, смоченную водой, как ее облепляют насекомые.

Так же внимательны к воде растения. Vegetация начинается поздно, когда приходит время дождей, а кончается рано, вместе с ними. Крайне короток и безморозный период (62 дня). При таких сжатых сроках, отпущенных пустынно-степным организмам на жизнедеятельность, только успевай поворачиваться с вегетацией и жизненными циклами. И ведь успевают! Тому свидетельство — запас подземной фитомассы в чуйской светло-каштановой почве, равный 21,3 т/га. Это, конечно, поменьше, чем во внутриконтинентальных равнинных степях, но вполне на уровне европейских сухостепных экосистем, живущих в климатическом благополучии. Большая корневая масса, видимо, позволяет Чуйской опустыненной степи всегда «иметь под рукой» запас органического вещества в расчете на изменение климатической ситуации.

А вот запас необоротного гумуса в Чуйской степи совсем невелик — всего 66 т/га. Да и концентрация его мала — 1,6%. Видимо, при климатических крайностях и до предела сжатых сроках жизненных циклов степных организмов экосистеме не до запаса. Почти все образующиеся ресурсы тут же пускаются в оборот. Подтверждением служит обилие актиномицетов, завершающих процесс микробиального разложения органических остатков, и большая активность животных-минерализаторов. В Чуйской степи жуки-чернотелки, весьма способствующие процессам минерализации органических остатков, при небольшой численности достигают очень высокой дина-

мической плотности за счет большой подвижности. Это означает, что один и тот же жук в течение суток может много раз обслужить конкретный участок степи. В шесть ловушек общей площадью 0,5 м² за четверо суток попадает более 300 экземпляров чернотелок. В Казахстане эта цифра втрое-вчетверо ниже. Свежая фитомасса потребляется в Чуйской степи многочисленными саранчовыми насекомыми, которые в погоне за водой едят много, но большую часть съеденного не усваивают, а отдают обратно экосистеме в виде экскрементов. На этих богатых витаминами «удобрениях» размножается целлюлозоразрушающая микрофлора. Вспомним, что экскременты чернотелок производят тот же эффект. Эти факторы, по-видимому, могут быть теми катализаторами, которые помогают пустынно-степной экосистеме ускорять ход биотического круговорота.

Отчаянные алтайские степи, не испугавшиеся суровости Чуйской котловины, поднимаются до 2600 м. Очень своеобразные тундростепи размещаются на высокогорном алтайском плато Укок, где условия жизни еще тяжелее, чем в Чуйской котловине. Кривофитные тундростепи плато Укок сочетают в себе и степные, и тундровые элементы. (Ох уж эта азиатская неумеренность!) Зато такая гибридная экосистема имеет «запчасти» применительно и к большой сухости, и к низким температурам. «Документом», подтверждающим степное гражданство вышеупомянутых подозрительных экосистем, могут служить обильные здесь жуки-чернотелки родов пентикус и платиносцелис.

Таким образом, рассмотренный градиент степей показал, что эти экосистемы обладают необыкновенной выносливостью, которая позволяет им подняться высоко в горы. Более того, с подъемом вверх качество степей почти не страдает (исключая высокогорные варианты). Вот только «гумусовая стоимость» высокого качества становится все дороже. Степные экосистемы, шагая вверх по высотно-поясному градиенту, сокращают фотосинтезирующую массу, сохраняя неизменным запас подземной фитомассы. Однако даже при таком обилии сырья гумус все-таки не накапливается, что, видимо, связано с доминированием процессов его минерализации над процессами гумификации растительных остатков.

ПРОЧИЕ СТЕПНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Среди степных экосистем встречаются и такие, которые совсем «отбились» от главного их массива в умеренных широтах Северного полушария. К этим «заблудшим овцам» относятся, с одной стороны, степи субтропического пояса Южного полушария Земли, а с другой — приполярные степи Северной Якутии.

Североякутские степи встречаются отдельными пятнами площадью 0,5–1,5 га среди горной тайги и тундры, располагаясь на крутых каменистых склонах южной экспозиции. Местные жители называют их «елоканами», или просто «яйцами». Такие степные участки блеклыми крапинами разбрызганы по темно-зеленому таежному фону Восточной Сибири, начиная от хребта Хамар-Дабан и кончая полюсом холода на Яно-Индибирском нагорье. А ведь там среднегодовая температура равна –15,7°С, а сумма температур выше 10°С составляет всего 1100–1200°С.

Игривая эволюционная судьба забросила степи в такое жуткое место около 15 тысяч лет назад, в одну из ксеротермических межледниковых эпох плейстоценового времени. Тогда степи даурско-монгольского облика, характерные и в наше время для юга Восточной Сибири, были распространены гораздо шире и проникали на север до Чукотки. Там сейчас находят ископаемые остатки степных животных. Наступившее в голоцене общее похолодание привело к постепенному формированию лесного и тундрового ландшафтов на всем пространстве Якутии. Только крутые сухие и хорошо пригревшиеся на солнышке откосы южных румбов оказались неподвластными всеобщему климатическому приказу к облесению. Обилие солнца, долго держащие тепло камни, сухость почвы позволили степным экосистемам выжить здесь, несмотря ни на что, и удостоиться за это долготерпение почетного звания «реликт».

Конечно, выживание прошло не без потерь! Североякутские степи сильно обеднены по числу видов растений в сравнении с нынешними более южными даурско-монгольскими степями. Беднее и животное население. В яно-индигирских елоканах в изобилии встречаются некоторые степные виды жуужелиц, клопов и других насекомых, жмущихся к тепленькой поверхности почвы, но отсутствуют представители степной элиты — чернотелки. Почвы елоканов, по мнению сибирского почвовед В. И. Волковинцера, похожи на таковые в сухих каштаноземных степях гор южной Сибири.

Степень изученности характеризуемых приполярных степей мала*, поэтому их трудно сравнивать с эталонами. Тем не менее они являют собой пример в пользу точки зрения о необычайной холодоустойчивости степных экосистем.

* За прошедшие 30 лет знаний о приполярных степях изрядно прибавилось.

Южноамериканские пампы — другая крайность, подчеркивающая разносторонность степей в «выборе» места расположения. Аргентинские степи прижились в субтропическом поясе, и не где-нибудь, а в восточной приатлантической части континента, к северу и югу от реки Ла-Платы, между 31 и 39° ю. ш. и 57 и 59° в. д. Площадь этой территории составляет приблизительно 0,5 млн км². Географическое положение южноамериканского степного анклава поначалу удивляет. Вроде бы степям не полагается размещаться на океаническом побережье! Фактором, оправдывающим столь необычное местоположение, является приуроченность пампы к лессовым аллювиальным отложениям, которые и в других местах земного шара являются тем субстратом, на котором «воспитываются» степные экосистемы. Лессы чаще всего обязаны своим происхождением работе ветра и вод тающей кромки ледников. Поэтому они траурной каймой обрамляют то место, где кончалась жизнь ледовых щитов в эпохи покровных оледенений. Американская пампа, как и степные ландшафты южной оконечности Африки, Австралии и Новой Зеландии, лежит на удивление «прилежно» по оконечности ледников последней стадии плейстоценового оледенения 18-тысячелетней давности (рис. 11).

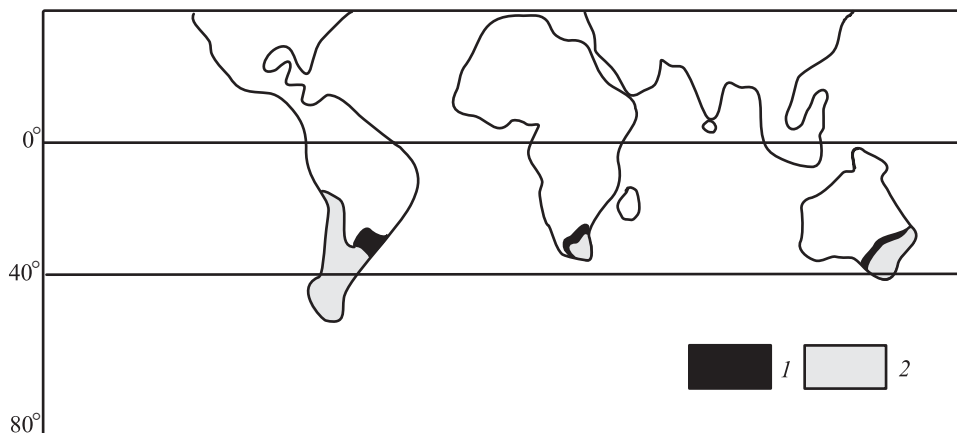


Рис. 11. Местоположение ледников 18-тысячелетней давности (палеорекострукция) и современных степей в Южном полушарии Земли.

1 – современные степи, 2 – покровные ледники.

Современная увязка южноамериканских степей с субтропическим положением может быть оправдана особенностями атмосферной циркуляции в этом районе. Пампа удивительно к месту, как шашлык на вертел, нанизана на барическую ось, соединяющую две разнозначные области устойчивого атмосферного давления. Серединное положение на оси – причина сезонности климата, качества совершенно обязательного для нормальной жизни степного ландшафта. Крайняя позиция на Южно-Американском материке является, по-видимому, также следствием «худощавости» этого континента. Несмотря на южное положение, пампа характеризуется теплой (10–16°C), но почти с ежегодными морозиками (до –5°C) зимой и жарким летом. Изобилие осадков (до 1400 мм в год!) не мешает их сезонному выпадению. Наибольшее количество дождей пампа получает весной и осенью. Летом часто случаются засухи длительностью от нескольких дней до нескольких недель.

Растительность пампы – высокотравные (до 120 см) луговые степи, сложенные главным образом мощными злаками*: бородачками, очень крупнотравными ковылями и подобными им (так называемыми туссоками). Видное место занимает разнотравье. Особенно выделяется оно весной, придавая обычно монотонно желтой пампе яркость и красочность.

Из-за мягкой зимы разложение гумуса в пампе продолжается круглый год, что при ограниченном времени вегетации приводит к уменьшению его необоротного резерва. При мощности гумусового горизонта до 70 см концентрация гумуса составляет даже в верхнем 30-сантиметровом слое все-

* Основу травостоя пампы составляют злаки родов *Stipa*, *Piptochaetium*, *Paspalum* и *Bothriochloa*. Настоящая эмблема пампы — гигантский дерновинный злак *Cortaderia selloana*, который так и называют пампасской травой. Его метелки достигают 3 м высоты, дерновина имеет высоту 2 м и больше 1 м в диаметре; тесно сближенные дерновины могут образовывать плотные куртины диаметром до 7 м (в степях Казахстана такие же образует чий, *Lasiagrostis splendens*).

го 3–3,4%. Еще раз приходится убедиться, что высокая влагообеспеченность при высоких же температурах отнюдь не способствует гумусонакоплению.

* В начале 2000-х гг. естественные и полустепенные травяные экосистемы составляли около 30% первоначальной площади аргентинской пампы, остальное занято полями, лесопосадками, населенными пунктами и пр. И всего около 1% приходится на охраняемые природные территории.

К настоящему времени пампа в основном распахана*. Это наиболее важный сельскохозяйственный район Аргентины, где производится 95% всей ее пшеницы и содержится 60% поголовья скота.

Степи горных вельдов юго-восточной Африки — это открытые травянистые пространства на высоких (1200–1800 м) плато Базутоленда и Наталя. Несмотря на субтропическое положение, здесь в течение 100–

150 дней в году бывают морозы. Сезонность климата, видимо, и позволяет теплиться степному ландшафту. Красно-черные почвы, формирующиеся под растительностью вельдов, считаются похожими на почвы прерий. Содержание гумуса в них более чем невелико (0,6–0,8%), но, тем не менее, они очень плодородны. Здесь выращивают маис и пшеницу**.

Это еще одно свидетельство очевидной истины, что содержание гумуса не является единственным признаком почвенного плодородия.

** В 2000-х гг. пашня занимала около 22% из 360,6 тыс. км² южноафриканского вельда, всего же радикально трансформирована треть его исходной площади, а под охрану взято всего около 2% территории этих экосистем.

В Австралии степи типа прерий встречаются на возвышенных равнинах между Большим Водораздельным хребтом меридионального протяжения и береговыми возвышенностями Восточно-Австралийских

гор. Развивающиеся на меловых отложениях черные выщелоченные почвы напоминают по внешним признакам выщелоченные черноземы Европы или бруниземы американских прерий.

Левосторонними в строю степных экосистем могут считаться *злаковники новозеландского острова Южный*, в которых доминирует эндемичный для Новой Зеландии злак *Chionochloa*. Отдельные растения почти соприкасаются друг с другом верхушками листьев, образуя сомкнутый травяной полог. Почвы под ним содержат 1,5–2% гумуса и имеют карбонатный горизонт. Новозеландские степные экосистемы, как и другие степи, сформировались в условиях сезонного климата с морозными зимами и резким превышением испаряемости (1000 мм) над поступлением влаги (500 мм).

Все вышеперечисленные степи-отшельники при очень критической оценке, разумеется, можно легко выбросить из степных экосистем. Тем не менее их рассмотрение помогает понять, какие из качеств, отмеченных в определении степной экосистемы, являются неизменными, а какими свойствами степи могут пожертвовать в критических экологических ситуациях.

* * *

Широтно-зональный, континентальный и высотно-поясной природные экологические градиенты позволили обеспечить железный порядок проведения такого сложного мероприятия, как смотр-конкурс степных экосистем.

Подводя его итоги, отметим необычайную изменчивость степей. Поражают воображение пределы обеспеченности: осадками (от 80 до 1400 мм/год), теплом (среднегодовые температуры от -16 до 16°C), гумусом (от 12 до 0,6%), фито- (от 42 до 20 т/га) и зоомассой (от 0,4 до 0,04 т/га). Однако при всех этих крайностях степные экосистемы нигде, даже в самых экзотических странах, не теряют своего «лица», описанного нами в определении. От Азии до Новой Зеландии, от Европы до Америки степь — это все те же дерновинные злаки во главе с ковылями и типчаками, все та же погруженность центра тяжести экосистемы в подземную сферу, та же резкая сезонность проявления всех компонентов экосистемы, та же почти патологическая «страсть» к запасанию недоминерализованного органического вещества и т. д.

Эколого-географический анализ показал, но не объяснил причины необычайной изменчивости степей. Хорошо, когда можно найти готовые ответы на вопросы в конце задачника. К сожалению, такого «задача» для степей не существует. Поэтому в последующих главах этой книги попытаемся поискать решения самостоятельно.

Степи в широтном градиенте (пример Южноуральско-Мугоджарского региона)



Луговая степь с богатым ксеромезофитным разнотравьем на Зилаирском плато, Башкортостан (Россия); в конце июля обильно цветут жабрица порезниковая, марьянник серебристый, душица и вероника колосистая. *Фото В. Павлейчика*



Настоящая разнотравно-дерновиннозлаково-красноковыльная степь южнее р. Урал, Оренбургская область (Россия); это начало мая и цветение основного доминанта – ковыля Залесского (раньше его называли ковылем красным) – еще не началось, цветут раkitник русский и мытник сибирский. *Фото И. Смелянского*

Степи в широтном градиенте (пример Южноуральско-Мугоджарского региона)



Сухая полынково-типчаково-ковылковая степь в мелкосопочном массиве южнее р. Урал Оренбургская область (Россия); в середине июня ковылок (ковыль Лессинга) уже почти облетел, весеннее цветение завершилось, и до августа степь погружается в летнюю паузу.
Фото И. Смелянского



Опустыненная полынно-тырсиковая степь в холмогорье Мугоджары, Актюбинская область (Казахстан); в середине мая здесь пик вегетации и цветения: зацветает основной доминант – тырси́к (ковыль сарептский), цветут лук индерский и пустынноколосник.
Фото И. Смелянского

Степи в градиенте континентальности (пример луговых богаторазнотравных степей)



Около 22° в.д.: луговая богаторазнотравно-ковыль-ная степь на востоке Мало-польской возвышенности (здесь, западнее основной территории степной области, степи приурочены к крутым южным склонам и специфическим субстратам): середина июня – аспект ковыля перистого, цветут подмаренник весенний, вязель разноцветная и другое разнотравье (Польша).

Фото А. Цвеноер

Около 40° в.д.: луговая богаторазнотравная степь юга Среднерусской возвышенности: аспект ковыля красивейшего и шалфея поникающего на плакоре заповедного участка «Стрельцовская степь» (Луганский заповедник) в Луганской области (Украина).

Фото Г. Пузь



Около 58° в.д.: луговая богаторазнотравно-злаково-красноковыль-ная степь на хребте Ирендык в Зауралье, Башкортостан (Россия); доминируют ковыль Залесского и клубника, характерны мятлик степной, овсец пустынный, лабазник обыкновенный, полынь шелковистая и др.

Фото С. Ямалова

Степи в градиенте континентальности (пример луговых богаторазнотравных степей)



Около 82° в.д.: луговая богаторазнотравно-злаково-красноковыльная степь в западных предгорьях Алтая, Алтайский край (Россия); видно характерное для луговых степей разнообразие злаков: помимо ковыля Залесского и типчака заметны тимopheевка степная, мятлик степной, пырей, овсец пустынный, вейник наземный и др. *Фото И. Смелянского*



Около 114° в.д.: луговая богаторазнотравная степь в предгорьях Могойтуйского хребта в Давурии, Забайкальский край (Россия); в даурских степях начало августа – разгар цветения разнотравья (володушка, бубенчик Гмелина, луки). *Фото А. Барашковой*

Степи в высотном градиенте (пример Алтай)

Около 500 м над ур. моря, западные предгорья Алтая: богаторазнотравно-дерновиннозлаково-красноковыльвая горная луговая степь в среднем течении Чарыша (Алтайский край, Россия), конец июля. Доминируют ковыль Залесского и овсец пустынный; обилие володушки многожилчатой, участие зонтичного китагавии байкальской и кустарника спиреи трехлопастной характерны для этих степей.
Фото И. Смелянского



Около 900 м над ур. моря, Уймонская котловина: богаторазнотравная луговая степь в среднем течении Катуня (Республика Алтай, Россия), конец июня. Яркосиний змееголовник Руйша выделяется в травостое, где можно различить ковыль Залесского, лабазник обыкновенный, подорожник средний и клубнику – все эти виды характерны для луговых степей Западного Алтая.
Фото И. Артёмова

Около 1600 м над ур. моря, Курайская котловина: горная сухая ксерофитноразнотравно-житняковая степь в среднем течении Чуи (Республика Алтай, Россия), середина июля. Житняк казахстанский, эфедра односеменная, лапчатка бесстебельная и змееголовник иноземный.
Фото И. Смелянского



Степи в высотном градиенте (пример Алтай)



Около 2000 м над ур. моря, Чуйская котловина (Юго-Восточный Алтай): сухая полынно-ковыльная степь центральноазиатского типа с доминированием полныни холодной и ковыля Крылова, середина июля. Из цветущего разнотравья заметны только горноколосник и гвоздика разноцветная.
Фото И. Смелянского

Около 2100 м над ур. моря, Курайский хребет, склон к Чуйской котловине (Юго-Восточный Алтай): горная опустыненная степь с высоким участием полыней, терескена и других полукустарничков, колючих подушек остролодочника трагакантового; середина июля. Сизый фон поверхности почвы придают распластанные по ней полныни, лапчатка и злаки. Разреженность и низкорослость растений здесь следствие не только климата, но и перевыпаса.
Фото И. Смелянского



Около 2700 м над ур. моря, хребет Сайлюгем (Юго-Восточный Алтай): горная криофитная степь, середина июля. Основу травостоя образуют устойчивые к холоду мелкодерновинные злаки и осоки; очень характерны для этих степей мак сероватый (бледно-желтые цветки) и остролодочник крупнофлаговый.
Фото И. Смелянского

Прочие степные экосистемы



Якутия, окрестности пос. Тебелях: гемипетрофитная мелкодерновиннозлаковая степь в долине Индигирки, чуть более 100 км южнее Полярного круга; расположенная далеко к северу от границ степной зоны, по облику и составу растительности эта степь близка к степным экосистемам Хакасии и Тувы.

Фото А. Королюка



Южная Америка, Уругвай: влажный вариант пампы с доминированием мятлика (*Poa lanigera*).

Фото Esteban Carriquiry

Прочие степные экосистемы



Новая Зеландия: полуостров Отаго на острове Южный. Туссок с доминированием злаков рода *Chionochloa* и внешне, и по своей экологии очень похож на степи Евразии.
Фото Al Glen



Южная Африка: Драконовы горы, национальный парк “Дракенсберг” в провинции Квазулу-Наталь (участок трансграничного объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО “Малоти-Дракенсберг”). Горный вельд с доминированием плотнoderновинных злаков родов *Merxmuellera* и *Tristachya* и *Watsonia lepida* из ирисовых, поздневесенний аспект.
Фото Dr. Clinton Carbutt



Глава 3

ТАИНСТВО ПРОИСХОЖДЕНИЯ СТЕПЕЙ

Слышу я
Природы голос,
Порывающийся крикнуть,
Как и с кем она боролась,
Чтоб из хаоса возникнуть,
Может быть и не во имя
Обязательно нас с вами,
Но чтоб стали мы живыми,
Мыслящими существами.

Л. Мартынов. Голос природы

АРХИТЕКТОНИКА ПЛАНЕТЫ И КЛИМАТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ СТЕПЕЙ

Интригующая стандартность физиономии степных экосистем в любом географическом ракурсе, их загадочная истовая привязанность к природным эколого-географическим градиентам заставляют подозревать, что разгадка этих явлений скрыта в планетарных тайнах происхождения степей. Внимательный взгляд на географическую карту показывает, что наиболее типичные степные экосистемы формируются чаще всего во внутренних областях материков и что размеры материков прямо пропорциональны площади степей, «почтивших их своим присутствием» (см. рис. 1). Широтное положение материков, их изрезанность и ряд других факторов тоже имеют корректирующее значение. Одним словом, местоположение и размеры степей зависят от архитектуры планеты, т. е. от соотношения площадей континентов и океанов, их конфигурации и взаимного размещения друг относительно друга.

Такой географический феномен имеет глубокие геологические корни, уходящие в далекое прошлое нашей планеты. Известно, что для геологической истории Северного полушария Земли была характерна постоянная однонаправленная тенденция изменения соотношения геосинклиналей, т. е. областей активных тектонических движений и платформ — устойчивых твердых плит, перемещающихся без смятия в складки. Тенденция эта следующая: площадь геосинклиналей непрерывно уменьшалась за счет нарастания платформ. Причем раз образовавшиеся платформы в дальнейшем, как правило, никогда не превращались в геосинклинали. Ход эволюции материков иллюстрирует схема увеличения размеров Евразийского континента от седого кембрия до наших дней (рис. 12). Этот материк особенно интенсивно начал расти с пермского периода, прогрессивно распухая главным образом в ши-

ротном направлении. Геосинклинальные области, которые в конце эры протерозоя безраздельно довлели по площади над платформами, уже в неогене уступили им большую часть территории успокаивающейся планеты. Такое соотношение в пользу платформ (которые гораздо обширнее оседлавших их материков) сохраняется и в наше время.

Связь происхождения степей с эволюцией материков определяется рядом обстоятельств. Чем больше размеры материка, тем меньше его центральные части подвержены нивелирующему влиянию морского воздуха, тем энергичнее проявляется перегрев материка летом и остывание его зимой. Возникающий барический конфликт между морем и сушей обуславливает усиленную циркуляцию воздушных масс между краевыми океаническими и внутренними континентальными частями материков вследствие возникающей разницы давлений. Движение контрастных воздушных масс то к центру континента, то к его окраине порождает сезонность климата — одно из необходимейших условий для формирования степного ландшафта. Естественно, что сезонные контрасты наиболее ярко выражены на материках, лежащих центральными частями в умеренных широтах. Материкам Южного полушария, особенно Африке, приближенной к экватору, в этом плане «не повезло».

При определенных размерах массива суши указанная циркуляция воздушных масс становится столь существенной, что возникает градиент континентальности. В северо-южном направлении он, слившись с широтным солнечно-радиационным градиентом, обусловил возникновение зональности как планетарного природного явления. В центре материка формируется аридная зона, а на его окраине — гумидная. Происходит дифференциация климатов. Дальнейшее увеличение размеров материка приводит к возникновению между двумя означенными зонами еще одной, промежуточной, зажатой меж двух «климатических огней» и потому характеризующейся наиболее сильной атмосферной циркуляцией. Здесь сталкиваются в непреодолимом противоречии не терпящие друг друга воздушные массы внутриконтинентального и океанического происхождения. Результатом климатической войны является изобилие типов погод и их неустойчивость, резкие амплитуды разногодичных, сезонных и суточных колебаний многих факторов, имеющих экологическое значение, сбой погодного ритма и др. Одним словом, формируется особенно резко выраженный сезонный климат.

Такой климат, по-видимому, мог начать оформляться в триасе, когда размеры Евразийского материка впервые приблизились к современным (см. рис. 12). С этого времени промежуточная зона с неустойчивым климатом уже постоянно и назойливо маячила на горизонте эволюции ландшафтов. В третичном периоде обсуждаемая климатическая предпосылка образования степного ландшафта была наконец-то реализована. С тех пор «коллекция» степных экосистем неуклонно и быстро пополнялась, несмотря даже на потрясения четвертичного периода. В результате на Евразийском, самом выдающемся по размерам, материке оформился наиболее выразительный по физиономии и крупнейший по площади степной ландшафт. Изменение архитектоники планеты и обязанные ему климатические эффекты были тем чистым листом бумаги, на котором художница-эволюция писала историю флоры и ботанические законы оформления зональности.

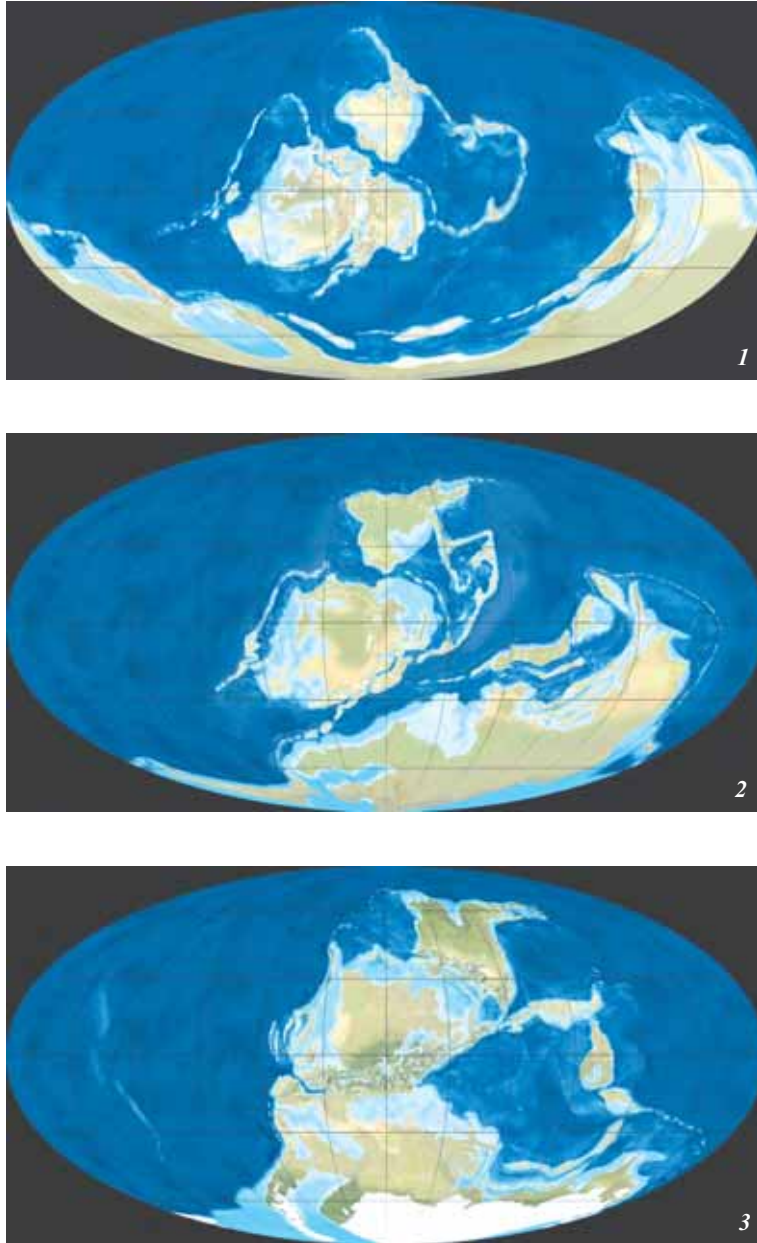
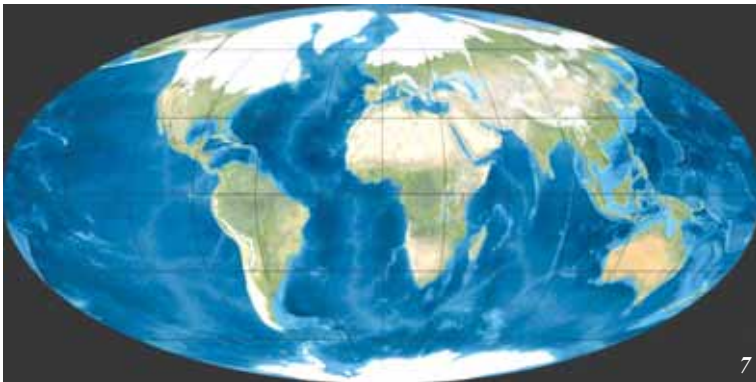
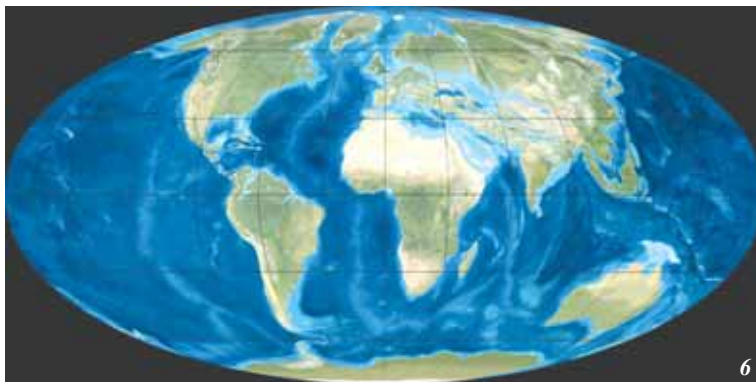
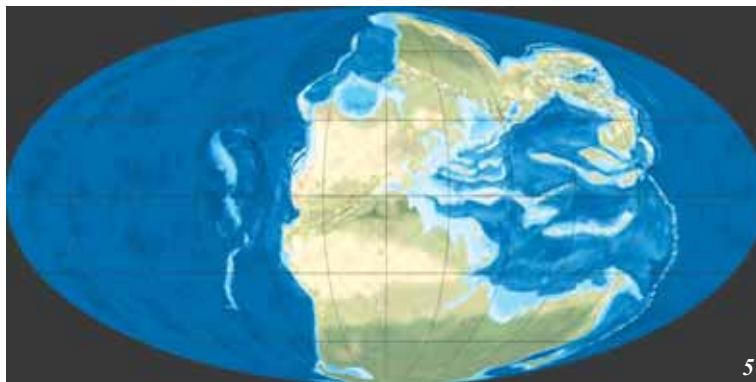
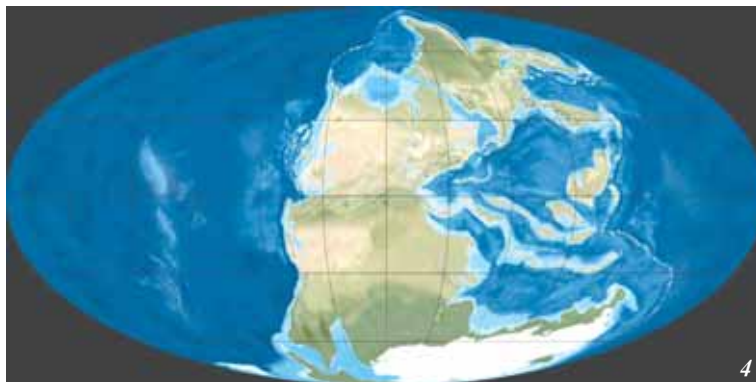


Рис. 12. Изменение контуров суши: 1 – силур (состояние на 430 млн лет назад), 2 – девон (370 млн л. н.), 3 – карбон (пенсильванская эпоха, 300 млн л. н.), 4 – пермь (260 млн л. н.), 5 – триас (240 млн л. н.), 6 – палеоген (олигоцен, 35 млн л. н.), 7 – четвертичный период (плейстоцен, около 1 млн л. н.).

Палеогеографические реконструкции любезно предоставлены проф. Р. Блэки,
<http://cpgeosystems.com/paleomaps.html>
 (C) Ron Blakey, Colorado Plateau Geosystems, Arizona, USA

© Ron Blakey, Colorado Plateau
Geosystems, Arizona, USA



ЭВОЛЮЦИЯ ФЛОРЫ И ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ СТЕПЕЙ

Каждому изменению соотношения площадей геосинклиналей и платформ предшествовало крупное горообразование: каледонское в силуре, герцинское в карбоне, мезозойское в триасе, альпийское в третичный период. В эти жуткие для всего живого эпохи земная кора геосинклинальных областей сжималась в уродливые складки, которые вздыбливались под поверхностью планеты разгоряченными горными хребтами. Они, как сварочный шов, прочно и навсегда соединили между собой разрозненные мелкие платформы. Каждое подобное потрясение — это всегда резкая перестройка всей системы экологических ниш, под которыми будем понимать единицы дискретности среды в пространстве, во времени и в системе связей между организмами. В результате отлаженная в предшествующей биосфере сбалансированность видового состава организмов, их численностей и биомасс резко и необратимо нарушалась. После каждой очередной фазы горообразования складывалась своя система экологических ниш.

Заманчивые предложения обновленной экологической матрицы планеты провоцировали эволюцию живых форм на очередные «подвиги». Следовал эволюционный скачок в развитии живых форм — арогенез, т. е. появление какого-нибудь совершенно иного принципа организации жизни, предоставлявшего живым существам широкие универсальные возможности для приспособления к непредвиденным условиям и заселения новой системы экологических ниш. Поскольку эволюция тектоники планеты и ее климата была процессом, направленным к оформлению зональности, то естественный отбор организмов в зоне, промежуточной между аридной и гумидной, при всех потрясениях должен был настойчиво работать в пользу живых форм, способных существовать в неустойчивом климате.

История наземной флоры дает множество примеров подобного рода, показывая, как постепенно, «на ощупь», с невероятными трудностями формировались условия, обеспечившие человеку счастье пользоваться степным ландшафтом. Мы проследим этот процесс, воспользовавшись палеогеографическими реконструкциями В. М. Сеницына применительно к Евразии.

Выход растений на сушу начинается с эры палеозоя, т. е. 420 миллионов лет тому назад. В *силуре* под контролем каледонского горообразования произошла первая крупная перестройка экологических ниш. Земной ландшафт, бывший до этого девственно простым (пустыня), приобрел по краям материков бордюрик из растений-псилофитов. Силурийские флористические комплексы замечательны своей однородностью. Никакой биогеографической зональности не было в помине.

С середины *девона*, 380 миллионов лет назад, псилофиты постепенно замещались плауновыми, хвощевыми и папоротниковыми, которые на базе своей новой организации в условиях изобилия свободных экологических ниш и отсутствия какой бы то ни было конкуренции дали пышный букет травянистых и деревянистых форм. После герцинского горообразования, последовавшего на границе карбона и приведшего к первому, по сути дела,

резкому укрупнению Евразийской платформы, этот букет форм рассыпался по всему материку. Поэтому в *карбоне*, 300 миллионов лет назад, впервые отмечается дифференциация климатов и биогеографических областей. На месте нынешней Сибири господствовали появившиеся к тому времени голо-семенные растения. На территории нынешних Европы, Центральной Азии и Китая располагались тропическая и так называемая Вестфальская области со споровой древесной растительностью болотистых местообитаний. Между ними была переходная зона на месте Казахстана, Монголии, Северного Китая и Кореи. Ландшафт ее можно назвать прообразом саванны. Это была, в сущности, первая попытка природы создать степной ландшафт. Территория его почти совпадала с конфигурацией нынешних евразийских степей, климат отличался сезонными проявлениями засушливости, была какая-никакая травянистая растительность.

Однако недостаточные размеры континента ограничивали контрастность климатических изменений. Климат карбона был слишком влажным для формирования ландшафта с резкой сезонной дифференциацией экологических условий. Флора находилась на примитивном уровне развития, чтобы создать устойчивый тип растительности для контрастной среды. Глубокая зависимость споровых растений от воды, в связи с особенностями размножения, ограничивала их продвижение в сторону аридных районов и не соответствовала главной тенденции изменения климата. Эти противоречия и привели к тому, что первый «блин» в деле создания степного ландшафта оказался «комом».

В *перми*, т. е. 260 миллионов лет назад продолжалась дифференциация климатов, а споровые растения уступили место более высокоорганизованным голосеменным, которые и стали базисом мезозойской флоры. Голосеменные вместо одноклеточной споры имели уже многоклеточное семя, содержащее запас питательных веществ и прикрытое чешуйками. Следовательно, их семена были гораздо более независимы от превратностей среды. Толчком к развитию голосеменных послужили две фазы мезозойского горообразования. В этот период все древние кристаллические щиты Азии впервые объединились в общий континент, став частью огромного суперконтинента Пангеи. В *триасе*, 240 миллионов лет назад, Пангея постепенно вновь раскалывается на несколько материков. Главной особенностью климата стало появившееся чередование засушливых и дождливых сезонов. Климатически триасовая суша «дозрела» если не до степного, то, по крайней мере, до сухосаванного состояния. А вот флора опять была не готова к предстоящим трансформациям. Голосеменные мало что могли дать новому ландшафту: среди них немного примеров удачных адаптаций к аридным условиям, таких как ныне существующие эфедры. Таким образом, и второй «заход» природы на создание степного ландшафта закончился безрезультатно. И снова подвела флора, не поспевшая за эволюцией архитектуры планеты и климата.

В начале *мелового периода*, 120 миллионов лет назад, очевидно, в связи с очередной фазой горообразования, становятся массовыми и быстро эволюционируют покрытосеменные растения, наиболее приспособленные к неустойчивости климата. Он к этому времени окончательно утратил прежнюю

однородность. Четко оформилась биогеографическая зональность. Уже существовало несколько зон: голосемянно-споровая лесная, хвойная лесная без папоротников, влажная и сухая саванны.

В *палеогене*, 55 миллионов лет назад, граница между влажной и сухой саваннами стала очень отчетливой. Она наметилась по линии Центральный Казахстан — Гобийский Алтай — Кунь-Лунь. Осадков в саваннах выпадало 500–800 мм/год с максимумом в зимнее время. Имела место периодическая засушливость. Однако температуры самого жаркого месяца еще не превышали 25–28°C, а самого холодного не опускались ниже +5°C. (Для сравнения вспомним, что в нынешних степях июльские температуры поднимаются выше +40°C, а январские, даже в самых теплых вариантах, опускаются до –6°C.)

Очередное горообразование в *неогене*, 20 миллионов лет назад, привело к окончательному укрупнению Евразийской платформы. Еще более возросла континентальность климата. Ландшафтные зоны приобрели облик, близкий к современному. Между лесной и аридной областями наконец-то получил развитие новый тип растительности — степной. Степь уже в неогене заняла практически современную территорию.

Четвертичное время, наступившее 2,6 миллиона лет назад, не внесло принципиальных изменений в характер и границы степной зоны. Чередующиеся оледенения и межледниковые фазы способствовали колебательному изменению границ степей, особенно в северо-южном направлении. В этих странствиях степная флора пополнялась кое-какими тундровыми, лесными и пустынными элементами и закалялась в плане приспособления к крайним переменам климатической обстановки. В конце концов степь после освобождения от ледникового ига заняла приблизительно те площади, на которых она и располагалась до его начала.

Итак, в истории растительного покрова нашей планеты было четыре крупных арогенных скачка. Первый из них, по-видимому, еще в протерозое вывел на сушу низшие растения. Второй арогенез характеризовался прогрессом споровых форм. Третий привел к расцвету в мезозое голосеменных. Наконец, четвертый, решающий для степного ландшафта, начавшись в позднем мезозое, достиг апогея в кайнозое. Он одарил наземные экосистемы покрытосеменными растениями.

В ходе планетарной истории климатические условия, достаточные для возникновения степного ландшафта, складывались неоднократно. Однако флоры не соответствовали этим условиям. Непосредственной флористической предпосылкой к формированию степи послужило появление покрытосеменных растений. Они в течение сказочно короткого времени дали невиданно богатый урожай форм и захватили свободные экологические ниши во всех зонах — от тундровой до тропических лесов.

Биоморфологическая эволюция покрытосеменных протекала в основном от деревьев к травам. Выработка травянистой структуры была отличным приспособлением к возрастающей периодической смене климатических факторов*.

* В последние десятилетия изучение ранней эволюционной истории покрытосеменных принесло неожиданные результаты. Выяснилось, что эта группа растений не только существенно старше, чем считалось >>

прежде, но и что ход ее ранней эволюции был, видимо, не таким, как это представлялось еще 30 лет назад. На основании палеонтологических и молекулярно-генетических данных сейчас полагают, что жизненной формой первых покрытосеменных с равной вероятностью могли быть низкие деревья или водные травы. Из современных групп одна из самых близких к их общему предку — нимфейные (всем известные «водяные лилии» — кувшинки и кубышки). Но другая, еще более архаичная группа — семейство амборелловых, включающее единственный вид — небольшое дерево, произрастающее в Новой Каледонии.

Регулярное наступление времен года с явно выраженным неблагоприятным сезоном является, по мнению В. Н. Голубева, главным фактором, угнетающим деятельность способных к интенсивному делению камбиальных клеток. Они залегают между лубом (флоэмой) и древесиной (ксилемой) и обеспечивают нарастание деревьев в толщину. В результате такого торможения развитие сосудисто-волокнистых пучков останавливается на стадии первичного строения их элементов. Возникают стебли с ограниченными приростом в толщину и одревеснением, но склонные к запасанию мягких паренхиматозных

тканей, не несущих в растении опорной функции.

Среди травянистых покрытосеменных молодого степного ландшафта с его переменчивым климатом наиболее пригодным флористическим материалом оказались однодольные растения. Преимущества их перед другими растениями заключаются прежде всего в наличии семян, обладающих прочными покровами*.

Кроме того, естественный отбор обеспечил однодольных таким строением, при котором почки возобновления и концевые побеги, предназначенные для переживания неблагоприятного периода, находятся или близко у поверхности почвы и зимуют в подстилке, или под землей у корневой шейки растения и только летом выносятся на поверхность, или постоянно в почве; много среди однодольных и форм, зимующих в виде семян. Датский ботаник Раункиер назвал описанные способы существования жизненными формами. Растения, исповедующие первый из приведенных способов, он называл хамефитами, второй — гемикриптофитами, третий — криптофитами-геофитами, четвертый — терофитами. К первым относятся главные хозяева степи — дерновинные злаки: ковыли, типчаки и другие, а также такие двудольные, как тимьян, вероника. Гемикриптофитами являются кермеки, молочаи. Криптофиты-геофиты бывают корневищными (пырей), клубневыми (та-

* Пожалуй, главным преимуществом злаков стал особый, распространенный у них путь фотосинтеза, так называемый C_4 -путь. У всех высших растений темновая фаза фотосинтеза основана на биохимическом цикле трикарбоновых кислот Кальвина, в результате которого атомы углерода из неорганических молекул углекислого газа вовлекаются в синтез сложных органических веществ, прежде всего сахаров. В фотосинтезирующих клетках C_4 -растений функционирует более сложный цикл Хетча—Слэка, основанный на «пристраивании» к циклу Кальвина дополнительной серии биохимических реакций, включающих синтез четырехуглеродных карбоновых кислот. Обычный цикл трикарбоновых кислот и его четырехуглеродное дополнение в тканях C_4 -растений разделены по разным типам клеток. C_4 -путь фотосинтеза позволяет значительно эффективнее использовать доступный растению углекислый газ. Благодаря этому такие растения могут осуществлять фотосинтез при более низких концентрациях углекислого газа в атмосфере. >>

Но самое важное, что C_4 -путь позволяет, в-первых, значительно сократить потери CO_2 на фотодыхание (процесс, биохимически конкурирующий с фотосинтезом) и, во-вторых, эффективно экономить воду. В условиях низкой обеспеченности водой и высокой температуры растения вынуждены закрывать устьица, чтобы сократить потери воды на испарение. Растениям C_3 -типа на это время приходится прекращать фотосинтез — ведь для него требуется постоянный газообмен. Но C_4 -растениям этого не нужно, у них всегда есть запас углерода, и фотосинтез не прекращается при закрытых устьицах; к тому же ферментная система цикла Хетча—Слэка более эффективно работает при повышении температуры и освещенности. За счет этого C_4 -фотосинтез выгоднее в условиях высоких температуры и освещенности и недостатка влаги. C_4 -путь фотосинтеза свойствен 40% всех видов однодольных растений и только 4,5% двудольных (а всего известно 7600 C_4 -видов). Больше всего таких видов среди злаков, а из двудольных — в семействах гвоздичных, маревых и амарантовых. Большинство из них — обитатели засушливых мест, степей и пустынь.

волга, лютики), луковичными (луки, тюльпаны). К терофитам относятся растения-эфемеры, способные к очень быстрому прохождению всех стадий индивидуального развития. Их семена — рекордсмены среди других растений по перенесению длительного воздействия сухого жара.

Отмеченное своеобразие однодольных растений как нельзя лучше соответствует главной особенности степного ландшафта — неустойчивости климата. В мелу, с его равномерной пока климатической обстановкой, когда уже существовали покрытосеменные, в том числе и однодольные, их замечательные качества не давали им заметного преимущества перед голосеменными. Однако в третичном периоде, после очередной трансформации экологических ниш и усиления переменчивости климата, именно способность однодольных растений к аритмии инди-

видуального развития обеспечила им успешную конкурентоспособность не только там, где экологические ниши были практически свободны (саванны), но и там, где они были уже заняты (леса, тундры). Тем не менее в этих последних зонах эволюция покрытосеменных не пошла далеко, и они остались на стадии более мезофильных двудольных, возможно, ввиду сильной конкуренции со стороны споровых и голосеменных. На месте же бывшей саванны с ее изменчивым климатом и избытком свободных экологических ниш, после очередной их перестройки, покрытосеменные стали абсолютно господствующим типом растительности. Уж тут-то однодольные получили ощутимое преимущество перед двудольными.

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ СТЕПЕЙ

Возможность заселения суши животными определяется, как известно, прежде всего наличием растений. Первые наземные беспозвоночные животные были связаны с субстратом гниющих водорослей, выброшенных силурийским морем на безжизненную сушу. Согласно гипотезе академика М. С. Гилярова, первые беспозвоночные, освоившие приводные леса, обитали на поверхности почвы в толстом слое избыточного опада. Питались они разлагающимися остатками — детритом — и были, следовательно, детритофагами. Жившие так кольчатые черви дали начало первым, тоже детритоядным

наземным членистоногим, получившим в качестве аванса для сухопутного существования трахейную дыхательную систему, позволившую увеличить интенсивность обмена и оторваться от смертельно надоевшей постоянно влажной среды. Дальнейшая аридизация климата и его дифференциация по зонам привели к возникновению и расцвету насекомых и фитофагии.

Переход к фитофагии, по мнению М. С. Гилярова, был связан, прежде всего, с необходимостью получения воды, которой было больше в зеленых частях растений, чем в их опаде. Особенно остро эта проблема стояла в экосистемах, достаточно удаленных от водоемов. Аридизация климата и ландшафтов была, очевидно, причиной появления форм насекомых с метаморфозом в ходе индивидуального развития. Способность высших насекомых менять обличье, обращаясь то в личинку, то в куколку, то в имаго, не считая стадии яйца, была тем замечательным качеством, которое обеспечило успешную конкуренцию в условиях возрастающей неустойчивости климата, особенно в зоне нарождающихся степей.

Возникновение в конце палеозоя и развитие в мезозое саванного ландшафта совпало с расцветом прямокрылообразных насекомых — тараканов, саранчовых и т. п., для которых был уже характерен цикл индивидуального развития с чередованием фаз покоя, активного питания и размножения. Такая аритмия индивидуального развития как нельзя кстати подходила к особенностям саванных, а позднее и степных экосистем. Кубышки стадной саранчи, лежа в почве, способны в течение нескольких лет переносить неблагоприятные условия. Их количество может достигать 6000 штук на 1 м². За этой цифрой кроется мощный заряд энергии, которую готовы направить на растительный покров прожорливые насекомые. Выход их из кубышек бывает очень массовым, и тогда они превращаются в силу, способную направить развитие экосистемы по непредвиденному пути.

Саранчовые и сейчас являются одной из главных составных частей саванных и степных экосистем. Они — ярко выраженные фитофаги, съедающие очень много в погоне за влагой, содержащейся в зеленых частях растений. Нагрузка шестиногих травоядных на редкий травянистый покров юных степей могла быть очень мощной. Возможно, именно это обстоятельство наряду с климатическими обусловило направление естественного отбора среди травянистых растений остепняющихся саванн в сторону жизненных форм со спрятанными в почве или подстилке органами возобновления, которые, таким образом, не могли быть съедены. Это могло послужить отправным пунктом для перераспределения биомассы растений из надземной сферы в подземную. Длительное отсутствие надземной зеленой фитомассы, увеличение подземного фитозапаса в союзе с дальнейшей аридизацией климата и увеличением его сезонной контрастности могли стать тем бумерангом, который стимулировал развитие метаморфоза у насекомых. Появились формы с полным метаморфозом, т. е. с личинкой, куколкой и имаго, совершенно непохожими друг на друга. Функции питания, размножения и расселения разделились по фазам индивидуального развития. Главным для личинки было накопление питательных веществ, для имаго — расселение и размножение. Сезонное отсутствие зеленой растительности на поверхности компенсирова-

лось избытком свежего корневого корма в степной почве. Возможно, именно поэтому в экосистемах с наиболее ярко выраженным сезонным климатом получили развитие растительноядные личинки-корнегрызы.

Соперниками беспозвоночных-фитофагов в борьбе за свежую фитомассу стали, начиная с третичного периода, копытные млекопитающие. Их огромные кочующие стада, насчитывавшие в доисторические времена сотни

миллионов особей, наверняка были сильным рычагом к вертикальному перераспределению массы растительного покрова. Это достигалось настойчивым давлением на наземную массу, которая постоянно или скусывалась животными, или вытапывалась их копытами.

Таким образом, появление метаморфоза в онтогенезе насекомых, их переход от сапрофагии и фитофагии и появление стадных кочующих копытных в третичном периоде могли быть серьезными предпосылками формирования степных экосистем*.

* Вероятно, третьей важнейшей для степных экосистем группой животных стали норные грызуны и зайцеобразные, которые по численности и разнообразию в степях превосходят копытных. Хотя по силе воздействия на растительность норники заметно уступают копытным, но по влиянию на почвы и почвообразовательные процессы им просто нет равных среди животных степных экосистем. И тут мы плавно переходим к следующему разделу.

ПОЧВЕННЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ СТЕПЕЙ

Основное «полезное ископаемое» степной почвы — ее гумус. Это он в случае запредельных изменений степной экосистемы служит тем резервом питательных элементов, той палочкой-выручалочкой, которая спасает растения и их гетеротрофов от гибели. Например, только благодаря предусмотрительно спрятанному в землю гумусовому кладу распаханная степь уже через 25—30 лет залежного режима возвращается в исходное состояние. Обильное образование гумуса является следствием особых качеств травянистой растительности. Однако решающим обстоятельством для формирования степной экосистемы является даже не образование гумуса, а его накопление и дальнейшее сохранение в пределах почвенного профиля.

Для того чтобы гумус накапливался, необходимы следующие предпосылки. Во-первых, разложение растительных остатков в наземной и, главным образом, в подземной сферах должно идти не до конца, не до минеральных элементов. Гумификация растительных остатков обязана постоянно преобладать над минерализацией гумуса или, по крайней мере, не уступать ей по интенсивности. Во-вторых, образующийся гумус должен быть удержан в верхней части почвенного профиля. Этому могут способствовать три обстоятельства. Прежде всего, в подстилающей породе нужны в большом количестве химические элементы, способные вступать с гумусом в реакцию и образовывать прочные плохо растворимые в воде соединения. Лучшим из лучших среди них является кальций. Второе обстоятельство — непромывной водный режим степных почв, благодаря которому гумус не может уйти из почвенного профиля из-за недостатка воды. Третьим фактором, способству-

ющим накоплению гумуса, является наличие плотного горизонта в середине почвенного профиля, который, как затычка, удерживает растворимый гумус в верхней части и не дает ему с растворами проваливаться вниз в ненасытную бездну грунтовых вод. В-третьих, однажды накопленный гумус может сохраниться лишь в том случае, если биологический круговорот в экосистеме сбалансирован таким образом, что расход гумуса не превышает его прихода.

Чистым холстом, на котором было написано панно степного почвообразования, могли служить древние коры выветривания, подстилавшие третичные саванны. В пользу такого предположения говорит наличие и сегодня архаичных саванн в Африке, Суринаме, на острове Тринидад, где слой, захваченный почвообразованием, — лишь узкая набедренная повязка на теле экосистемы. Глинистая, уплотненная, непроницаемая для воды и растворов третичная кора выветривания подходит почти к самой поверхности и является главным регулятором экологических условий в этих саваннных экосистемах. Коровый субстрат периодически в течение сезона то насыщается до отказа влагой, то совершенно иссушается, служа для экосистемы спасительным резервуаром, удерживающим влагу, или превращаясь в раскаленную плиту, пышущую испепеляющим жаром. Такая почва, без сомнения, является важнейшей предпосылкой для формирования фито- и зооценоза с сезонной контрастной аритмией развития.

В прошлом саванны описываемого типа были, по-видимому, распространены шире и могли стать основой для формирования степей. Древние коры выветривания очень консервативны. Они и при историческом изменении экологической ситуации в биосфере не теряют своих свойств. В ходе превращения саванн в степи они продолжают играть большую роль в экосистеме. Доказательством являются сегодняшние опустыненные степи в сердце Казахстана, вокруг фламिंगового озера Тенгиз. Их светло-каштановые почвы сформированы непосредственно на выходящих к поверхности обломках третичной коры выветривания, татуированной окаменевшими отпечатками отживших морских моллюсков. Неглубоко залегающие древние коры, кроме функции регулирования климата, могли служить в прошлом и служат сейчас той механической преградой, которая способствует удержанию гумуса в верхних слоях почвы. Разумеется, описанные процессы — не единственная предпосылка образования степных почв.

Степи большинства равнинных районов мира образовались на месте бывших морских бассейнов, на дне которых происходило интенсивное накопление карбонатов кальция в связи с отмиранием морских организмов, имеющих кальциевый скелет. Эти отложения после отступления моря перерабатывались и переотлагались в четвертичное время. Появившаяся в результате горная порода имела тонкопылеватое дисперсное строение и была богата карбонатами кальция на высоких элементах рельефа и солями химически более реагентного, подвижного натрия в понижениях.

Наличие обоих элементов является важнейшим условием успешного хода процесса степного гумусонакопления. Кальций, как уже говорилось, дает с гумусом прочные водонерастворимые соединения, которые формируют надежный гумусовый «банк» степной почвы. Натрий образует подвижные

гуматы натрия, оседающие на глубине 10–20 см от поверхности и создающие плотный солонцеватый горизонт, который при наличии близких грунтовых вод быстро набухает и становится пробкой, препятствующей подтягиванию кверху из грунтовых вод концентрированных растворов хлоридов и сульфатов натрия. Этим предотвращается смертельно опасное для верхней, собственно степной части почвенного солонцового профиля засоление, которое на первых порах после отступления воды всегда тормозит ход гумусонакопления.

Так, например, обстоит дело на сегодняшних солончаках пересыхающих степных озер. Переход почвы со стадии солончака на стадию солонца сразу же включает процесс гумусонакопления в надсолонцовом слое. При снижении уровня грунтовых вод солонцовый горизонт весной или в середине лета способствует удержанию почвенной влаги в верхнем надсолонцовом слое и пышному развитию на этих богатых водных «харчах» растительности с большой фитомассой. Отмирая, эта фитомасса переходит в гумус, который, как и в случае кор выветривания, послушно остается запертым в надсолонцовом горизонте. Высыхая, плотный солонцовый горизонт в середине лета очень сильно прогревается и способствует прогреву надсолонцового гумусового горизонта. Таким образом, во влажные периоды гумус медленно минерализуется из-за низких температур холодного, как змея, солонцового горизонта, а в сухие — из-за его же низкой влажности. Солонцы — одна из древних стадий почвообразования — могли быть также предпосылкой формирования степных почв как в прошлом, так и теперь.

ЭВОЛЮЦИЯ СТЕПЕЙ

Считается, что степи возникли сразу в трех вариантах. На месте влажных саванн неогена появились луговые и настоящие разнотравные степи с господством двудольных покрытосеменных растений. Эти растения были представлены, главным образом, жизненной формой гемикриптофитов, чьи почки возобновления располагаются у корневой шейки и выносятся на поверхность только летом. Такая жизненная форма может процветать лишь при условии достаточно мощного снежного покрова и не очень высоких температур первой половины лета. Отбору и сохранению гемикриптофитов среди других растений северных степей,

* Зато в этих степях прекрасно представлена третья из главных «степеобразующих» групп животных — норные грызуны, особенно истинные норники, практически всю жизнь проводящие в толще почвы — слепыши и цокоры. И их воздействие на экосистему в условиях сравнительно менее засушливого климата как раз способствует формированию описанных характеристик.

видимо, способствовало отсутствие в луговых и разнотравных степях большого количества стадных фитофагов — саранчовых среди беспозвоночных и копытных млекопитающих среди позвоночных животных*.

Благодаря этому счастливому обстоятельству разнотравно-крупнотравно-зернофуражное травостой черноземных степей позволял себе

безнаказанно развивать мощную зеленую фитомассу с запасом до 4 т/га, способную в течение весны – начала лета поддерживать очень высокую продуктивность.

Совсем иначе обстояло дело на южной окраине степной зоны. Там на месте саванны образовались опустыненные степи на светло-каштановых почвах. В условиях хронического недостатка влаги и резких температурных скачков естественный отбор, по-видимому, работал в пользу полукустарничковых форм растений, доставшихся степям в наследство от предшествующих по времени или соседних по положению пустынных экосистем. Полукустарнички – старинная форма покрытосеменных, предваряющая в филогенезе многолетние травы (по В. Н. Голубеву). Разреженный покров полукустарничков (полыней, различных маревых, астрагалов и остролодочников, эфедр и др.) очень скуп на надземную зеленую массу, наращивая ее постепенно в течение лета до самой осени.

Так же ведут себя и дерновинные злаки – хамефиты. Они в опустыненных вариантах степей имеют обычно южное происхождение. В прериях такая генеалогия характерна, например, для бизоновой травы, травы Грама, в азиатских – для змеевки, тонконога и мелко-дерновинных ковыльков. Эти виды возобновляют рост в конце весны и, в отличие от злаков северного происхождения (ковылей, мятликов, овсецов, костров, тимофеевки), набирают зеленую фитомассу, как и полукустарнички, не спеша, до самой осени. Низкая продуктивность «кроны» южных представителей степного травостоя, с точки зрения Ю. Одума, – это их принципиальный ответ на стресс со стороны гетеротрофов-зеленоядов. К таким относятся, например, саранчовые, имеющие очаги массового размножения как раз в опустыненных степях, или сайгаки.

Растения, которые не приобрели свойства замедленного роста, были обречены на полное уничтожение травоядными. Исключение составляют эфемероиды, также очень типичные для опустыненных степей. Большинство из них относится к жизненной форме криптофитов-геофитов, которые прячут свои почки возобновления под землю. Эти растения имеют большой запас питательных веществ, позволяющий им долго пережидать жаркие, сухие или холодные периоды года, а затем по-спринтерски заканчивать весь цикл своего индивидуального развития рано весной, еще до того, как нагрянет прожорливая орда травоядных. Многие криптофиты в опустыненных степях относятся к порядку лилейных.

Сухие степи возникли на месте сухой саванны, располагавшейся в средней части природных экологических градиентов. Здесь в качестве доминантов могли выступать хамефиты, к которым относятся кроме дерновинных злаков и многие двудольные растения (многие степные бобовые, губоцветные, норичниковые, гвоздичные, крестоцветные, зонтичные и др.). Сухие и засушливые степи сочетают в себе виды и северного, и южного происхождения, что позволяет им, комбинируя такой смешанный состав, при любых обстоятельствах выдавать максимально высокий, по данным Н. Г. Шатохиной, среди других широтно-зональных вариантов степей запас фитомассы, прежде всего подземной, и стабильно поддерживать его из года в год.

* * *

Экскурс в тайны происхождения степей дает возможность уяснить две важные позиции, которые при дальнейшем изложении будут решающими для понимания характера степных экосистем. Первая позиция исходит из пространственного расположения степей, которые не то что с пеленок, а еще в утробе материнских ландшафтов развивались в крайне нервной географической и экологической обстановке. Зерно степных экосистем на протяжении всей их истории молотось между тяжелыми жерновами двух противоречивых ландшафтных субстратов — леса и пустыни. Среднее географическое местоположение определяло степным экосистемам предназначение вечно изворачиваться в борьбе с двумя враждебными экологическими тенденциями.

Вторая позиция очень созвучна с первой. Степь — трепетно юный ландшафт. Возникнув сравнительно недавно, в третичном периоде, степи очень скоро окунулись в неожиданную купель растаявших льдов четвертичного периода и вышли из нее с честью, обновленными, «сбросив с плеч», по крайней мере, несколько десятков миллионов прожитых лет. Молодо, как известно, зелено! Несовершеннолетие степных экосистем наряду с их вечно компромиссным положением — вторая важная причина крайней переменчивости их характера. Эта переменчивость особенно заметна при анализе состояния степных экосистем во времени.

Следы эволюции во флоре степных экосистем



Растущий в степях Средней Сибири плаунок, или селлагинелла кровяно-красная (*Selaginella sanguinolenta*) относится к древней группе плауновидных. Зимующее растение в петрофитной сухой степи, Туранская котловина в Туве.
Фото А. Барашковой



В степных сообществах очень обычны виды хвойника, или эфедры – представителя примитивных голосеменных. Один из самых широко распространенных – эфедра двухколосковая (*Ephedra distachya*). В сухой степи, холмогорье Мугоджары (Западный Казахстан).
Фото И. Смелянского



Характерный для каменистых степей к востоку от Заволжья горноколосник колючий (*Orostachys spinosa*) – самое холодостойкое из известных растений, обладающих САМ-фотосинтезом. Он растет даже в приполярных степях Якутии – например, см. на вклейке VII (гл. 2).
Фото И. Смелянского

Бородач обыкновенный (*Bothriochloa ischaetum*) характерен для степей западной части степной области Евразии, это один из немногих степных злаков C_4 -типа. Раньше его относили к роду *Andropogon*, как и C_4 -виды, доминирующие в прериях Северной Америки. Бородачевая луговая степь в Трансильвании (Румыния).
Фото И. Смелянского



Происхождение степных почв

Древняя кора выветривания в Чуйской степи, Юго-Восточный Алтай. Благодаря экстремальным физическим и химическим свойствам пород на них сформировалась настоящая пустыня, хотя по климатическим условиям тут могут существовать сухие и опустыненные степи.

Фото И. Любечанского



Покрытое сейчас сухими и опустыненными степями, Подуральское плато (Западный Казахстан) в меловом периоде было морским дном. Основной каштановой почв здесь стали карбонатные меловые породы и песчаники, толща которых открывается в склонах останцовых «столовых гор».

Фото И. Смеянского



Фото Б. А. Смоленцева

Чернозем типичный мощный под богаторазнотравной степью, предгорья Алтая (Алтайский край). Мощность гумусового горизонта – до 80 см, ниже (слева) виден срез старой норы, вероятно цокора, заполненной гумусированным материалом.

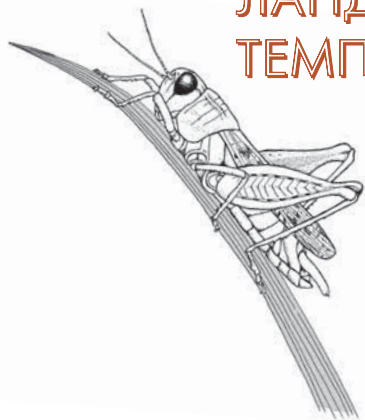


Фото Б. А. Смоленцева

Темно-каштановая почва под сухой степью, Кулундинская низменность (Алтайский край). Коричневый цвет верхнего горизонта объясняется меньшим содержанием гумуса и большей долей в нем фульвокислот; ниже – белесый горизонт накопления карбонатов.

Глава 4

ЛАНДШАФТ С ХОЛЕРИЧЕСКИМ ТЕМПЕРАМЕНТОМ



Природа напоминает женщину, любящую переодеваться, — ее разнообразные наряды, из-за которых ускользает то одна часть тела, то другая, дают надежду настойчивым поклонникам когда-нибудь узнать ее всю.

Д. Дидро. Мысли к объяснению природы

Удивительное пространственное разнообразие степей, как можно было заметить из предыдущего изложения, всегда оправдывалось различиями в характере динамики степных компонентов в разных географических районах. В качестве разоблачающего секрета генеалогии степного ландшафта обсуждалась его наследственная «неврастения», которая тоже проявлялась в чрезвычайной переменчивости степных экосистем во времени. Молодость степи — еще одно свидетельство неуравновешенности ее натуры. Получается, что все черты степного своеобразия так или иначе определяются степенью хронологической изменчивости.

Жизнь и приключения любой экосистемы во времени — это самый сложный комплекс явлений. Он очень трудоемок и, главное, долгов в изучении, потому что, во-первых, жизнь человеческая гораздо короче жизни экосистемы, во-вторых, не вся жизнь человека принадлежит экосистеме, и, в-третьих, технические возможности человека для получения правдивой информации от невероятно сложного экосистемного механизма, особенно степного, далеко не совершенны. Так что любая хронологическая оценка изменчивости экосистем — это всегда, в той или иной мере, угадывание, каким бы количеством цифр она не была принаряжена. В такой сложной ситуации для познания все средства хороши. Невольно возникает мысль, что изменчивость степей во времени есть смысл сначала почувствовать, а уж потом, разобравшись в чувствах, подкреплять их цифрами в таблицах, кривыми на графиках, фигурами на диаграммах. Итак, попытаемся проанализировать.

ОБРАЗНОЕ ВОСПРИЯТИЕ СТЕПИ

Образ, по определению известного советского скульптора В. И. Мухомой, — это сумма эмоций, которую ощущает зритель от произведения. Конечно, степная экосистема не сравнима с монументальной скульптурой. Тем

не менее как произведение мастера Природы она также развивает у зрителя ощущения, складывающиеся из суммы эмоций, получаемых от различных ее компонентов через систему органов чувств.

Зрительно степь — это открытое пространство, то ярко освещенное солнцем, то пасмурное; то покрытое снегом, то с бурными потоками талой воды; то с дождем, как из ведра, то засушенное, без капли влаги; то с морозью, висящей над самой землей, то брызжущее слепым дождиком. Вся серия перечисленных состояний может быть прокручена «степным кинематографом» за неделю, а то и быстрее. Погода меняется каждые 2–3 дня. Степная почва — аспидно-черная, набухшая от влаги, через час-два смотрится серой, потрескавшейся, а затем еще и белесой, пылевой. Степной травостой неспокоен. Он мельтешит перед глазами непрерывно. Трава в степи бывает то густая, то разреженная, то с цветами, то без них, с неисчислимой в деталях палитрой цветовых переливов. А еще степь для глаз впечатлительного человека — это птицы, парящие высоко в воздухе, но выющие гнезда на земле; это стада копытных, то появляющиеся, то исчезающие за горизонтом; это поминутно выскакивающие и вновь прячущиеся в норы, как чертик на пружинке, грызуны; это саранча, выпархивающая внезапно, как выстрел в упор, и тут же замирающая неподвижно.

На слух степь — оркестр контрастов. Это ощущение сильных резких движений воздуха, часто чередующихся с периодами мертвой тишины. Мягкий шум дождя, свистящий ветер, стук града о землю, звук раскатиистой грозы и еще десяток впечатлений климатического толка дарит степь ошеломленному слушателю в течение нескольких минут. Трава в степи, мягко шелестящая на ветру сегодня, уже завтра может ревматически хрустеть ломкими стеблями, а послезавтра отзываться сухим жестким шорохом. Даже почва под ногами шепчет, скрежещет или стучит, в зависимости от времени года и даже суток. Часами поющие в широком степном небе жаворонки, уже приучив слушателя к непрерывности своих булькающих трелей, могут внезапно умолкнуть, без переходов и предупреждений, а затем столь же неожиданно вновь взорваться звенящей музыкой. Таким же разорванным ощущается звучание поющих прямокрылых насекомых.

Осязательно степная экосистема неспокойна, порывиста, как и в других ощущениях. Степь — это ветер, то сухой и горячий, то горячий и влажный — душный, то влажный и холодный — пронизывающий. Теплая куртка и майка — вещи одновременно и в равной мере необходимые в степи в любой, даже летний месяц. Человек, осязающий степь, не успевает привыкнуть к одному ощущению, как его сменяет масса других. Это пыль на лице, зубах, коже или ощущение необычайной чистоты; это омовение дождем; это глядящая ласка солнечных лучей или их же злобный ожог. Босая ступня ощущает то колючие стебли перезимовавших трав, то мягко мнущуюся податливую ветошь, то заплетающую ногу молодую и упругую травяную паутину.

Даже скучная в плане эмоций почва дает контрастные ощущения. Она воспринимается весной как липкое мажущееся холодное месиво, как сухая шершавая циновка в июне или теплая влажная губка в середине лета, как об-

волакивающий пылеватый тальк в августе или холодный и колдобистый цемент осенью. Неуравновешенность характера степной экосистемы подтверждают и резкие неожиданные удары прыгающих саранчовых, сменяющиеся обволакивающим ощущением вьющейся летающей мелочи или мягким полусонным прикосновением сающихся на сухую кожу стрекоз, бабочек и других крупных летающих насекомых.

Запах в степи квалифицированно мог бы описать только крупный степной хищник. Но и для человека шалфейные, тимьянные, полынные, с тысячами оттенков и переходов ароматы степи неповторимы и незабываемы своим причудливым переплетением в струях порывистого степного ветра.

Количество и пестрота ощущений в лесу или пустыне несравненно беднее, чем в степи. Вечно и монотонно шумящий полупрозрачный полог древесных крон надежно охраняет лесную экосистему от провоцирующих на изменчивость заигрываний атмосферы. Толстый и плотный мертвый покров из палых листьев и хвои оберегает подкрановое пространство от чрезмерных воздействий подстилающих лес горных пород. Лес в ощущениях нетороплив, предупредителен, во всем умерен. До предела упрощенная пустыня тоже однообразна и бедна в ощущениях.

Таким образом, все органы чувств: зрение, слух, осязание, обоняние и даже, при крайней необходимости, вкус — дают восприимчивому человеку в степи ощущение чрезвычайной переменчивости и резкой, без плавных переходов, смены явлений применительно к любому природному компоненту. Эта переменчивость никогда, нигде и никем не классифицировалась. Нам придется сделать это здесь, дав явлениям экологической переменчивости специальные названия и определения.

В самом интегральном выражении всю гамму пережитых в степи ощущений можно свести к четырем эффектам. Первый — очень большая амплитудность явлений, второй — резкая контрастность, третий — высокая частотность и, наконец, четвертый — их аритмия. Поскольку каждое явление в экосистеме — это потенциальный экологический фактор, то определения вышеназванных хронологических понятий будут даны уже на привычном экологическом языке.

Под *амплитудностью* будем понимать разницу между крайними значениями экологических факторов при их колебаниях. *Контрастность* выражается в отсутствии постепенности переходов от одного крайнего качественного состояния экосистемы к другому. Под *экологической частотностью* подразумевается абсолютное количество экологических ситуаций, приходящихся на единицу времени. Наконец, *экологическая аритмия* — это неравномерное чередование фаз с высокой частотностью и периодов покоя или вялости.

Система логических понятий, только что выведенных и определенных с помощью образного восприятия, оказывается не только пригодной, но и очень удобной для анализа изменчивости во времени всех компонентов степной экосистемы. Больше того, эмпирические характеристики и цифры удачно подтверждают правильность логических построений.

КЛИМАТИЧЕСКАЯ НЕУРАВНОВЕШЕННОСТЬ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Огромная амплитуда колебаний абсолютных значений экологических факторов в степи лучше всего проявляется при сравнении климатических данных. Например, степные ландшафты Западной Сибири и Казахстана имеют в сравнении с ландшафтами соседних зон наибольшую амплитуду крайних температур за многолетний период. В тундре этот показатель равен 75–80°С, в тайге — 82, в смешанных лесах — 85, в степи — 92, в полупустыне — 80, в пустыне — 75–60°С. Преимущество степи обеспечивают высокие (до +45°С) летние и очень низкие (до –48°С) зимние температуры.

Столь же наглядную картину дает сравнение за многолетнюю историю годовых количеств поступающей в экосистему атмосферной влаги в различных широтных подзонах степной полосы Евразии. Например, на профиле через Западную Сибирь и Казахстан амплитуда годовых сумм осадков достигает максимальных значений (435 мм) в осевой части степной зоны, т. е. в засушливых степях. К югу и северу от оси Воейкова размах многолетних колебаний в увлажнении степей постепенно снижается, достигая значений 200 мм на границах с лесной и полупустынной зонами. В них самих амплитуда еще меньше (табл. 4).

Сравнение абсолютных значений величин, даже если речь идет об амплитуде, всегда настораживает. Мы для уверенности в правильности предыдущих климатических выводов воспользуемся относительным показателем под условным названием ПНУ, т. е. показателем нестабильности условий. Страшный ПНУ представляет собой всего-навсего отношение разницы крайних значений экологического фактора к среднему между этими значениями. ПНУ в степной зоне меняется от 0,6 до 1,6, а в тайге и пустыне не «выскакивает» за пределы значений 0,5–1,0. Наибольшей выразительности нестабильность в выпадении осадков достигает в засушливых степях (ПНУ = 1,6).

Таблица 4

Многолетняя амплитуда крайних значений годовых сумм осадков (мм) в разных зонах и подзонах Западной Сибири и Казахстана (70–80° в. д.)

Ландшафтная зона, подзона	Максимум	Минимум	Среднее	Амплитуда	ПНУ
Средняя тайга	614	375	462	239	0,52
Южная лесостепь	451	250	331	201	0,61
Степь:					
умеренно-засушливая	585	161	305	424	1,39
засушливая	576	135	279	435	1,56
сухая	529	122	282	407	1,44
очень сухая	368	104	218	264	1,21
опустыненная	318	88	202	230	1,14
Северная пустыня	206	77	124	129	1,04

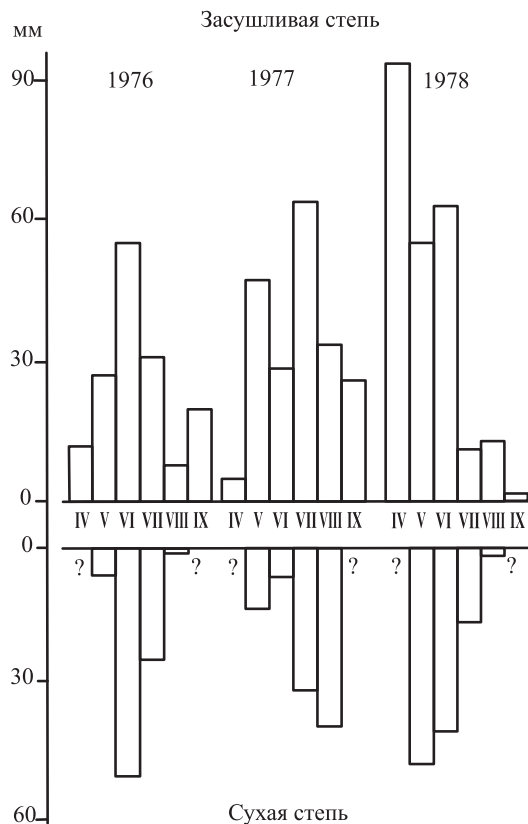


Рис. 13. Сезонные колебания количества осадков, выпадающих в степях Казахстана. ? — нет данных. Данные метеостанции «Шортанды», Целиноградская (ныне Акмолинская) область Казахстана.

Близкие соотношения сравниваемых показателей характерны и для заволжских равнин. Значит, степь действительно очень беспокойный ландшафт.

Из вышеизложенного следует, что по крайним значениям важнейших климатических факторов степь в разные годы может быть потенциально доступной то для лесного, то для пустынного ландшафтного вмешательства. Степное «коккетство» в ходе постледниковой истории не раз до неузнаваемости преобразовало территорию Евразии между параллелями 55° и 45° с. ш. Климатолог Л. А. Борисов насчитывает в голоцене, по крайней мере, по

три периода похолодания, потепления, увлажнения и усыхания, в каждый из которых степь изрядно трансформировалась. Во влажные и прохладные эпохи она разрешала селиться на своих просторах древесным породам. Южная граница леса тогда опускалась к югу на сотни километров. Наступление эры засушливого климата приводило к развитию процессов опустынивания в почвенно-растительном покрове и животном населении.

Столь же мощный размах колебаний степного климатического маятника характерен и для американских прерий. В иные годы сумма осадков на Великих равнинах может сокращаться на 25%, а в годы катастрофической засухи — еще больше. Даже в аргентинской пресыщенной осадками пампе в каждом десятилетии случается 2–3 года с таким летом, когда в течение двух месяцев не бывает дождей.

Бурный темперамент степной экосистемы доводит ее до крайностей не только в долгодетных испытаниях. Степень и в сезонной динамике предельно неспокойна. Одним из ее удивительных качеств является очень большая амплитуда колебаний среднемесячных температур в течение года. Она достигает в степях Казахстана 40°C, а иногда и 50°C. Даже в пустыне годы с такими размахами случаются гораздо реже, чем в степи¹⁵, а о лесной зоне и говорить

¹⁵ Данные из книги: Биокомплексные исследования в Казахстане (1969).

нечего! Качели летней амплитуды месячных сумм осадков в степи раскачиваются от 94 мм до 0. Причем месяцы без осадков — совсем не редкость, и это может быть любой летний месяц (рис. 13). Особенно характерны такие колебания в увлажнении степи для середины широтно-зонального ареала. ПНУ по летним осадкам в казахстанской засушливой степи достигает значения 2, тогда как в лежащих севернее луговых степях Барабы он не превышает 1,5; в тайге этот показатель снижается до 1,3.

Огромные пределы сезонных изменений климатических факторов — это еще не все. Даже в течение одного месяца степь может преподнести любой амплитудный сюрприз. Например, в засушливой степи Казахстана в ласковом июле, которому по всем географическим законам полагается быть теплым, наряду с жаркими днями (35°C) случаются холодные, с минимальной температурой всего 7°C. Месячная июльская амплитуда тогда достигает 28°C. В мае и августе размах колебаний тоже равен 30–31°C. В лесной зоне такого не бывает.

Громадные многолетние, сезонные и суточные пределы колебаний климатических факторов являются той школой, в которой «воспитывалась» необычайная выносливость степных экосистем, позволившая им не потерять своего дерновинно-злакового лица в самых необычайных географических странствиях по земному шару.

Контрастность степной экологической обстановки выражается в том, что время для реализации максимально возможной амплитуды качественных состояний климата сокращено до предела по сравнению с экосистемами соседних зон. Действительно, сопоставляя многолетний ход осадков или температур воздуха, нетрудно видеть, что в степи практически не бывает подряд двух близких по условиям лет. Как правило, после года с большим количеством осадков сразу же идет очень сухой год, а следом за ним — опять более влажный. В итоге кривые многолетнего хода среднегодовых температур и увлажнения выглядят неряшливым частоколом (рис. 14).

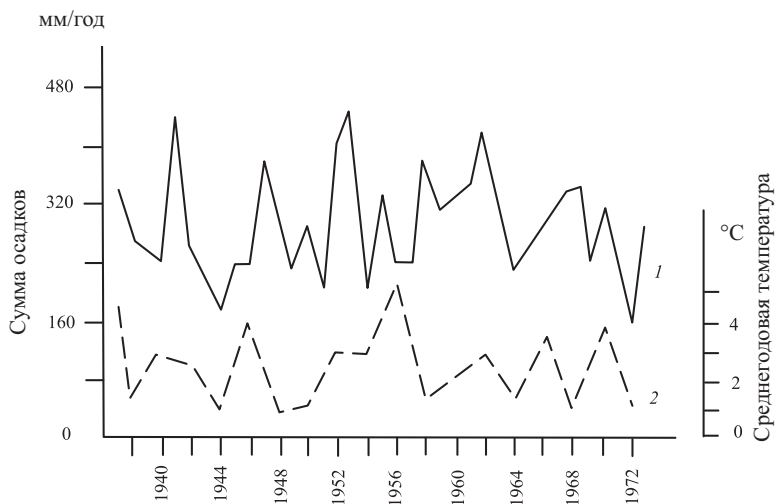


Рис. 14. Многолетние колебания среднегодовых температур (1) и осадков (2) в засушливой степи Казахстана.

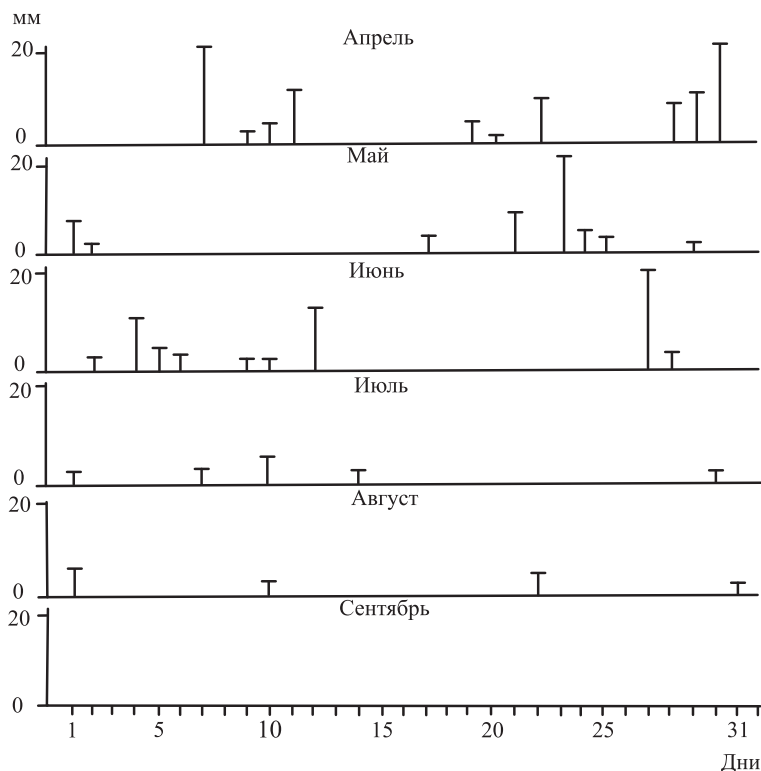


Рис. 15. Поденные колебания сумм осадков в засушливой степи Казахстана в 1978 г.

Внутригодовые контрасты тоже проявляются отчетливо. К событиям такого рода относятся неожиданное чередование морозных дней с оттепелями, скачки в выпадении летних осадков, внезапность похолодания в любой, даже самый теплый месяц и почти чудодейственное потепление где-нибудь в апреле. Например, в уже знакомой нам казахстанской засушливой степи после 15 дней абсолютно бездождной погоды в июне вдруг, в один день, выпадает 23 мм осадков, а начиная со следующего дня еще на две недели воцаряется засухе (рис. 15). Подобных ситуаций с апреля по сентябрь бывает не менее полутора десятков. Общая степная особенность — поступление осадков в виде кратковременных ливней. В г. Николаеве, расположенном в добропорядочном сухостепном месте, 30 июня 1955 г. за 4 часа выпало 195 мм осадков! После этого снова, как ни в чем не бывало, продолжалось обычное сухое лето¹⁶. Рекорд лесных экосистем по ливням не превышает 130 мм (Подмосковье), а пустынных — 101 мм (Голодная степь в Казахстане).

Внезапны в степи и понижения температуры. В августе 1978 г. в середине трехнедельного периода теплой погоды в казахстанской засушливой степи произошло однодневное резкое похолодание, когда среднесуточная темпера-

¹⁶ Данные по Ф. Н. Милькову (1964).

тура воздуха с 22–23°C понизилась до 13°C. Такие скачки — не редкость, а степное правило. Даже в течение суток контрасты степи не дают о себе забыть. После мощного ливня в этот же день может установиться ясная сухая погода. Морозное утро сменяется жарким днем. В июльский обычный день требуется всего 2–3 часа, чтобы температура поверхности почвы подскочила с 24 до 40°C.

На контрастность, кроме температуры и влажности, в поте лица своего трудится еще один «чиновник климатического ведомства биосферы» — ветер. Ветры в степи — чаще всего залетные гастролеры. Зимой они «привозят» с океанов дефицитный товар в виде мокрого снега с дождем, летом из сердца континента тащат жару и страшную сухость. Ветры-монстры, прозывающиеся суховеями, незваным гостем налетают на украинские и южнорусские степи с пустынно-знойного юго-востока. Приходя уже сухими и жаркими, они еще дополнительно раскаляются и теряют последнюю влагу от динамического нагревания при опускании воздуха в антициклональных потоках. С пылу — с жару нагретый выше 40°C пыльный сухой воздух, мчащийся со скоростью до 16 м/с, обрушивается на степь, внося внезапный непредсказуемый хаос в ее и без того беспокойное экосистемное хозяйство. Число дней с суховеями составляет в степных районах до 25 за теплый период. Что и говорить, «суховейное обслуживание» доводит до предела контрастность экологической обстановки в степи.

И опять стоит подчеркнуть, что всякие климатические внезапности характерны для степи именно в пору ее эталонного состояния — в середине лета.

Контрастность климата — важнейшее свойство степной экосистемы, под диктовку которого естественный отбор в степи шел в пользу жизненных форм с адаптациями универсального толка.

Экологическая частотность — еще одно приметное родимое пятно любой степной экосистемы. По абсолютному количеству экологических ситуаций, приходящихся на единицу времени, как и по ранее рассмотренным свойствам, степь далеко обогнала экосистемы соседних ландшафтных зон. В большинстве из них отмечается смена нескольких типов климатического режима, но в степи их частотность наиболее велика. М. И. Будыко заметил, что в степной полосе Евразии в течение года наблюдается 4 типа климатического режима: в зимний период — арктический, в начале весны — режим тундры, сменяющийся режимом лесной зоны, и, наконец, собственный — эталонный для степной полосы режим. Добавим, что суховеи навязывают степям пятый режим — пустыни.

Еще нагляднее иллюстрируют частотность экологических ситуаций смена и абсолютное количество типов погод. В тундре их всего 9, в тайге — 16, в зоне смешанных лесов — 17, в полупустыне — 12, в пустыне — 10, а вот в степи — 20¹⁷. Здесь не бывает устойчивой погоды более 2–3 дней. Это совсем не похоже на лесные экосистемы, где обложные дожди могут неделя-

¹⁷ Данные из метеорологического справочника: Западная Сибирь (1963).

ми убеждать неверующих в уравниваемости лесного ландшафта. Другую крайность представляет собой бездождная пустыня.

О частотности можно судить и по количеству дней с осадками, например в году. В пустыне их слишком мало (35) для создания эффекта высокой частотности. В тайге — слишком много (200). В степи 98 — не много и не мало, а как раз столько, сколько нужно, чтобы обеспечить частую смену погоды за истекший промежуток времени.

Высокая экологическая частотность климата — фактор, определяющий большое разнообразие состава живых организмов в степи. Возможность легкого и безболезненного замещения многих видов в механизме биоты компенсирует ограниченность запаса прочности индивидуальных морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций.

Экологическая аритмия — последнее из рассматриваемых в этой главе специфичных интегральных свойств степной экосистемы. Неравномерное чередование фаз с высокой частотностью экологических ситуаций и фаз покоя, отсутствие правильных волнообразных или циклических изменений находятся в явном противоречии с общепланетарным «давлением» жестких ритмов, продиктованных вращением планеты вокруг Солнца и вокруг своей оси. Степные экосистемы — место, где свои навязываемых им ритмов случаются наиболее часто.

Учет сезонной последовательности увлажнения дает возможность с большой ясностью увидеть наличие экологической аритмии. Так, анализ хода выпадения летних осадков в сухой степи Казахстана довольно четко показывает в восьмилетней динамике наличие четырехлетнего периода с высокой частотностью колебаний увлажнения (шесть высоких пиков на кривой) по сравнению с последующим, тоже четырехлетним, периодом (два высоких пика). В более северной засушливой степи период с неустойчивым увлажнением в 1976 и 1979 гг. сменялся периодом с высоким и устойчивым в течение трех месяцев уровнем выпадения осадков (см. рис. 13). Особенно ясно проявляется экологическая аритмия во внутрисезонном ходе увлажнения. Он в засушливой казахстанской степи характеризуется неравномерным чередованием многодневных разнопогодных фаз: засушливых, когда осадков нет или почти нет, и влажных, когда они выпадают (см. рис. 15).

Хочется отметить три примечательных момента. Во-первых, если осадков нет, то это чаще всего их полное или почти полное отсутствие, а вот фазы с осадками отличаются чрезвычайной частотностью и контрастностью: дни с очень разным количеством осадков чередуются между собой и с днями, когда дождей нет совсем. Во-вторых, первое положение применимо к любому из летних месяцев. В-третьих, длина фаз ни разу за лето не повторяется: засушливые могут продолжаться от 3 до 40 дней, дождливые — от 1 до 5 дней. Следовательно, периоды однообразия в степи — это, как правило, периоды засухи, а высокочастотные периоды — обычно дождливые.

Чрезвычайные аритмия, частотность, контрастность и амплитудность климатических ситуаций с незапамятных времен определяли в степных экосистемах очень интенсивную дифференциацию во времени экологических ниш любого ранга. Следующие один за другим без соблюдения очередности

удары климатической судьбы испокон века и поныне препятствовали стабилизации в степи видового состава организмов, а следовательно, и их численного соотношения. Это должно было сбивать с «настроя» естественный отбор, которому бесконечное число раз приходилось начинать работать с новым исходным видовым материалом. Такие сбои создавали дополнительные препятствия на пути формирования стабильных и однородных степных фауны и флоры.

Подтверждением правдоподобности высказанной точки зрения является уникальное сочетание в степи организмов самой различной экологической ориентации. Степной экологической Вавилон вмещает кроме законных степных организмов еще и типично луговых, ярко выраженных лесных, отъявленных болотных и полупустынных представителей. Так, живые корневища болотного тростника встречаются в почве луговой солонцеватой степи в Барабе. Лесные виды жужелиц — хотя и немногочисленный, но постоянно мозолящий глаза элемент населения жуков в настоящих и луговых степях. Многие степные насекомые имеют ближайших родственников в очень влажных луговых, почти болотных экосистемах. Оттуда влаголюбивые родичи по весне навдываются в степь, выдавая подлинное происхождение своих степных двойников.

Численно-видовую чехарду в степи чаще всего принято рассматривать как адаптивную реакцию экосистемы на изменение условий среды. В этом случае считается достаточным такое рассуждение: стало влажно — реализуются потенции луговых видов, находящихся в резерве экосистемы; началось засоление — оживляются виды-галобионты. Видимо, так оно и есть! Однако резкие смены видового и численного состава сообщества, будучи сами по себе адаптивными реакциями, зеркально отражающими климатические скачки, могут одновременно усиливать и амплитудность, и контрастность, и частотность, и аритмию экологической обстановки для каждого конкретного вида.

БИОТА И ДЕСТАБИЛИЗАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОБСТАНОВКИ В СТЕПИ

Растительные сообщества в степи весьма непостоянны во времени. Их нестабильность можно угадать по взаимозамещению в суточной, сезонной и разногодичной динамике многих структурных элементов. Поскольку растительный покров слагается из отдельных видов растений, а их броскость определяется характером цветения, то смена цветковых аспектов является одним из наиболее впечатляющих показателей изменчивости степного фитопокрывала. Даже в сухих степях в течение периода вегетации проявляется 7–8 цветковых аспектов (а в луговых степях — 12). В лесных экосистемах периоды яркоцветья короче, а цветовая гамма скромнее, чем в степи. На всепоглощающем зеленом фоне листвы безнадежно гаснут любые цвета, даже если они есть. Цветущие эфемеры пустыни облачают ее обнаженную натуру тоже лишь на очень короткое время. Обилие цветковых аспектов и их большая концентрация на единицу времени — еще одно свидетельство высокой частотности экологических ситуаций в степных экосистемах.

Чередование периодов с высокой частотностью цветковых аспектов и периодов депрессий — один из лучших номеров в степной программе экологической эксцентрики. Насыщенное цветковое ревю длится всего полтора–два месяца. Значит, на каждый цветовой аспект приходится приблизительно 3–4 дня. После столь бешеного цветкового «канкана» степь надолго впадает в унылый буро-желтый транс.

Такая экологическая аритмия характерна и для окраинных, и для внутриконтинентальных степей. Разница между ними, как выяснено ранее, заключается лишь в порядке чередования частотных периодов и периодов вялости. Окраинные степи взрываются цветовыми эмоциями с места в карьер — ранней весной, а затем до осени впадают в апатию. Внутриконтинентальные степи не торопятся с генеративными побегами и, находясь с весны в депрессивном состоянии, ждут влажной, теплой и одновременно контрастной «макушки» лета.

К этому времени (июль — начало августа) в центральноазиатских степях приурочено цветение большинства степных растений. Одновременно могут цвести до 20 видов. Одни из года в год играют постоянную роль в создании аспекта, другие более склонны к контрастности и экологической аритмии. Как заметила иркутский геоботаник Н. П. Дружинина, много лет работающая в степях Забайкалья, стабильность более характерна для видов, не являющихся главной принадлежностью этих степей (смолевка енисейская, шлемник байкальский, володушка козлецоволистная, прострел Турчанинова, карагана мелколистная и др.). Например, прострел Турчанинова в многолетних колебаниях сроков цветения не выходит за двухнедельные рамки, так как его почки с полностью сформировавшимся цветком закладываются осенью в относительно спокойной экологической обстановке.

В отличие от прострела и ему подобных коренные степняки (ковыль байкальский, нителестник сибирский) — оплот степной экосистемы — чрезвычайно эксцентричны. Их цветение в разные годы приходится на довольно растянутый промежуток времени — с конца июня до начала августа. В иные годы они вообще не образуют генеративных побегов. При этом доминанты не только не избегают периода с большой переменчивостью экологической обстановки, а даже приурочивают к нему моменты прохождения наиболее ответственных стадий индивидуального развития.

За сменой цветковых аспектов кроются существенные трансформации растительного сообщества. Одно варьирование видового состава чего стоит! В угоду экологической аритмии и контрастности растительный покров степи чередует годы с обилием видов растений с периодами, когда разросшиеся доминанты (ковыль и др.) вытесняют любых конкурентов. Например, в забайкальской настоящей степи доля ковыля тырсы может в разные годы колебаться от 21 до 61% общей фитомассы.

Наиболее обширную зеленую массу доминанты-ксерофилы образуют во влажные циклы лет. Их ксерофильность проявляется в том, что в сухие времена они хотя и уменьшают продуктивность надземной фитомассы, но все-таки не теряют времени даром. На базе корневой массы, отрощенной в предыдущий влажный год, ковыли налаживают производство мелких сосу-

щих корешков, способных скрупулезно собирать даже небольшие количества влаги из верхнего горизонта степных почв. В результате запас подземной массы растительного сообщества в сухие годы даже увеличивается.

В надземной сфере в это время между съезжившимися доминантами осмеливаются протиснуться побеги второстепенного разнотравья, прятавшегося ранее в почве в ожидании удобного момента. Однако штат степного травостоя увеличивается, главным образом, за счет видов с единичным числом экземпляров, поэтому не происходит существенного изменения запаса надземной фитомассы.

Следовательно, изменения фитомассы и в надземной, и особенно в подземной сферах определяются совсем небольшой группой видов-доминантов, составляющих около 15% общего видового списка. Эти растения — ковыли, типчаки или в Забайкалье нителистник, — как бы «чувствуя» особую ответственность за судьбу травостоя, в отличие от временно проживающего разнотравья, никогда, ни при каких обстоятельствах не покидают своих постов в степной экосистеме.

Как было показано выше, роль беспокойных злаков-доминантов в степных растительных сообществах возрастает от окраин Евразийского континента к его центру. Значит, в этом направлении должны увеличиваться и колебания в структуре фитомассы степных экосистем, и прежде всего в подземной сфере. Похоже, что это действительно так. На Украине в настоящей степи (старобельские степи) запасы подземной фитомассы варьируют от 10 до 20 т/га (ПНУ равен 0,7)¹⁸. В Забайкалье амплитуда разногодичных колебаний подземного фитозапаса огромна. Он меняется от 52 до 160 т/га (ПНУ равен 1)¹⁹. Поскольку непостоянство во времени — одно из определяющих качеств степных экосистем, то усиление его к центру континента, где располагаются более типичные степи, выглядит вполне естественным.

Нестабильность растительного покрова усиливает климатические колебания. Изменение высоты и разреженности растительности влияет на сумму, периодичность поступления и условия удержания в почве тепла и влаги. В то же время варьирование видового состава и связанная с этим разница запасов и структуры фитомассы являются фактором, прямо влияющим на ритмику функционирования микробных ассоциаций и животного населения в степи, задавая им крайне ломаный во времени ритм подачи основного средства существования — пищи.

Животное население в степи, как и другие компоненты экосистемы, выделяется крайним непостоянством видового разнообразия, численности и биомассы, внося тем самым свой посильный вклад в создание и поддержание во времени режима экологической переменчивости.

Большой амплитудности экологических условий в степях способствуют огромные пределы колебания численности насекомых. Это обеспечивается вспышками их массового размножения. Вообще такое явление характерно для любого ландшафта, но в степи оно выражено сильнее, чем где-либо. На-

¹⁸ Данные Р. И. Злотина и др. (1979) и А. А. Горшковой (1965).

¹⁹ Данные Н. П. Дружининой (1976).

пример, при вспышках размножения в лесах соснового шелкопряда, сибирского коконопряда и прочих хвое- и листогрызущих вредителей плотность их населения возрастает в десятки и сотни раз. Вспышки массового размножения степных стадных прямокрылых, например азиатской саранчи или итальянского пруса, дают превышение численности над обычной в тысячи раз. Учитывая прожорливость стадной саранчи, легко представить себе, какие отклонения в биомассе и продуктивности может испытывать растительное сообщество, подвергнувшись непредусмотренному нападению орды шестиногих гуннов. Цветущая травяная экосистема в течение короткого времени может полностью лишиться своего фотосинтезирующего покрытия.

Типичные обитатели степной подстилки жуки-чернотелки не образуют таких могучих стад, как саранчовые насекомые. Однако и у чернотелок изменения плотности популяции могут достигать двух порядков. Причем амплитуда растет от северного и южного степного захолустья к середине зоны. Это широтно-зональное «упражнение» хорошо выполняет обычная в степях чернотелка — песчаный медляк. Пределы колебаний численности особей названного вида на северной и южной границах степного ареала не превышают десятков экземпляров, а в центре достигают сотенных значений (рис. 16а).

Песчаный медляк с его колебаниями численности — вовсе не белая ворона в степи. Таких любителей ударяться в крайности здесь полным-полно среди других чернотелок и вообще обитателей подстилки (см. рис. 16б). Соответственно ведут себя их личинки в почве.

Сезонная амплитуда колебаний плотности популяций степных насекомых не уступает разногодичной. Если тот же песчаный медляк достиг в апреле 1977 г. плотности 160 экземпляров на единицу учета, то это вовсе не означает, что весь сезон его численность будет держаться на этом уровне; очень скоро она упала до нуля. То же в полной мере относится и к другим видам.

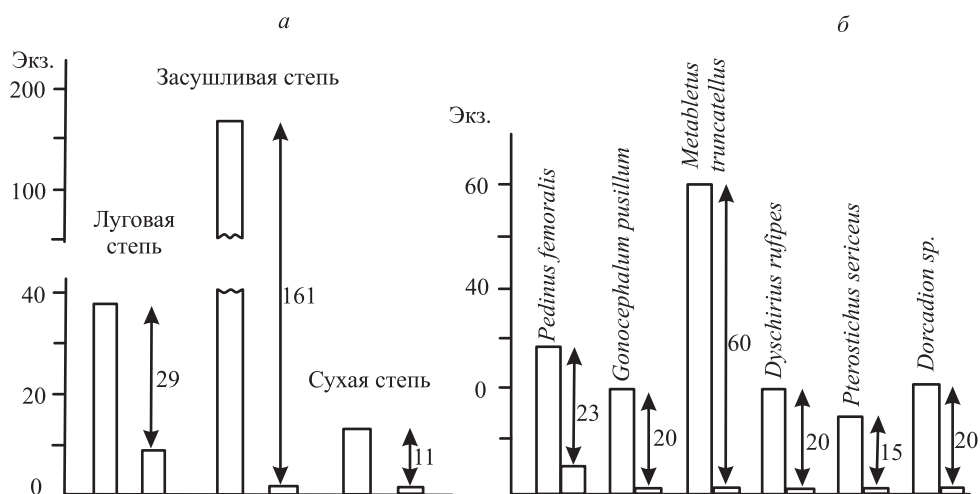


Рис. 16. Амплитуды разногодичных колебаний плотности населения песчаного медляка в зональных типах степей (а) и различных видов жуков в засушливой степи Казахстана (б).

Даже суточная амплитуда активности степных беспозвоночных потрясающе велика: от десятков экземпляров на единицу учета в течение одного часа и до полного покоя в последующий час.

Ничего подобного не случается в лесу, где у обитателей мощного слоя подстилки налажена спокойная «бескачельная» жизнь. Состав видов жуков-жужелиц, обычных и многочисленных в лесной подстилке, довольно постоянен. Любой энтомолог несказанно удивится, если ежегодно не будет встречать в лесу тесную компанию жужелиц: *Pterostichus oblongopunctatus*, *Amara brunnea*, *Trechus (Eraphius) secalis* и т. д. Иное дело в степях. Чем ближе к широтной середине степного ареала, тем переменчивость видового состава становится ярче, как бы доказывая этим свою истинно степную сущность. Здесь даже самые типичные виды жужелиц, чернотелок, усачей, саранчовых далеко не каждый год становятся добычей жуколова на одной и той же территории. Описанное явление — не что иное, как проявление контрастности степных экосистем. Все упомянутые скачки обилия и состава происходят внезапно, без переходов. Песчаный медляк выдал рекордную плотность особей в апреле 1977 г., что называется, с размаху, без какой бы то ни было постепенности. А еще год назад плотность особей этого вида составляла еле-еле 1 экземпляр на единицу учета. Так же внезапно численность медляков упала в 1978 г. В лесу вспышки массового размножения насекомых никогда не бывают так кратковременны. Там они длятся 6–8 лет, а изменения плотности популяций идут последовательными, добропорядочными, как в учебнике, волнами.

В степи контрастность перемен в большой мере диктуется непосредственностью животных. Скорости перемещения саранчовых армий могла бы позавидовать конница Чингисхана. Стая взрослой саранчи движется со скоростью 10–15 км/ч, пролетая за день расстояние от десятков до сотен километров. Характер воздействия этих незваных гостей на травостой также контрастен. Они могут выесть зеленые побеги дочиста или, посидев, совершенно их не тронуть. В результате количество порождаемых насекомыми контрастных ситуаций в единицу времени (т. е. экологическая частотность) в степи намного больше, чем в лесу. Это, в первую очередь, определяется числом высоких подъемов и не менее глубоких падений численности, скажем, за десятилетний срок. В степи такое случается в два раза чаще, чем в более северной зоне. То же происходит и в сезонной динамике. Например, число поколений за теплый период у подгрызающих совок в степи вдвое–втрое больше, чем в лесной зоне.

Экологическая аритмия, как и другие качества, усиливается деятельностью животных. Представление об этом можно получить, сравнивая сезонную динамику численности жужелиц в разных зонах. В лесной зоне ход ее изменения плавный. В степной полосе на фоне очень частотных весны и осени имеет место период длительной и глубокой депрессии в середине лета. В некоторых степях депрессия приходится на весну. Такая пауза может быть довольно велика — до месяца. Например, в подстилке казахстанской засушливой степи в течение июля можно не поймать практически ни одной взрослой жужелицы или чернотелки (рис. 17).

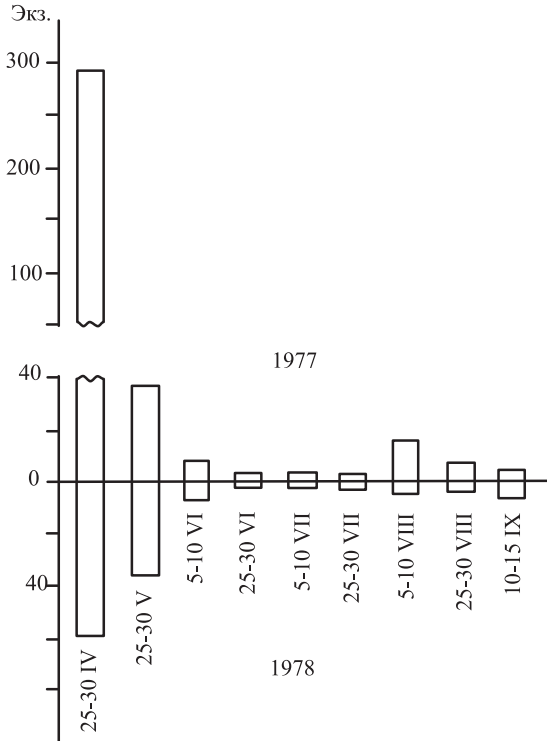


Рис. 17. Сезонные амплитуды колебаний плотности населения жужелиц в засушливой степи Казахстана.

Разумеется, затяжное безделье хищников — жужелиц и разлагателей подстилки — чернотелок не проходит для экосистемы даром. Да и в целом непостоянство животного населения в степи, через экскременты непосредственно влияющего на почвенную микрофлору, должно передавать ей эстафету экологической переменчивости.

Микрофлора степных почв склонна к импульсивным изменениям главным образом сезонного и многодневного ритма. Такой вывод сделали иркутские микробиологи З. И. Никитина и Э. Н. Михайлова, изучавшие

жизнь микробов в забайкальских степях. Контрастность экологической обстановки в степях микроорганизмы поддерживают путем чередования групп, выполняющих разные функции в экосистеме. Пик активности бактерий совпадает с периодом наибольшего увлажнения почв. А вот актиномицеты в это время ведут себя предельно скромно. Они ждут своего «сухого часа», чтобы при влажности почвы всего 3,5%, когда вянут растения, обеспечить мощную вспышку активности.

Причастность микробов к деятельности по созданию экологической переменчивости в степи выявляется особенно наглядно при анализе колебаний их численности ото дня ко дню. Наиболее импульсивное развитие микрофлоры приходится на периоды с максимальными запасами влаги и органического вещества в почве. В сибирских степях это обычно июль — начало августа. И вот в такое благодатное время, когда всего вдоволь и можно, кажется, жить спокойно, микробы ведут себя крайне «нервно». Ежедневные колебания их численности имеют вид мелких и частых пульсаций. Периоды с высокой частотой пульсации микробной активности перемежаются с периодами, когда общая активность микрофлоры резко снижается. В результате могут произойти значительные химические и биохимические перестройки в экосистеме. Например, количество азота, фиксированного микробными ассоциациями южного чернозема в Казахстане, колеблется от года к году на порядок величин. Весной 1976 г. поработавшие на славу фиксаторы усвоили 0,56 кг/га × сут. азота в 25-сантиметровом слое почвы. Ровно через год вели-

чина фиксированного азота уменьшилась до 0,05 кг/га × сут. Осенью тех же лет разница была еще более выразительной (0,87 и 0,0 кг/га × сут)²⁰.

Таким образом, микроорганизмы вносят существенную лепту в контрастность, высокую частотность и экологическую аритмию степной экологической обстановки. Этот микробный взнос производится в самые оптимальные для развития биоты моменты. Следовательно, усиление «экологической лихорадки» является вполне своевременным и уместным актом для степной экосистемы. Настойчивое непостоянство во времени степной биоты не оставляет равнодушной даже тяжелую на подъем почву.

СТЕПНЫЕ ПОЧВЫ ВО ВРЕМЕНИ

Почвенный покров степей, несмотря на репутацию самого стабильного компонента экосистемы, изменчив не менее, чем любой другой. Первый из трех китов степного почвообразования, процесс гумусонакопления, общую «страсть» к переменчивости унаследовал от климата и биоты. Последовательность образования и отмирания фитомассы — тот каблук, под которым послушно сидит гумусонакопление. Исследований по его динамике — раз-два и обчелся! К счастью, одно из них проведено В. В. Герцык на степных почвах. Оказалось, что в течение вегетационного периода содержание гумуса в черноземе под целинной луговой степью то уменьшается от весны к лету, то снова возрастает к осени. Эти изменения охватывают половину гумусового слоя до глубины 40–50 см, однако амплитуда колебаний наиболее велика в верхней, головной части почвенного тела. Здесь концентрация гумуса варьирует от 11 до 9%. Разница в 2% — это потеря из верхнего 20-сантиметрового слоя 20–25 тонн гумуса на гектар. При среднем запасе 300–350 тонн потеря за один месяц 25 тонн драгоценного «полезного ископаемого» — ярчайшее проявление степных контрастов. Причинами изменения концентрации гумуса могут быть, во-первых, уменьшение поступлений органических остатков в почву и торможение их гумификации в период накопления биомассы растительностью, во-вторых, усиленная минерализация гумуса в этот период, в-третьих, превращение его самого под воздействием тепла в более подвижные формы и вынос вниз по почвенному профилю обильными в июне осадками. Во всяком случае процесс гумусонакопления, казавшийся всегда самым непоколебимым в степной экосистеме, и тот «заражен вирусом» степной импульсивности.

Накопление карбонатов в степном почвенном теле тоже подвержено значительным колебаниям. Они определяются, прежде всего, наличием или отсутствием воды и углекислого газа в почве. В присутствии этих сообщников углекислый кальций превращается в растворимый бикарбонат и может легко «дезертирывать» из почвенного профиля с нисходящим током воды. В маловодные периоды, наоборот, под покровительством степной растительности происходит осаждение карбонатов в почве. Маятниковый процесс — декальцификация–кальцификация — приводит к неустойчивости верхней

²⁰ Данные И. Л. Клевенской и др. (1979).

границы залегания карбонатов и к изменению их концентрации в верхнем слое почвы.

Колебания солонцового процесса задают степной экосистеме хлопот не меньше, чем карбонатизация и гумусонакопление. Осолонцевание живет как на иголках, в постоянной зависимости от соотношения увлажнения и теплообеспеченности. Степень проявления осолонцевания зависит от количества поглощенного натрия в почве. Соли натрия накапливаются при достаточном обеспечении экосистемы теплом. Тогда растворы, содержащие ионы натрия, двигаясь вверх под влиянием испарения, «ударяют в голову» почвенного профиля. Вынос солей натрия из почвы происходит при обильных осадках.

Изменения растительного покрова еще более подталкивают трансформацию солевого состава. Развитие лугового разнотравья во влажные годы сопровождается поглощением в глубоких горизонтах соединений кальция, обогащением ими верхних горизонтов и вытеснением натрия из поглощающего комплекса почв. В засушливые годы активность биологической трансформации солей в почве снижается. Часто повторяющиеся переувлажнение и пересыхание все время «омолаживают» процесс осолонцевания. В итоге степень неустойчивости гидротермического режима определяет степень солонцеватости степных почв.

* * *

Таким образом, степные экосистемы отличаются от всех других крайней переменчивостью во времени. Эта особенность, проявляющаяся четырьмя эффектами: огромной амплитудностью явлений, их необычайной контрастностью, назойливо частой сменой и бьющей в глаза неритмичностью, — присуща не только климату степей, но и их растительному покрову, животному населению, микробоценозу и даже такому солидному их компаньону, как почва. Все компоненты, как бы стремясь не отстать друг от друга, изоцряются в своем непостоянстве. Изменчивость одного тут же находит отклик и поддержку у остальных. Такое «взаимопонимание» придает явлениям экологической переменчивости в степи особую силу и выразительность.

Времена года и погодные явления в степи



Степь зимой (фото сделано в Убсунурской котловине). На ровных местах и склонах холмов снеговой покров обычно неглубокий, так что не закрывает полностью даже невысокие степные травы. Это позволяет копытным и пищухам всю зиму кормиться «сеном на корню», добываемым из-под снега.

Фото А. Барашковой.

Таяние снега в степи весной идет быстрее, чем успевает оттаять глубоко промороженная почва. Талая вода слабо впитывается мерзлой почвой, и это единственное время, когда в степи ненадолго образуются бурные ручьи и мелководные лужи, иногда целые огромные разливы. Начало апреля в настоящей степи на Южном Урале (Саракташский район Оренбургской области).

Фото С. И. Жданова



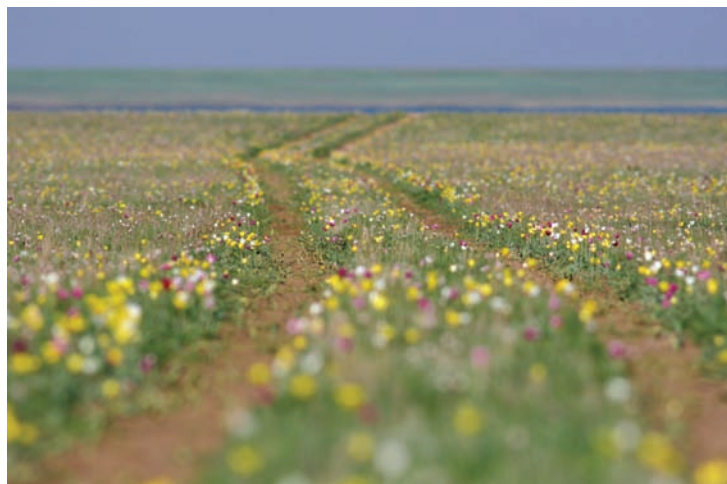
Весной и летом для степей характерны сильные, но стремительные и небольшие по покрываемой территории ливни. Часто можно видеть сразу несколько локальных дождей, идущих в разных местах, тогда как между ними ярко светит солнце. Восточно-казахстанский мелкосопочник, июнь.

Фото И. Смялянского

К концу июня доминирующие в сухой степи (Мугоджары, Западный Казахстан) типчак и ковылок уже почти совсем высохли – это начало ежегодной засухи, наступающей здесь после весеннего пика вегетации.

Фото И. Смялянского





Вся эта пестрота красок – массово цветущие тюльпаны Геснера (Шренка), образующие в начале мая красочный аспект в сухой степи Центрального Казахстана.

Фото М. Кошкина

Примеры аспектов, образованных массовым цветением и плодоношением разных видов ковылей, можно увидеть на вклейке в главе 2, а массовым цветением грудницы – на вклейке в главе 6.

Вспышка массового размножения пруса светлокрылого (*Calliptamus abbreviatus*) в опустыненной степи в долине Эмбы (Актюбинская область, Казахстан).

Фото С. И. Жданова



Фото И. Смелянского

Гнездовая колония розового скворца (*Pastor roseus*) в Восточном Казахстане. Для степей Казахстана и юга России характерны резкие подъемы численности этого вида, часто следующие за вспышкой численности саранчовых.



Фото С. И. Жданова



Глава 5

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ НА ВСЕ СЛУЧАИ ЖИЗНИ

Вред или польза действия обуславливаются совокупностью обстоятельств.

К. Прутков. Мысли и афоризмы

Изложенные в трех предыдущих главах степные возможности наводят на мысль, что «хамелеонству» степей вообще нет предела, что оно — изначальное свойство и движущая сила степной экосистемы. Тем не менее при всех бесконечных трансформациях степь остается степью! Значит, механизмы, амортизирующие ее неумеренную изменчивость, все-таки существуют. Они, прежде всего, должны развиваться на организменно-видовом уровне организации экосистемы. Поэтому нам нужен анализ характера адаптации степных организмов к переменчивости экологической обстановки в степи.

Существование любого организма есть процесс его непрерывного и тесного взаимодействия с различными факторами среды. Суть этой взаимосвязи — ответить на раздражение, идущее от среды, так, чтобы остаться жить. Результатом взаимосвязи, откорректированной длительным естественным отбором, всегда бывает появление адаптации у организма. Адаптация — это специальное наследственно закрепленное приспособление к среде, помогающее организму или избежать действия неблагоприятных факторов, уйдя в сторону, или нейтрализовать их, кондиционировав соответствующим образом внутреннюю среду собственного тела, или предусмотрительно выключить их действие путем направленного преобразования среды обитания. Адаптации могут иметь характер, во-первых, импульсивных поведенческих актов, во-вторых, легко- и быстрообратимых физиологических процессов, в-третьих, необратимых формообразовательных реакций, приводящих к появлению специальных морфологических органов или к изменению всего внешнего облика организма. Приобретение хорошей адаптации в ходе естественного отбора всегда ведет к достижению оптимальной численности вида и ее нормальному воспроизводству. Любой вид в течение многих лет прочно занимающий свое место в рамках какой-либо экосистемы, может считаться хорошо адаптированным к ее особенностям, иначе бы он в ней не удержался. Значит, адаптация — это не роскошь, а лишь «средство передвижения» по дороге смены поколений с одной-единственной целью — не выпасть из ансамбля привычной экосистемы.

В этом плане адаптированность именно к степной экосистеме — особая задача, ибо в условиях «экологической лихорадки», естественной для степи, нужны адаптации, пригодные на все случаи жизни, способные противодействовать огромной амплитуде колебаний экологических факторов, их контрастной и частой смене в очень неровном, плохо «угадываемом» ритме.

СВОЕОБРАЗИЕ АДАПТАЦИИ У СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ

Растениям в степной экосистеме приходится особенно несладко. Как-никак набор адаптивных средств у них по сравнению с животными ограничен. Роковая неподвижность лишает их возможности отойти в сторонку при воздействиях неблагоприятных факторов среды и вынуждает к решительным действиям по их нейтрализации или выключению.

Мощная корневая система, в 10–20 раз превосходящая по массе надземные органы, — особенность, уже привлекавшая к себе наше внимание. Такая организация носит ярко выраженный адаптивный характер. Словно идя навстречу трудностям и опасностям, степные растения, и прежде всего дерновинные злаки, большей частью своей массы располагаются в верхнем 50-сантиметровом слое почвы. Этот горизонт в степной экосистеме наиболее переменчив по увлажнению, но ведь это и единственная «губка», хоть ненадолго впитывающая и задерживающая влагу; над почвой она быстро испаряется из-за жары и ветров. Верхние 50 см степной почвы отличаются наибольшей суточной и сезонной изменчивостью температур, но по сумме аккумулируемого тепла это самое теплое место в экосистеме. Повышенная термичность и наличие влаги обуславливают большую интенсивность биохимических превращений в верхнем слое степной почвы. Именно здесь энергично накапливается и не менее интенсивно расходуется гумус. Но в результате этих трансформаций и порождаемой ими неустойчивости экологической обстановки аккумулятивный горизонт степных почв, как Крез, богат элементами минерального питания растений. Вот в погоне за этими необходимейшими ресурсами степные растения и погрузились «по шею» в почву, сосредоточив там большую часть своей массы и закрыв ею ту амбразуру, откуда не знающий меры пулемет экологической переменчивости бьет с наибольшей изощренностью.

Корневая система у дерновинных злаков имеет вид широкой окладистой бороды с очень большим количеством мелких корешков и корневых волосков, с огромной сосущей поверхностью (рис. 18). Такой орган чрезвычайно мобилен. В сухие годы, выполняя главную задачу — улавливание влаги, корневая система злаков развивает мелкие сосущие корешки; во влажные годы часть их отмирает, зато растут крупные корни — хранилища питательных веществ, которые могут пригодиться в голодное время. За счет этих запасенных впрок ресурсов растения в степи зачастую развивают надземную часть даже при стечении крайне невыгодных погодных условий. Ну, а если в надземной сфере складывается совсем катастрофическое положение, тогда корневая система в сочетании с погруженным в почву комлем, как памятная ячейка компьютера, долго хранит информацию о растении. Дурная погода

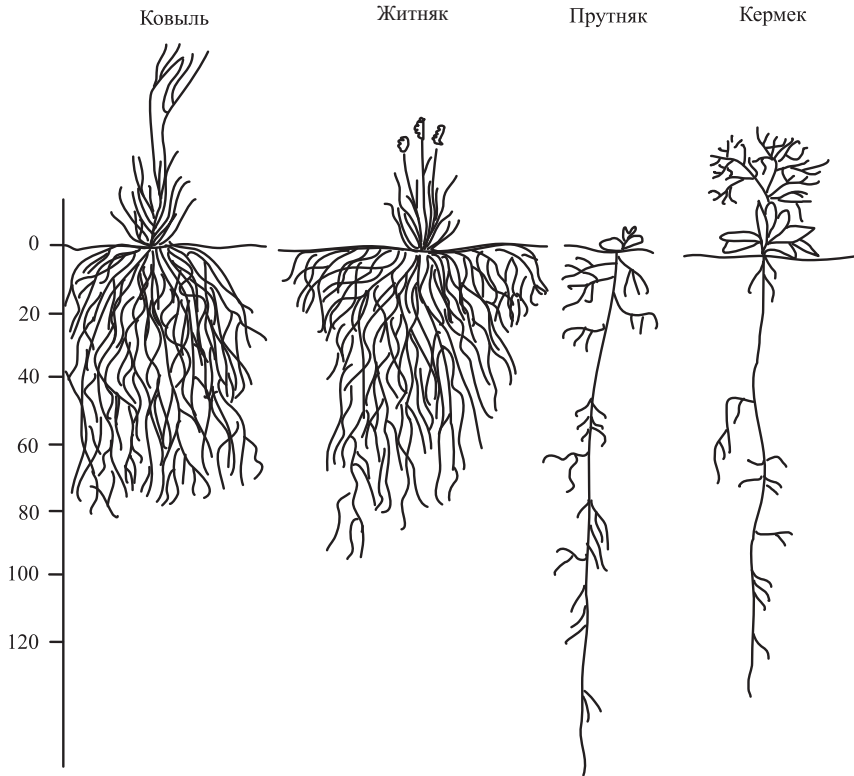


Рис. 18. Различные типы корневых систем у степных растений.

или весенние огневые палы могут полностью уничтожить надземные побеги, но они вновь отрастут при благоприятных обстоятельствах, за счет памятной и запасающей функции подземной части растения.

Степные растения, относясь пристрастно к верхнему полуметровому слою почвы, значительную часть корневой системы для подстраховки опускают в более глубокие слои, где всяких ресурсов намного меньше, но вероятность их гарантированного получения выше. Поэтому около 75% видов всех степных трав, по свидетельству А. А. Горшковой, имеют среднюю и глубинную корневые системы. Особенно длинные стержневые корни у двудольных растений, главный корень которых уходит в глубь почвы на 1,5–2 м. Некоторые ловчачи развивают длинный стержневой корень, который в тех горизонтах почвы, где аккумулируется влага, дает еще несколько этажей разветвленных более мелких корней. Например, так ведет себя в забайкальских степях нителлистник сибирский. Его корневая система вдвойне застрахована от любой экологической случайности.

Корневые системы отдельных особей злаков или других степных доминантов смыкаются между собой, образуя почти сплошную подушку. Лишь в месте стыка дерновин образуются небольшие линзочки относительно свободной от корней почвы (см. рис. 3). Здесь селятся весенние однодольные

эфемероиды со спрятанными под землей корневищами или иными запасными органами, несущими почки возобновления. Их совсем поверхностные корневые системы должны ухватить излишки влаги, не использованные доминантами. Сосущие корни эфемероидов, постоянно живущих под угрозой быстрого иссушения почвы, способны развиваться в течение нескольких часов после увлажнения. Многие эфемероиды запасают питательные вещества в луковице. Свой цикл развития такие растения проходят рекордно быстро — за 1–1,5 месяца*.

Во всех описанных случаях мощные и мобильные системы подземных органов в качестве органов-хранилищ питательных веществ являются великолепным адаптивным средством, имея которое можно безбедно пережить любые крайности характера степной экосистемы.

Многие адаптации степных растений направлены на максимально эффективное использование короткого вегетационного периода степного лета. Перепады температур, сильные ветры, колебания испаряемости, сбой в снабжении экосистемы влагой обусловили выработку у типичных степных растений таких адаптивных механизмов, которые могут моментально включаться и выключаться, успевая за переменами в экологической обстановке.

Адаптации к снижению транспирации воды при дыхании являются важнейшим качеством степных растений, предохраняющим

их от потерь воды. Лесным жителям такие премудрости вообще не нужны. Пустынные растения имеют для этой цели приспособления абсолютного толка: это и полное отмирание надземных частей, и выработка мощных и вечных предохранительных покровов, и превращение листьев в колючки. Все эти необратимые адаптации, сильно уменьшающие транспирирующую поверхность растения, отобраны в ходе эволюции, в расчете на постоянный дефицит влаги. Однако снижение транспирации, связанное с закрытием устьиц, приводит к падению интенсивности фотосинтеза и прекращению по этой причине продуцирования органического вещества.

Коротковегетирующие степняки «изобрели» очень гибкие адаптивные устройства для снижения транспирации**.

Идеальным примером могут служить листья ковылей. Нижняя их сторона гладкая, верхняя имеет характерные желобки или бо-

* Эфемероидов нужно отличать от эфемеров: первые — многолетники, чьи подземные органы живут от нескольких лет до десятилетий, эфемерна только их надземная часть, обычно включающая и генеративный побег — цветок или соцветие, приносящие семена. Притом эта надземная часть еще и появляется не каждый год. Эфемеры же эфемерны целиком. Это короткоживущие однолетние растения, стремительно проходящие весь цикл развития от семени до нового семени в наиболее благоприятный сезон. В западной половине степного пояса это обычно весна, в восточной — вторая половина лета. Эфемероиды типичны для степей и экосистем средиземноморского типа, также существующих в засушливом климате. Эфемеры тоже многочисленны в обеих этих экосистемах, но настоящее их царство — пустыни.

** Казалось бы, тут одной из базовых адаптаций должен быть C_4 -путь фотосинтеза, о котором говорилось в примечании на с. 69—70. Но в действительности все не так просто. C_4 -растения, видимо, сыграли важную роль в эволюционной истории травяных экосистем и сейчас занимают лидирующие позиции в тропических и субтропических саваннах, а также в прериях Северной Америки и травяных экосистем ▶▶

» умеренного пояса Южного полушария. Но большинство доминантов евразийских степей всех типов (в том числе различные ковыли, житняки, типчаки, тонконоги, кострец береговой, а из двудольных, например, нителистник сибирский) относятся к «стандартному» C_3 -типу. C_4 -растения играют заметную роль только в сухих и опустыненных степях, но не злаки, а маревые (кокпек, камфаросма, биюргун и др.) и представители некоторых других семейств двудольных.

розды. Устьица располагаются на верхней стороне по бокам ребрышек, разделяющих борозды (рис. 19). В зависимости от погоды такие листья могут сворачиваться вдоль или разворачиваться. При свертывании в сухую погоду устьица оказываются погруженными в замкнутую камеру, где скапливается влажный воздух, задерживающий испарение. В сырую погоду пластинка распрямляется, предоставляя устьицам возможность дышать «полной грудью».

Способность листьев ковыля в зависимости от погоды разворачиваться и складываться объясняется изменением тургорного давления внутри определенной группы клеток ткани листа. Не получая достаточного количества влаги, они уменьшаются в объеме, становятся дряблыми и не могут удерживать пластинку листа в развернутом виде. Включаясь и выключаясь в зависимости от переменной экологической обстановки, этот механизм работает ровно столько, сколько надо. Например, весной устьица ковыля Лессинга открыты в общей сложности шесть часов в течение дня, а летом в жару — только два²¹. Такая филигранная точность позволяет использовать каждую полезную минуту дефицитного рабочего времени степной экосистемы.

Адаптации к расселению у степных растений тоже настроены на крайнюю переменчивость экологической обстановки. «Непредсказуемость» усло-

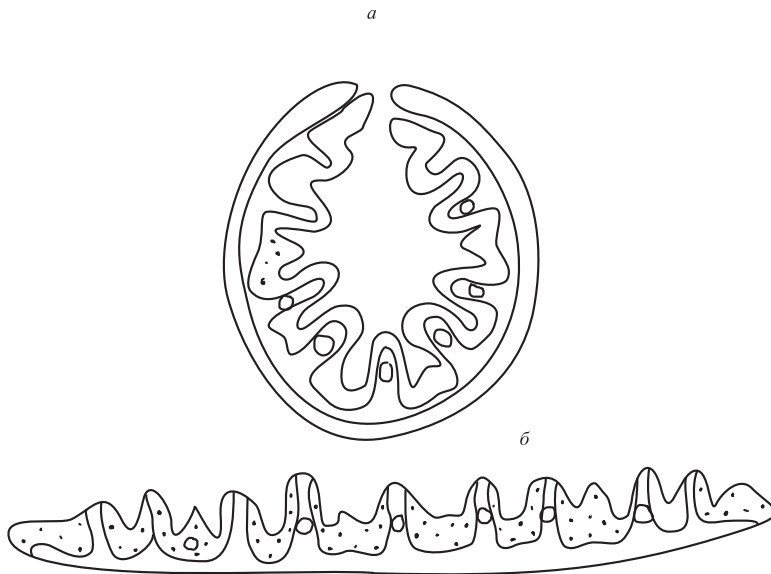


Рис. 19. Пластинка листа ковыля в свернутом (а) и развернутом виде (б) (поперечный разрез).

²¹ Данные по Г. Вальтеру (1975).

вий в степной экосистеме способствовала естественному отбору таких растений, размножение которых не зависит от отсутствия или наличия фактора, препятствующего ему. Переменная обстановка не позволяет достаточно эффективно работать в степи насекомым-опылителям. Исключено и перенесение зародышей с водой — ее мало! Она бывает редко и не всегда вовремя. Зато ветер в степи — дело обычное. Соответственно анемохория, т. е. распространение ветром, типична среди степных растений.

Обратимся за примером к самому характерному жителю степи. Главной особенностью цветка ковыля (кроме трех тычинок и завязи с двумя простыми рыльцами, зажатыми меж двух чешуек) является наличие так называемой ости. Это очень длинный, коленчато согнутый придаток, сидящий на более крупной чешуйке цветка. Когда из оплодотворенной завязи ковыля начинает развиваться плод, цветковая чешуя с остью плотно охватывает его и вместе с ним отваливается от материнского растения. Ость играет роль парашюта (рис. 20). Подхваченная порывом ветра, она переносит плодик-зерновку на значительные расстояния*.

Когда ветер стихает, плод ковыля приземляется, имея центром тяжести тяжелую зерновку. Зерновка снизу тонко заострена, поэтому хищно врезается в землю. У самого кончика зерновки близ ее острия имеется ершик — венец обращенных назад волосков, расположенных так, чтобы служить якорем. Далее еще хитрее! Зерновка начинает ввинчиваться в почву. Нижняя часть ости ковыля, лишенная волосков, обладает особой гигроскопичностью. В сухую погоду она винтообразно закручивается, во влажную же раскручивается, в любом случае зарывая плод все глубже и глубже. Такая универсальность описанной адаптации позволяет ковылю сделать распространение своих плодов независимым от превратностей капризной степной погоды.

«Перекасти-поле» — еще одна характерная форма анемохории. У ряда степных трав стебель генеративного побега сильно и многократно ветвится и по мере созревания высыхает, превращаясь в ажурную, но прочную шарообразную конструкцию, содержащую семена и способную легко отламываться от основания стебля (см. рис. 20). Пе-

* Как ни странно, точно не определено, на какие именно. Достоверно известно, что достаточно большое количество зерновок улетает от материнского растения на 120 м и более.

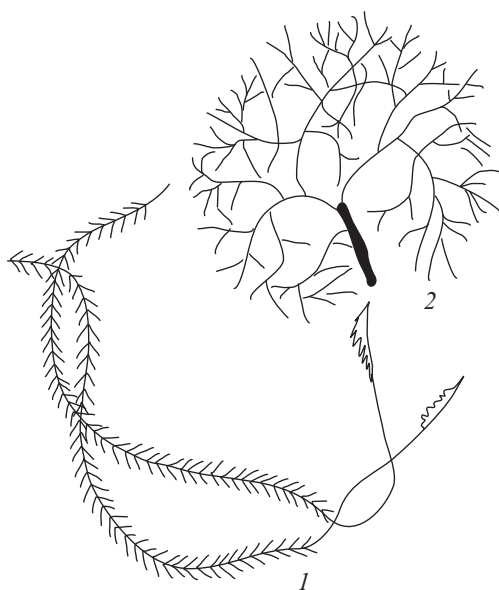


Рис. 20. Формы приспособлений к расселению у степных растений. 1 — ость ковыля, 2 — перекасти-поле.

рекати-поле — собирательное название такой конструкции, свойственной множеству растений, относящихся не только к разным видам, но даже ко многим различным семействам*.

* Например, это такие степные виды: зопник клубненосный и котовник украинский из губоцветных, резак зонтичный, по несколько видов катрана, тринии, морковника и других зонтичных, различные виды кермека, качима, солянок, ремень татарский и пр.

Когда у этих растений заканчивается созревание семян, высохшее к тому времени соцветие от сильного порыва ветра или от прикосновения отламывается. Шаровидный, легкий, с большой парусной поверхностью колобок, подхваченный ветром, перекачивается, иногда совершая небольшие перелеты, на километры. Плоды этих растений — обыч-

но сухие коробочки. Особые волоски, расположенные в коробочках перпендикулярно стенкам, обеспечивают постепенное, по одному, высыпание семян во время сильных толчков на неровностях микрорельефа. И снова никакая экологическая переменчивость не мешает равномерному рассеиванию семян и их приземлению не где попало, а именно там, где есть ямки с влажной почвой. Для более мезофильного, чем злаки, разнотравья это обстоятельство крайне важно. Такой адаптивный механизм, как и ранее описанные, тоже может включаться и выключаться при необходимости. А уж необходимость в степи всегда есть!

Итак, адаптации степных растений, в отличие от пустынных или лесных, — не просто морфологические, раз и навсегда измененные качества, а приспособления, которые носят поведенческий характер.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В СТЕПИ

Степи не могут «пожаловаться» на отсутствие крупных животных, всегда украшающих любой ландшафт. Только в степной зоне Евразии встречается, по свидетельству А. Н. Формозова, 92 вида млекопитающих (не считая давно истребленных дикого тура, равнинного зубра, тарпана). Из них 31 — эндемики, т. е. виды, не встречающиеся за пределами степной полосы. Значит, у них адаптации к местным особенностям должны быть очень выразительными. Наиболее типичными представителями степной фауны являются крапчатый и малый суслики, степная пищуха, степной сурок, большой тушканчик, джунгарский хомячок, степные антилопы сайгак и дзерен (рис. 21). Адаптации степных млекопитающих были предметом повышенного интереса выдающихся советских экологов С. И. Огнева и А. Н. Формозова, данными которых мы будем широко пользоваться в этом разделе.

Открытость ландшафта — важнейший фактор, к которому вынуждены приспосабливаться степные млекопитающие. Низкорослость травостоя влечет за собой неустойчивость экологической обстановки в степи. Это и резкие внезапные перемены освещения, тепла, ветра, влажности; и внезапность появления врагов, чаще всего хищных птиц, камнем падающих с неба на добычу; и постоянное движение степного травостоя, обуславливающее зыбкость зрительного и слухового восприятия.

Один из главных адаптивных ответов степных млекопитающих на подобные проявления экологической переменчивости — жизнь в норах и свя-



Рис. 21. Наиболее типичные представители степных млекопитающих (масштабы не соблюдены). 1— кулан, 2 — дзерен, 3 — сайгак, 4 — сурок, 5 — цокор, 6 — суслик, 7 — земляной заяц, 8 — степная пищуха, 9 — слепыш, 10 — джунгарский хомячок.

занные с этим особенности морфологии, физиологии и образа жизни: маскирующая окраска и криптическое поведение, способность к быстрой и точной ориентации во времени и пространстве, особые суточные и сезонные ритмы индивидуального развития.

Интенсивное использование подземного яруса относится к наиболее выдающимся достижениям степных животных на их адаптивно-эволюционном пути. Жизнь 72 из 92 видов степных млекопитающих Евразии связана с норами. Таков же приблизительно процент норников и в других степных районах мира. Копательная работа по перестройке или ремонту нор — одно из основных занятий степных млекопитающих*.

Строение тела роющих зверьков хорошо отражает особенности их образа жизни. Туловище у них всегда короткое, овальное. Морда тупая. У норников, ведущих полностью или преимущественно подземный образ жизни и не видящих белого света, недоразвиты уши и глаза. Такими отшельниками, «не желающими» видеть и слышать степные неурядицы, являются североамериканский гофер, евразийские слепушонка, слепыш и цокор (см. рис. 21). Земляные работы — очень тяжелое занятие даже для людей, поэтому морфологические адаптации к ним не производят большого эстетического впечатления. Голова у слепышей, например, широкая, сверху уплощенная, спереди округленная, широкий нос покрыт толстым слоем ороговевшей кожи. Не бог весть как красиво, зато удобно! Обладая такими «шанцевыми инструментами», подземный житель в мгновение ока удирает от любой опасности.

* Основные строители нор в степях — грызуны и зайцеобразные (пищухи, в некоторых регионах и кролики).



Рис. 22. Передняя лапа цокора.

Большинство степных землероев отличаются редукцией или слабым развитием хвоста, только мешающего в подземной тесноте. Если рытье производится передними лапами, то они широкие, плоские, с мощными когтями. Например, передняя лапа цокора имеет когти на первом и пятом пальцах — небольшой длины, на втором и четвертом — побольше, а на третьем, в середине, самый длинный и сильный. Он и два смежных с ним играют главную роль при копании (рис. 22).

Лапы с когтями — не единственное приспособление, «придуманное» степными млекопитающими для землеройных работ. У слепыша процесс копания осуществляется с помощью огромных, торчащих вперед передних зубов — резцов. Люди только шутят, когда в порыве энтузиазма клянутся «зубами грызть землю». Природа такими вещами не шутит. У тех же слепышей в связи с формой резцов изменяется строение мягких частей ротовой оболочки.

Расстояние от основания резцов до ноздрей у них и других приспособленных к рытью зверьков заметно уменьшается. Просвет ротового отверстия практически полностью загораживают впечатляющие резцы.

Приобретение способности к рытью невольно подтолкнуло обладателей этого достоинства к попытке переделать среду своего обитания так, чтобы как можно меньше ощущались ее неприятные воздействия. Эволюция в этом направлении привела к естественному отбору видов, умеющих устраивать норы. Нора — место, где в условиях экологической переменчивости можно комфортабельно переждать неблагоприятное время и откуда в удобные и нужные моменты не затруднительно делать экскурсии «в свет» за пищей и прочими надобностями. Нора — это место, где зверьки спасаются от летнего зноя и зимней стужи, где хранятся и оберегаются от врагов запасы корма, где выводится и воспитывается потомство. Изолированная от внешнего мира нора с ходами, забитыми земляными пробками, имеет относительно постоянные температуру и влажность. Хитрый лабиринт ходов служит убежищем от врагов.

Норы бывают разные. Есть относительно простые, как у большого тушканчика — наклонный коридор с одним черным ходом, почти доходящим до поверхности почвы. Есть норы посложнее, даже с теплым туалетом, как у сурков. Строение нор играет столь большую роль в жизни этих зверей, что выбор места для поселения у них всегда зависит от возможности устроить надежное убежище.

Давно обитаемые норы имеют ряд пустующих ходов и тупиков, в которых преследуемый хищником суслик или сурок может укрыться и, если нужно, зарыться, оставив после себя земляную пробку. Длина такой пробки

в норах сурков достигает 1,5–3 м. Она сцементирована пометом и настолько крепка, что при раскопках норы ее долбят киркой. Удобные для поселения места используются сурками в течение столетий, поэтому здесь, как следствие частой пристройки ходов и камер, вырастают холмики земли диаметром до 15–20 м, которые являются почти обязательной деталью интерьера степной экосистемы. Роль таких холмиков многозначна. Они служат защитным накатом сурчиного блиндажа; с них во время дождей скатывается вода, которая могла бы попасть в нору; с холма, как с дозорной вышки, удобно обозревать окружающее открытое пространство*.

Адаптивные особенности ориентации в условиях открытого ландшафта необходимы, как воздух. Разреженность и низкорослость степного травостоя — причина естественного отбора в степных экосистемах животных, способных легко ориентироваться с помощью зрения и связываться друг с другом посредством оптических и акустических сигналов.

Главная защитная реакция у норников — это поспешное бегство в нору. Однако приспособленное для рытья тяжелое тело, короткие конечности с длинными неудобными при беге когтями, привычка к малой скорости передвижения делают норного зверька очень неуклюжим на поверхности почвы. Поэтому для него важно как можно раньше заметить частую в степи опасность или получить предупреждение от соседа, чтобы выиграть время, необходимое для бегства. При выходе из норы суслики и сурки** обстоятельно и многократно осматривают местность, вытягиваясь в рост и присев на задние лапы. Стойка «столбиком» — характерный ландшафтный признак степей. Так ведут себя не только грызуны, но и хищники, особенно куньи (ласка, хорь, перевязка). Норные грызуны, чтобы иметь хороший обзор, специально предпочитают места с низким разреженным травостоем, где и селятся большими колониями.

Колониальность — важнейшее адаптивное дополнение к особенностям ориентации у норных степняков. Плотность населения сурков может составлять 200–300 особей на гектар. Норы, занятые отдельными семьями, обычно находятся недалеко друг от друга и соединены сетью дорожек, позволяющих передвигаться с наибольшей для вида скоростью. Так что пасущиеся на травке около норы зверьки видят и слышат значительную часть соседей и внимательно, не хуже людей, держат их в поле зрения и всегда без промедления реагируют на их сигналы. Система наблюдения и оповещения настолько совершенна, что хищнику очень трудно подобраться к своей жертве незамеченным. О важности для степных зверьков «сарафанного радио» говорит

* В условиях плоских степных водоразделов даже самое небольшое возвышение дает очень существенное расширение обозреваемого пространства и возможность увидеть ближние окрестности хоть чуть-чуть сверху. Это значит, что хищника, конкурента или иную опасность можно заметить немного раньше. Нечего и говорить, что для сурка или суслика в случае опасности даже малейшее выигранное время может оказаться критически важным, чтобы успеть нырнуть в спасительную нору.

** А равно и многие другие норные грызуны — полевка Брандта, пеструшка, монгольская песчанка и другие.

простой пример. Сурки, оказавшиеся без соседей, например после обработки части территории ядохимикатами, становятся пугливыми и подавленными, мало пасутся, и в итоге для них уменьшается вероятность успешно перезимовать. При малейшей возможности одиночки за сотни метров собираются в новые колонии.

Маскирующая окраска и поведение помогают норникам избегать встреч с наземными врагами. Степные грызуны обычно имеют окраску, схожую с цветом сухой травы (суслики, сурки, пеструшки) или оголенной почвы (джунгарские хомячки и др.). Характерная особенность поведения мелких зверьков в момент опасности — распластывание по земле. Эта реакция изменяет очертания тела, помогает до минимума сократить тень и обеспечивает максимальный эффект маскирующей окраски. Только в открытой степи, где весь день в небе, как дамоклов меч, висят хищные птицы, безобидная тень может быть смертельно опасна. Мгновенное распластывание спасает степного норника от гибели. У лесных зверьков близкого со степняками облика реакция распластывания отсутствует.

Сложные и контрастные ритмы поведения — одно из главных адаптивных средств к перенесению общей экологической аритмии в степи. Большая часть жизни сурков и им подобных животных проходит в норах. Это 7–8 месяцев ежегодной зимней спячки, ночной и дневной отдых летом. Вне норы эти зверьки проводят лишь несколько часов кормежки. Сюда же можно отнести и вынужденные переходы на новые участки при переселении. У других степных грызунов — полевок Брандта или совсем уж подземных жителей, вроде слепыша, — время пребывания снаружи еще более ограничено.

Отсутствие достаточной тени, сильное нагревание поверхности почвы в летние месяцы вызывают резкие изменения суточной активности. Виды, которые весной и осенью бывают деятельны в течение всего светового дня, летом выходят кормиться только прохладным утром. Жадные и прожорливые суслики-подростки иногда пасутся и в жаркие часы, но при этом регулярно через каждые 8–10 минут заскакивают в нору для охлаждения.

Зимняя спячка — наверное, самое выразительное приспособление поведенческого толка к экологической аритмии и сезонным контрастам степного климата. Девятнадцать видов млекопитающих в степи владеют таким замечательным адаптивным свойством, как умение хорошо отоспаться. У наиболее типичных обитателей степи спячка начинается еще летом и продолжается 7–8 месяцев. Особенностью спячки степных зверьков является свойственное им образование зимовочных групп. Зверьки спят теплой компанией, прижавшись друг к другу: в тесноте, да не в обиде. Уровень обмена у них при таком способе сна снижается на 25–35%, что позволяет экономнее расходовать накопленные за лето в подкожном слое жира энергетические ресурсы, растягивая их на долгую и холодную степную зиму. Засони-грызуны сбивают с привычного летнего ритма и хищников. Недоступность находящихся в спячке травоядных резко ухудшает условия охоты лисиц и корсаков, вынуждая их пускаться в дальние странствия на поиски пищи. Дальние миграции — тоже характерная степная адаптация, особенно свойственная стадным копытным.

Адаптации к наземному образу жизни в степи направлены чаще всего на избегание нечаянностей, реже — на кондиционирование среды обитания.

Наземные жители по числу видов намного уступают норникам. Важнейшие из них — копытные. Из парнокопытных здесь встречаются антилопы сайгак и дзерен (а в высокогорных степях Тибета еще тибетская газель и тибетская антилопа — оронго), в горных и сопочных степях — архары*, из непарнокопытных — кулан (на Тибете — близкий к нему кианг) и лошадь Пржевальского, вытесненные в XIX в. из степи в пустыню**.

Для копытных животных открытость ландшафта — фактор, еще более сильно влияющий на характер адаптации, чем для норников. Экологическая переменчивость побуждает наземных животных быстро перемещаться на десятки и сотни километров в поисках приемлемых для нормальной жизни условий. Кочевки копытных отличаются большой нерегулярностью и зависят от урожая степных растений, состояния водопоев, характера снежного покрова и тому подобных факторов, крайне неустойчивых в степи***.

Выносливость и большая скорость бега — качества, совершенно необходимые при непоседливом образе жизни. Сайгаки развивают скорость бега до 80, дзерены — 65–70 (до 80), куланы — 60–70 км/ч. Такую сумасшедшую скорость эти животные могут поддерживать недолго, 10–20 минут, но в более размеренном темпе бегут долго и неутомимо. Ежесуточное перемещение стад сайгаков на 35 км — обычное дело. Известны случаи нахождения самок сайгаков с месячными сайгачатами в нескольких сотнях километров от того места, где они родились. Дзерены за сутки перемещаются, обычно, на 7–16 км, максимум — до 30 км.

Однако, как и полагается в условиях экологической аритмии, сайгаки и дзерены вовсе не носятся непрерывно взад-вперед по степи, как угорелые. В их жизни бывают и спокойные дни. Относительно оседлую жизнь антилопы ведут в периоды рождения молодняка. «Вероисповедание» этих животных неизвестно, но самцы сайгаков и дзеренов содержат гаремы. В ответственный период их формирования животные тоже предпочитают оставаться на месте.

* Несколько видов или подвидов (есть разные мнения) диких баранов — архаров обитают в степных мелкосопочниках и горных степях Казахстана, Южной Сибири, Монголии и Китая.

** Лошадь Пржевальского к середине XX века в природе была полностью выбита и сохранилась как вид только в европейских зоопарках. Начиная с середины 1980-х гг. предпринимаются более или менее успешные попытки вернуть ее в природу, прежде всего в степи Монголии и Китая, а также в пустынные местообитания Казахстана, Узбекистана и тех же Монголии и Китая. Большая вольная популяция лошади Пржевальского сформировалась в Чернобыльском радиоактивном заповеднике, в условиях лесостепного ландшафта. С 2003 г. существует проект создания полувольной популяции лошади Пржевальского в степях России — на территории Оренбургского заповедника.

*** Все степные антилопы имеют (или имели в прошлом) постоянные направления кочевок: от зимних пастбищ к местам отела («родильным домам»), от тех — к летним пастбищам и потом обратно к зимним. Конкретные маршруты год от года меняются в соответствии с импульсивной степной средой, но районы летовок, зимовок и отела и коридоры миграций сохраняются десятилетиями и даже веками. Другое дело — перемещения архаров и диких лошадей. Эти степные копытные, видимо, никогда не совершали по-настоящему дальних миграций, обходясь сравнительно небольшими сезонными передвижениями между разными склонами сопок и хребтов или высотными поясами в горах.

Как адаптация к экологической аритмии, показательны весенние миграции беременных самок сайгаков и дзеренов в богатые сочным кормом ровные районы степи. Во времена высокой численности сайгака в таких местах, называемых «родильными домами», собирались десятки тысяч самок, до 30 самок на гектар; в «родильных домах» дзерена скапливается до 100 тысяч животных. В ноябре – декабре у степных антилоп происходит спаривание, тогда самки пасутся на очень ограниченном участке. Место спаривания занимает несколько сотен метров. Самец сайгака в этот период ест только снег. Каждый самец удерживает около себя 5–10, а самые отважные и выносливые – 40–50 (у дзерена и до 60) самок. Самец отбивает попытки соперников угнать часть гарема. Сами посудите, какой выносливостью надо обладать, чтобы, сидя на снежной диете, устраивать еще гладиаторские бои друг с другом! При таком образе жизни самцы сильно слабеют, поэтому несколько позже во множестве гибнут. Возникают колебания численности, которые сочетаются с условиями экологической переменчивости, и в частности с изменением запасов кормов. Впрочем, снижение числа особей вполне компенсируется специально адаптированными к степным нечаяностям особенностями копытных.

Стадность — одна из таких особенностей. Для стада характерна тесная связь составляющих его особей между собой и филигранная согласованность их поведения. Это, прежде всего, облегчает защиту слабых членов стада, главным образом молодых, от нападения крупных хищников. Чтобы успешно охотиться на таких реактивных животных, как сайгаки или дзерены, образующих к тому же гигантские стада до 10 тысяч голов, волки тоже сбиваются в стаи по 15–20 зверей и действуют сообща.

Стада в 50–100 голов были характерны для степных куланов. Судя по описаниям натуралистов, в XIX в. встречались куланы скопления до 1000 голов*. Стадность помогает спастись от степного ветра и морозов. Развернувшись

* Сейчас этих животных в степях не осталось. Они сохранились только в пустынях Туркменистана, Ирана и Монголии, маленькие восстановленные популяции существуют в пустынях Казахстана и Узбекистана (близкий вид или даже подвид обитает в высокогорных опустыненных степях Тибета, но и он балансирует на грани исчезновения). Однако еще в середине XIX века куланы широко населяли степные экосистемы Казахстана и Монголии, доходя на север до лесостепи Западной и Восточной Сибири.

** Такие же формы поведения свойственны обитающей в природных условиях лошади Пржевальского и вольно живущим домашним лошадям аборигенных степных пород.

задом к ветру и сбившись в плотную кучу, куланы собственными телами создают для молодых укрытие. Да и температура кондиционированной таким способом среды внутри куланьего кольца гораздо выше, чем снаружи. Во главе стада стоит сильный самец. Идя впереди, он и еще несколько крепких особей копытами разбивают снеговую корку. Из этих копанок молодые слабые члены стада достают корм**.

Сигнализация и ориентация при стадном образе жизни — адаптации просто незаменимы. В условиях открытого степного ландшафта для видов, способных развивать большую скорость бега, наибольшее значение имеют оптические сигналы. Акустические сигналы легко заглушаются шумом ветра и топотом копыт бегущих многочисленных животных. Непрерывные, глухие,

очень низкие крики сайгаков предназначены для ближайших членов стада и слышны только на близком расстоянии. Зато опознавательное пятно сзади, так называемое «зеркало», и характерные «смотровые прыжки», когда грациозные животные прыгают круто вверх, держа туловище почти вертикально, заметны издалека. Благодаря четкой сигнализации и ориентации огромное стадо сайгаков представляет собой легкоуправляемый механизм. На скорости 80 км/ч стадо с поразительной согласованностью выполняет сложнейшие маневры, например мгновенный поворот на 90°.

Подводя итог разделу о млекопитающих, отметим, что экологическая переменчивость степных экосистем привела к появлению у крупных животных целого ряда адаптивных особенностей. Перечислим важнейшие из них: 1) смещение большей части видов в подземный ярус; 2) выработка сложного поведения, рассчитанного на резкую внезапную перемену экологической обстановки; 3) возникновение морфологических структур, отражающих адаптированность к мгновенной смене вертикальных ярусов экосистемы или горизонтальных пространственных участков. Далее обратимся к насекомым, мелкие размеры которых делают их еще более зависимыми от экологической неустойчивости степных экосистем.

НАСЕКОМЫЕ В СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Разнообразие насекомых в степях достигает многих сотен видов. Тем не менее фоновых представителей, имеющих большую численность и потому наиболее заметных среди других, не так уж много. Поскольку они фоновые, да еще и немногие, им будет уделено повышенное внимание при анализе адаптации.

Топологические адаптации, т. е. склонность к предпочтению определенной пространственной части экосистемы, у насекомых степи выражены так же ярко, как у растений и млекопитающих. Однако в этом плане насекомые, увы, не оригинальны. Более 95% шестиногого населения в той или иной мере связано в своей жизнедеятельности с верхним слоем почвы, т. е. с тем подразделением экосистемного хозяйства, где амплитуда колебаний ведущих экологических факторов наиболее велика, где эти колебания часты, экологические ситуации контрастны, а ритмы всех изменений очень сбивчивы. Тем не менее именно в головной части степных почв встречаются не только те насекомые, которым кроме почвы деваться некуда (низшие), но и те, что в других ландшафтах свободно обходятся без нее. К последним относятся, например, жуки-усачи и чернотелки.

Многие насекомые, в лесной зоне слабо связанные с почвой, в степи накрепко соединяют с ней свою судьбу. Это одно из проявлений известного экологического правила «смены ярусов обитания», сформулированного М. С. Гиляровым. Усиленную тягу к почве испытывают в степных экосистемах многие мухи, бабочки, жуки. Даже у насекомых с неполным превращением, с личинкой-акселератом, которая, повзрослев еще в яйце, появляется на свет уже похожей на имаго, связь с почвой очень велика. Подстилочных клопов в полосе степей несравненно больше, чем в лесной.

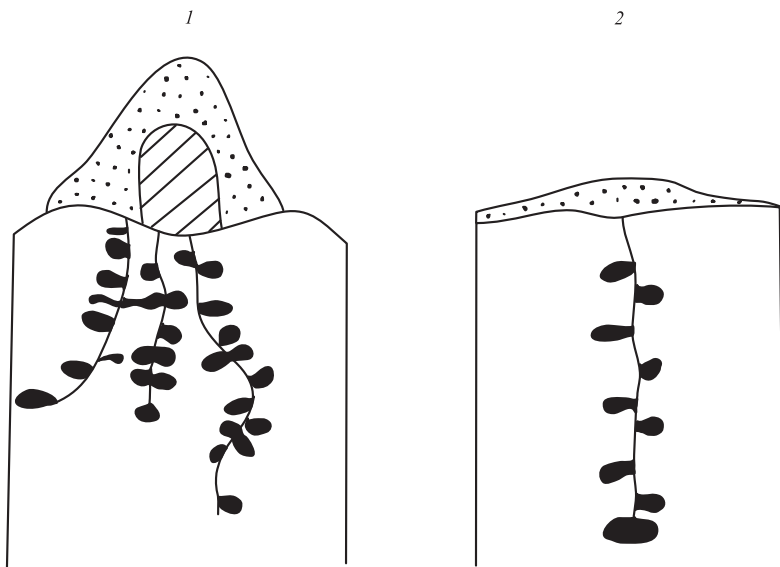


Рис. 23. Типы муравьиных гнезд. 1 — лесного рыжего муравья (*Formica rufa*), 2 — степного медового муравья (*Proformica epinotalis*).

Муравьи, которые в лесах строят огромные гнезда с высокими надземными куполами, в степях начинают испытывать особое пристрастие к почве. Ближайшие родственники рыжих лесных муравьев, «презрев» родовые традиции, устраивают в ней глубокие гнезда почти или совсем без насыпного надземного конуса (рис. 23). Однако, живя в почве, степные муравьи, как и лесные, неослабно и жестко контролируют все ярусы экосистемы.

Тяга насекомых к почве в процессе эволюции степных экосистем оставила неизгладимую печать на их морфологическом облике.

Форма тела, фиксированная у насекомых неподатливым хитином, — структура необычайно тяжелая на эволюционный подъем. Чтобы в популяции начала меняться форма тела, нужны потрясения небывалые! Обратимся за примером к чернотелкам, которые прошли через них еще на своей прародине, в лесах. Там под влиянием общей планетарной аридизации они были вынуждены выбираться из излюбленной ими древесной трухи под кору деревьев, на поверхность коры и даже в подстилку. Соответственно естественный отбор «работал» в пользу определенных, удобных для новых субстратов обитания, форм тела. Однако чернотелки в своих адаптационных претензиях изрядно «перестарались». Обретенные приспособления оказались пригодными на большее, чем освоение подкорового пространства или лесной подстилки.

Оккупировав степь, чернотелки были вынуждены осваивать принесенное ими из леса адаптивно-морфологическое наследство, которое пришлось как нельзя кстати при завоевании почвы. Вторжение в нее у степных видов чернотелок шло тремя путями. Во-первых, по существующим в почве трещинам. Карбонатизированное или осолонцованное степное почвенное тело

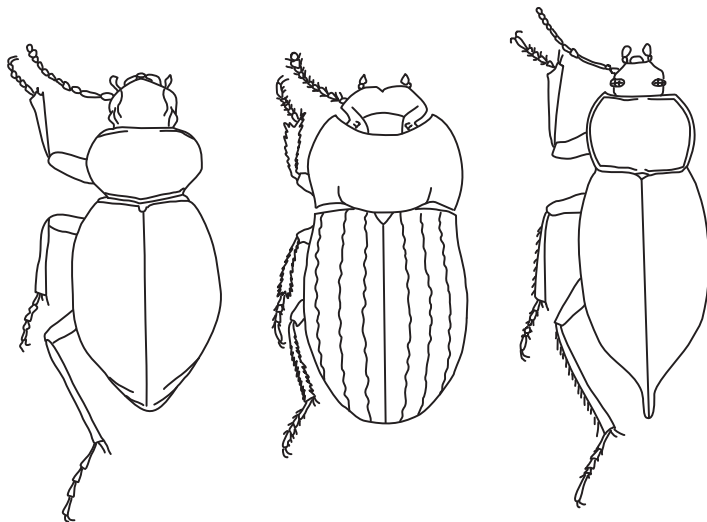


Рис. 24. Формы тела жуков-чернотелок.

под тяготами гидротермических забот бывает густо изборозжено глубокими морщинами. Кроме того, трещины всегда есть вдоль стержневых корней двудольных растений. Во-вторых, войти в почву, «не постучав», можно и по норам грызунов, которыми изобилует степная экосистема. В-третьих, гумусовый слой степных почв не настолько тверд, чтобы его не могли прокопать насекомые, огромная мускульная сила которых общеизвестна.

Умение протискиваться в почву по узким трещинам привело в процессе эволюции к отбору имаго чернотелок с формой тела в виде песочных часов (рис. 24). Подвижное шарнирное сочленение округлых передне- и среднегруди обеспечило максимально возможную для бронированного тела жука гибкость переднего отдела. Эта гибкость и помогает ему с помощью вихляющих изгибов тела быстро и эффективно внедряться в трещину. Образцами жуков с таким обличьем могут служить чернотелки родов тентирия, анатолика, микродера.

Чернотелки, активно самостоятельно закапывающиеся, стали независимыми от наличия готовых укрытий. В результате такие роющие жуки могут более широко заселять степное пространство или, наоборот, концентрироваться на участках, благоприятных в кормовом и микроклиматическом отношении. Это дает им преимущества в борьбе за существование по сравнению с теми сородичами, которые пользуются норами грызунов и привязаны к ним, как нитка к иглке.

Наиболее общая черта во внешнем облике имаго роющих чернотелок — их почти квадратная форма тела. Эти жуки похожи на танки. Их коренастые надкрылья имеют широкие угловатые плечи. На них опирается тоже вполне богатырская переднегрудь и угловатые края переднеспинки, которые ладно ложатся на плечи надкрылий (см. рис. 24). Такое строение гарантирует прочность сочленения передне- и среднегруди, обеспечивающую надежную опору

для переднего отдела тела, необходимую при трудоемкой копательной работе. Другая особенность роющих чернотелок — расширенные и уплощенные голени передних ног (см. рис. 24). При этом средние и задние ноги сохраняют простое строение. Расширенными, как лопата, передними голеними чернотелки разгребают частицы почвы, а средними и задними ногами выбрасывают накопившийся в норке материал.

Характер адаптации к рытью сильно зависит от свойств субстрата. Механический состав степных почв, как известно, бывает разным. Особенности адаптации конечностей чернотелок к этому обстоятельству хорошо охарактеризованы ленинградским энтомологом Г. С. Медведевым. На плотных глинистых почвах наиболее «узким местом» при закапывании является преодоление механического сцепления частиц субстрата. Решение этой задачи у роющих обитателей плотных почв пошло по пути перенесения всего усилия копательного органа на отдельные точки, лежащие на более или менее оттянутом, наружном вершинном углу передних голеней (см. рис. 24). Этим «кетменем» жук постепенно отскребывает мелкие частички почвы.

У чернотелок, предпочитающих рыхлые почвы легкого механического состава, «кетмень» на голени отсутствует за ненадобностью, но голени особенно сильно расширены и у многих видов имеют извилистый край для уменьшения трения о сыпучий субстрат; из-под такой голени песок высыпается, как между пальцев. На внутреннем краю голеней описываемых чернотелок часто имеется плотная щеточка волосков и щетинок, необходимая в качестве «метлы».

Тело и конечности обитателей нор имеют промежуточные формы между двумя, описанными выше. К ним относятся, например, крупные медляки (представители рода *блапс*).

Замечательные особенности организации степных насекомых, позволяющие им чувствовать себя в почве как дома, помогают избежать действия многих и частых неприятностей путем смены яруса обитания. Способность менять обитаемый ярус в зависимости от условий среды привела в процессе эволюции к отбору насекомых с имаго, обладающими очень чувствительными к погоде ритмами активности. При наличии скрытоживущих личинок имагинальная стадия может быть очень короткой. В жаркие летние месяцы имаго подавляющего большинства степных видов жуков активны только в сумеречные вечерние или утренние часы, а часто и ночью, когда исключается нагрев поверхности почвы солнечными лучами. Причем, чем тяжелей достается жукам вторжение в почву, тем более склонны они к сумеречной активности. Особенно осторожны в выборе времени для променада роющие чернотелки-трудяги. Гораздо дольше гуляют по поверхности обитатели нор. Самым свободным расписанием пользуются трещинные виды. Они больше остальных проводят времени вне укрытий и не боятся высоких температур, поскольку наряду с другими приспособлениями обладают возможностью в любой момент спрятаться в одну из многочисленных щелей.

Кажется, куда проще — убежать от неприятностей, которые поминутно возникают в беспокойной степной экосистеме. Так нет же, простота реакции избегания подспудно таит в себе массу издержек. Например, длительное

отсутствие имаго на чреватой опасностями поверхности почвы приводит к уменьшению количества времени, необходимого для совершения важных почвенных дел. Прячась от неблагоприятной погоды в почву, насекомое уменьшает вероятность встречи полового партнера и, следовательно, ограничивает свои репродуктивные потенции. Избегание территории, где обильна пища, снижает метаболические возможности организма и т. д. Как бы учитывая это, естественный отбор в степи работал в пользу насекомых, владеющих кроме реакции избегания еще и адаптациями, помогающими нейтрализовать на месте или совсем отвергнуть раздражающие «приставания» темпераментной степной среды.

Строение покровов степных насекомых дает массу примеров адаптации такого рода. В степи, где с водой то густо, то пусто, где ее чрезмерная потеря грозит гибелью, насекомые вынуждены любой ценой удерживать влагу в своем маленьком теле. Этой цели верно служат приобретенные в ходе естественного отбора плотные покровы степных насекомых. Их строение хорошо известно благодаря работам М. С. Гилярова, Л. М. Семенович и др. Ткани покровов насекомых многослойны. Верхняя одежда, именуемая кутикулой, включает внутренний слой — эндокутикулу, наружный — экзокутикулу, а у некоторых еще и самый поверхностный — эпикутикулу.

Талантливая «ткачиха-эволюция» в своей безмерной привязанности к насекомым одарила их удивительной тканью. Кутикула состоит на 25–60% из азотсодержащего полисахарида — хитина, производного целлюлозы. Кроме того, в ней имеются гликопротеиды, свободные аминокислоты, полимеризованные липиды, фенолы и соли. Постоянный компонент кутикулы — вода. Хитин сам по себе мягок и проницаем. Необычайную прочность ему придают инкрустирующие его протеины, задубленные фенолами. Такая «дубленка» непроницаема для воды и многих химических растворов. Это ее свойство обеспечивается еще и многослойностью и сильным уплотнением тканей. Даже эпикутикула, состоящая из четырех слоев, сжата до толщины 1 мкм. Верхние слои моднейшего в степи эпикутикулярного плаща содержат парафины и воскоподобные вещества. Естественно, что плотные одежды хорошо защищают внутреннюю среду организма от степных неожиданностей. Не имеющие на теле сплошной эпикутикулы лесные личинки жуков-щелкунов теряют за 12 часов вследствие испарения до 20% общего веса. В степи аналогичные потери были бы смертельны. Поэтому почвенные личинки, в частности личинки чернотелок рода пединус, «запаслись» хорошо развитой сплошной эпикутикулой, защищающей их от быстрого высыхания²².

Эпикутикула, как и многие другие адаптации, в условиях экологической переменчивости степных экосистем наделена свойством универсальности. Кроме функции сдерживания испарения воды из тела насекомого она благодаря своим водоотталкивающим свойствам делает покровы несмачиваемыми в периоды затопления верхнего слоя почвы водами тающего снега или мощных дождей. Потоп в степи? Да! Автор видел это весной из окна низко летевшего над казахстанской степью самолета Ан-2. Территория су-

²² Данные М. С. Гилярова (1970).

хих и особенно опустыненных степей, за исключением небольших по площади бугров, на протяжении сотен километров была покрыта морем талой воды. Ее застою способствуют сезонная мерзлота и плотные окарбоначенные и осолонцованные горизонты в середине степного почвенного профиля. Вот при таких-то обстоятельствах и оказывается полезной двойная «профессия» эпикутикулы.

Наличие субэлитральной полости — еще одно универсальное средство, которое достойно занять призовое место на «выставке достижений адаптивной эволюции». Служит она для регуляции гидрорежима, поэтому пользуется наибольшим «спросом» у жуков — обитателей поверхности почвы, где все живое нещадно колотит жесточайшая экологическая лихорадка. Субэлитральная полость образована плотными надкрыльями — элитрами, которые выпуклым сводом плотно лежат на спинной стороне тела насекомого. Особенно комфортабельной субэлитральной полостью владеют жуки-усачи родов доркадион и эдоркадион, жуки-чернотелки, многие листоеды и долгоносики. Пространство под колпаком надкрылий может достигать половины объема жука. В этот «предбанник», служащий буфером между сухой, жаркой и ветреной степью и внутренней средой жуков, открываются дыхальца трахей. Воздух в субэлитральной полости вне зависимости от погоды всегда стопроцентно насыщен водяными парами, прохладен и представляет собой идеальную газовую смесь для дыхания насекомых. Полезный объем субэлитральной полости у многих видов увеличен за счет редукции второй пары крыльев, которые подстилочные жуки используют все равно редко. Степень развития интересующего нас «предбанника» дыхательного аппарата зависит от связи жуков с почвой. У чернотелок это выражено наиболее наглядно.

Те из жуков, которые обладают даром активно закапываться, успешно «почивают на лаврах» благодаря именно этому способу спасения от экологической переменчивости. У них субэлитральная полость выражена слабо, выпуклость надкрылий невелика, они не срослись по шву и не прилегают плотно к краям спинной стороны тела. Наличие крыльев дополнительно сокращает полезный объем субэлитральной полости. Рюющий образ жизни и субэлитральная полость — явления, взаимоисключающие друг друга; копать почву, имея на спине объемистый «рюкзак» с субэлитральной полостью, было бы крайне неудобно.

Норники, которым в случае удаления от норы приходится долго бежать по открытой поверхности, имеют более совершенную субэлитральную полость. Надкрылья у них сросшиеся по шву, крылья редуцированы, свод выпуклый и размеры тела большие.

Наконец, у чернотелок-«песочных часов», привыкших подолгу испытывать судьбу на беспокойной поверхности почвы, субэлитральная полость устроена «со знаком качества». Очень выпуклые надкрылья не только срастаются по шву, но и прирастают сбоку к спинной стороне брюшка; крылья редуцированы. Связь с внешним миром осуществляется через маленькое отверстие сзади, между вершиной надкрылий и брюшком. Чуть приподнял кончик брюшка — и связь прервана, опустил — можно заменить воздух в «баллоне»! С такой способностью быстро включать и выключать адаптивный орган мы уже сталкивались в степи не раз.

Субэлитральная полость жуков, как и большинство адаптаций у степных организмов, рассчитана на маятникообразную экологическую обстановку и потому способна выполнять прямо противоположные функции. В сушь и жару она спасает жука от иссушения. При затоплениях, нередких в степи, та же субэлитральная полость, отгороженная от внешней среды небрежно приподнятым кончиком брюшка, предохраняет тонкие просветы трахей от смертельно опасного контакта с капельной влагой. Подобную функцию несет субэлитральная полость у водных и полуводных жуков—плавунцов, водолюбов, вертячек, жужелиц-гинников и дисхириусов. Следовательно, и эта адаптивная особенность организации степных насекомых носит универсальный характер, отвечающий условиям экологической переменчивости в степи.

Факультативность в питании, т. е. способность сочетать хищничество и фитофагию, а последнюю с сапрофагией, — важнейшее подспорье степных насекомых в борьбе за дефицитную влагу. Нередко потребление большого количества растительной пищи в степи определяется потребностью не в энергии, а в воде. Так обстоит дело у саранчовых, которые славятся особым пристрастием к воде, содержащейся в свежих побегах. Эту воду они экстрагируют из пищи в пищеварительном тракте. Степные напочвенные жуки-жужелицы, у которых на физиономии «написано», что они — свирепые хищники, крайне непоследовательны в своих пищевых потребностях. Так, наиболее богатые видами роды харпалус, амара, офонус, птеростихус имеют представителей, способных в зависимости от ситуации быть то хищниками, то вегетарианцами. Обычно фитофагами они становятся в периоды засухи, когда растения являются единственными держателями влаги в степной экосистеме. Легкость, с которой один и тот же вид степных жужелиц переходит от хищничества к фитофагии, — очередное проявление универсальности адаптации и переменчивости степной экосистемы.

Сильное развитие жирового тела у степных насекомых: саранчовых, чернотелок, жужелиц, почвенных личинок долгоносиков, хрущей, мух и т. д. — обеспечивает неприкосновенный запас влаги, расходуемый только в крайних случаях. Жировое тело насекомых — аналог курдюка у овец или горба у верблюда. Это особая ткань, окружающая кишечник и другие внутренние органы. В ее клетках накапливаются жир, гликоген и белковые включения. Процент жира может составлять до 40% веса тела. В результате расщепления жиров и гликогена при их окислении в теле насекомого освобождается вода, именуемая метаболической. Она пригодится в самых критических ситуациях.

Жировое тело, как и все ранее рассмотренные адаптации к экологической переменчивости в степи, выполняет несколько прямо противоположных функций. Жир используется для получения влаги, но в отсутствие такой необходимости — это резерв запасенных в благоприятное время и расходуемых по мере надобности энергии и питательных веществ. На этом запасе жуки могут жить всю зиму и весну следующего года.

Темная окраска — последнее из адаптивных достоинств степных насекомых, на котором стоит заострить внимание. Покровы насекомых, открыто живущих в степи, часто бывают черными. Это позволяет аккумулировать тепло весной и осенью, когда его мало. В летнее же время при избытке тепла температура тела регулируется благодаря наличию в многослойной кутикуле

темноокрашенных жуков полостей, где происходит циркуляция, испарение и конденсация различных соединений. Такой окрашенный в темный цвет «термос» позволяет сохранить стабильную температуру тела без потери влаги за счет испарения. Универсальные свойства, способствующие то нагреву, то охлаждению тела, придает покровам степных насекомых содержащийся в них пигмент меланин. В результате темноокрашенные жуки чувствуют себя в степи довольно вольготно.

* * *

Заканчивая главу о специфике адаптации организмов к переменчивости экологической обстановки в степи, отметим главные тенденции, объединяющие множество самых различных приспособлений очень не похожих друг на друга организмов.

Во-первых, большинство адаптаций животных и растений — полифункциональны и потому универсальны. Они, как двуликий Янус, рассчитаны на все неожиданности экологической переменчивости. Так, ость ковыля одинаково эффективно ввинчивает зерновку в почву и при сухой, и при влажной погоде. А субэлитральная полость чернотелок успешно спасает их и от иссушения, и от затопления. Универсальность адаптации — это достойный ответ организмов на контрастность экологической обстановки в степи.

Во-вторых, большинство адаптаций степных организмов имеет колоссальный запас прочности в расчете на предельные нагрузки, связанные с огромной амплитудой колебания экологических факторов в степи. Это, например, необычайно высокие (до 80 км/ч) скорости движения копытных. Это огромные пределы колебания численности насекомых и других животных. Это чрезвычайно плотная многослойная кутикула беспозвоночных.

В-третьих, адаптации, которыми обладают организмы-степняки, способны включаться и выключаться почти молниеносно. Такая переключаемость — удачная реакция местных жителей на высокую частотность экологических ситуаций в степи, многократно сменяющих друг друга на протяжении короткого промежутка времени. К таким переключающимся адаптациям относятся, например, способность листьев злаков сворачиваться и разворачиваться в зависимости от погоды; умение чернотелок кончиком брюшка открывать или замыкать субэлитральную полость; уникальная маневренность сайгаков, могущих остановиться на полном скаку и, повернув на 90°, вновь мгновенно развить скорость курьерского поезда.

В-четвертых, адаптации подавляющего большинства степных организмов направлены на освоение подземного яруса экосистемы, единственного, где в условиях экологической аритмии можно удобно и безопасно переждать неблагоприятные суточные, сезонные и многолетние ситуации, которые так обычны для степей.

В-пятых, характерной адаптивной особенностью степных организмов является «страсть» к запасанию энергии, питательных веществ и воды. Это средство — одинаково эффективное противодействие всем четырем ранее названным интегральным качествам степной экосистемы. Растения накапливают органическое вещество и воду в специализированных подземных органах, млекопитающие — в подкожном жире, насекомые — в жировом теле.

Адаптации степных растений



Фото И. Смелянского



Типчак и ковыль Залесского – типичные представители плотнoderвинных злаков, основных строителей растительной основы степных экосистем.

Фото Г. Лузь



Весенние эфемероиды – тюльпан Геснера (Шренка) и ирис низкий; заповедный участок «Стрельцовская степь» Луганского заповедника.



Фото И. Смелянского

Часть переносимых ветром семян ковыля Залесского застревает в травостое (тут они зацепились за зонтики жабрицы); настоящая разнотравно-краснокопильная степь на участке «Буртинская степь» Оренбургского заповедника.



Ревень татарский: по фенологии он ранневесенний эфемероид, по способу распространения семян – перекаати-поле; уже к концу июня от огромных мясистых листьев ревеня останутся только мелкие сухие обломки, а высохшие соцветия будут кататься под ветром по степи.

Фото И. Смелянского

Адаптации степных животных



Бескрылые усачи-корнегрызы (на снимке представитель рода *Politodorcadion*) имеют примерно такой же набор адаптаций к жизни в степи, как и чернотелки, и их экологические роли, видимо, схожи. *Фото И. Смелянского*



Самка обыкновенной каменки у гнезда. Различные каменки – очень характерные птицы степных экосистем, гнездятся в норах и под камнями, питаются насекомыми, которых собирают на почве.

Фото И. Смелянского



Сайгаки (на фото – самки) в сухой степи Центрального Казахстана.

Фото М. Кошкина

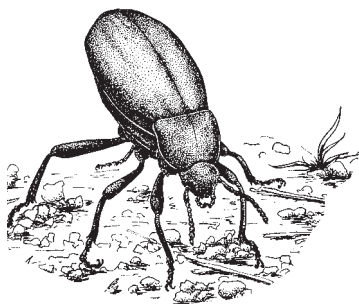
Фото И. Смелянского



Фото А. Барашковой



Норные грызуны – одна из ключевых групп степных экосистем. На фото – степной сурик (слева) и длиннохвостый суслик (справа).



Глава 6

КОНСТРУКЦИЯ СТЕПНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

Природа — сфинкс. И тем она верней
Своим искусом губит человека,
Что может статься, никакой от века
Загадки нет и не было у ней.

Ф. И. Тютчев

Адаптации отдельных организмов, будь они хоть трижды замечательными, не стоили бы ни гроша на «рынке» борьбы за существование, если бы не были тщательно «согласованы» друг с другом. Крупногабаритный контейнер субэлитральной полости на спине у чернотелок-блапсов был бы только бесполезным балластом, если бы не норный образ жизни грызунов, предоставляющих к услугам больших жуков изобилие просторных внутрипочвенных «гаражей», куда можно поместить в нужный момент любое объемистое тело. Если бы не склонность степных растений к накопительству органического вещества в подземной сфере и обусловленный этим в любой, даже самый сухой, год прожиточный минимум надземного корма для травоядных животных, были бы нелепы такие качества у гетеротрофов, как стадность, колониальность и многие другие, рассчитанные на бесперебойное продовольственное снабжение. Если бы не непосредливость травоядных млекопитающих и насекомых, была бы без остатка съедена вся надземная фотосинтезирующая часть растительного покрова, дающая жизнь экосистеме. Перебор примеров подобного рода убеждает, что практически все адаптации живых организмов на удивление удобно подогнаны друг к другу.

Эту согласованность обеспечивает организованность экосистемы. Свойство структурной организованности досталось живой природе, по-видимому, в наследство от неживой. Под структурной организованностью мы условимся понимать наличие в рассматриваемой системе жестких по форме, устойчивых во времени и пространстве структур и связей между ними. Например, организованность многих минералов зиждется на их жестких кристаллических решетках; организованность позвоночного животного — на его скелете и других системах органов.

Жизнь на всех уровнях организации представлена дискретными формами, т. е. уплотненными, обособленными в пространстве и преемственными во времени сгустками живой материи, обладающими повышенной прочностью по отношению к внешним факторам. Такими дискретными формами являются клетка, особь, популяция, экосистема. Есть определенные дискретные

формы подэкосистемного уровня. Они-то и являются узлами той «кристаллической решетки», на которой держится организованность экосистем, позволяющая им быть устойчивыми, т. е. не поддаваться на провокации внешних и внутренних изменений, способных разрушить экосистемы. Степям с их «холерическим темпераментом» организованность придают такие опорные элементы структуры, как ярусность, мозаичность и узловое сгущения биоты. К организованности степной экосистемы имеет прямое отношение и катенное устройство ландшафта. Перечисленные детали экосистемного механизма есть и в других ландшафтных зонах, но специфика их эксплуатации биотой в степи имеет ряд особенностей, на которых мы и остановимся далее.

ЯРУСНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

Ярусность как структурное явление в биосфере была присуща ей извечно. Биосфера всегда, вроде матрешки, состояла из вложенных друг в друга оболочек. Вначале имелись только косные — атмосфера и литосфера. Появившиеся затем растения значительно усложнили эту картину. Они вынуждены были прямо-таки разрываться на части между полярно расположенными источниками энергии — в атмосфере и минерального питания — в литосфере. Гетеротрофы — животные, находящиеся на иждивении у автотрофов — растений, тоже должны работать на два полярных фронта. Особенно преуспели в этом насекомые с полным превращением, у которых отдельные фазы индивидуального развития (личинка, яйцо, имаго, куколка) разделены по разным ярусам не только пространственно, но даже во времени. Следовательно, ярусность, возникнув на абиотическом фоне, продолжала совершенствоваться в ходе эволюции биосферы за счет естественного подбора различных организмов «в целях» совместного существования. Так возникли ярусные сгустки биоты.

В результате каждая экосистема на продольном срезе похожа на многоэтажный дом. В степи этот дом при количестве этажей, не меньшем, чем в лесу, выглядит как бы сплюснутым сверху вниз. Особенно мала высота потолков в верхних квартирах. Действительно, высота надземного фитояруса в лесу — десятки метров, а в степи — лишь десятки сантиметров; лесная подстилка — это пухлая, толстая и многослойная перина, укрывающая почву, а степной войлок — ветром подбитое кисейное покрывальце. С почвой дела обстоят несколько лучше, что и делает ее особенно привлекательной для биоты.

В *надземном ярусе* невысокий степной травостой, в свою очередь, состоит из нескольких уровней, которые образуются в результате конкуренции между различными видами растений за жизненное пространство (свет, водяной пар и т. д.). На одинаковых уровнях находятся сомкнувшиеся надземные части растений одной высоты, имеющие равную потребность в пространстве, освещении, водяных парах, содержащихся в воздухе. Растения верхних этажей держат «в черном теле» обитателей нижних. Последние вынуждены развиваться лишь на подачках своих рослых соперников и напряженно ловить для наращивания своей фитомассы моменты, когда главные хозяева степного травостоя — дерновинные злаки — не заслоняют свет своими побегами (см. рис. 3).

Этажную структуру надземного фитояруса хорошо дополняют степные насекомые. Их принадлежность к тому или иному высотному уровню, как показано И. В. Стебаевым, зафиксирована в их внешности. Средняя часть травостоя, где преобладают вертикальные стебли, навязывает саранчовым форму головы со срезанной под острым углом лицевой стороной. Такой лицевой угол обеспечивает удобный для жевания контакт ротовых частей с прямостоящим стеблем, на котором сидит насекомое. У саранчи, проводящей большую часть жизни в других ярусах, посадка головы иная. Например, обитатели нижних ярусов травостоя отменно тупоголовы.

Так же «навязчива» ярусность травостоя и по отношению к другим надземным беспозвоночным: мухам, бабочкам, перепончатокрылым, клопам, паукам. Даже стрекозы, овладевшие в совершенстве просторным степным небом, строго подчиняются ярусной дисциплине. По утверждению В. В. Заики и его коллег, кроме парящих в воздухе одиночных охотников, хватающих крупную вольно летающую добычу, есть некрупные стрекозы, подстерегающие свои жертвы на макушке травостоя, и стрекозы — любители поохотиться за мелкими объектами в гуще травы.

Комплекс беспозвоночных, населяющих надземный ярус, в совокупности именуют филлобий, т. е. живущие на листьях*.

Эта группа гетеротрофов не только по месту жительства, но и трофически намертво связана с зелеными частями степных растений. В составе филлобия кроме грызущих фитофагов (саранчовых, жуков и др.) есть фитофаги, сосущие соки растений (тли, клопы и т. п.), любители пыльцы и цветочного нектара (бабочки, шмели, мухи) и, конечно, многочисленные хищники (стрекозы, мухи-ктыри, пауки и т. д.).

Млекопитающие вследствие своих солидных размеров воспринимают степной травостой как единый ярус, но отнюдь не равнодушны к ярусности вообще. Трофический союз степных копытных, грызунов, а также птиц с надземным травостоем — основа их взаимовыгодного экологического сотрудничества.

Напочвенный ярус — наиболее узкое место степной экосистемы как в плане вертикальной протяженности, так и в смысле экологической переменчивости. Буфером, смягчающим жуткие амплитудность, контрастность и ритмию температурных условий на грани контакта воздушной и почвенной сред, служат степная дернина** и слой подстилки толщиной всего в несколько сантиметров.

Подстилка дополняет защитный слой дернины. Она образуется постепенно в течение теплого сезона из засыхающих, отламывающихся и падающих на поверхность почвы надземных побегов растений. Неотъ-

* Надо признать, что этот термин используется нечасто. Обитателей травостоя в русской научной литературе принято называть хортобионтами (от слова *hortus*, сад), а для обозначения их совокупности особый термин не прижился. Нет такого общепринятого специального термина и в англоязычной мировой науке.

** Дернина — образование из числа важнейших и самых характерных для степной экосистемы. Это самый верхний слой степной почвы, наполненный плотно смыкающимися и переплетающимися между собой узлами кущения злаков и осок, основаниями живых и отмерших надземных побегов трав и полукустарничков, густой >>

» сетью приповерхностных корней, корешков, подземных и полуподземных побегов, с вросшими в эту трехмерную сеть латками мха, слоевищами лишайников и пленками сине-зеленых водорослей носточка и сцитонемы. Основа степной дернины — дерновины злаков. Существенную ее часть составляет так называемая степная ветошь — отмершие и высохшие на корню побеги трав (преимущественно опять же злаков).

Пожалуй, главная роль дернины в экосистеме — защитная. Ее тонкий, но плотный слой предохраняет почву от раздувания сильными ветрами и размывания потоками воды при стремительных ливнях, от разбивания копытами пасущихся травоядных и от прогорания при быстрых степных пожарах. В дождь и после таяния снега дернина как губка впитывает воду, не давая ей без толку испариться. Она препятствует прорастанию семян деревьев и кустарников, не позволяя им внедриться в степную травостой. В дернине и под ее прикрытием живет большая часть степных беспозвоночных, прячутся мелкие зверьки и рептилии.

емлемым компонентом степной подстилки являются лишайники, ностоко-сцитонемовые водорослевые пленки и семена высших растений, а также высохшие хитиновые останки крупных насекомых. Чтобы не путать с толстой, многослойной, сложно устроенной подстилкой лесных экосистем подстилку в степи называют степным войлоком.

Войлок этот редко лежит сплошным ковром. Его разреженное кружево следует контурам открытого пространства между дерновинами злаков и крупными куртинами разнотравья, то и дело прерывается откровенными дырами, сквозь которые проступает обнаженная поверхность почвы. Ветер часто сгоняет легкую на подъем подстилку, а с нею и мелкозем к основанию крупных дерновин злаков или кустарников. Здесь образуются бугорки пылеватого субстрата, перемешанного с органикой. Этот конгломерат изобилует пустотами и чрезвычайно удобен в качестве жилищ для беспозвоночных животных.

Несмотря на скудный объем, напочвенный фитоярус имеет своих совершенно специфичных жильцов. О жизненных формах типичных потребителей подстилки жуков-чернотелок речь шла выше. Эти насекомые так хорошо адаптированы к экологической переменчивости своего излюбленного яруса, что ни в каком другом быть активными в полную меру уже не способны. Своеобразны напочвенные фитосапрофаги из числа жуков-долгоносиков, листоедов, усачей. Отлично и крайне специфично адаптированы к напочвенному образу жизни хищные жуки — жужелицы и коротконадкрылы, клопы, пауки. Быстроногие жужелицы легко шныряют в переплетении подстилки и по неровной, часто покрытой мелким щебнем поверхности степных почв. Узкотелье, с необычайно гибким брюшком коротконадкрылы хорошо чувствуют себя в подстилке.

Особую компанию беспозвоночных образуют некро- и копрофаги, т. е. потребители трупов и помета степных позвоночных*.

Богато представлены в степной подстилке мелкие семяноядные клопы. В гуще растительного опада живут специфичные для подстилки, хорошо адаптированные к экологической переменчивости мельчайшие

ков-чернотелок речь шла выше. Эти насекомые так хорошо адаптированы к экологической переменчивости своего излюбленного яруса, что ни в каком другом быть активными в полную меру уже не способны. Своеобразны напочвенные фитосапрофаги из числа жуков-долгоносиков, листоедов, усачей. Отлично и крайне специфично адаптированы к напочвенному образу жизни хищные жуки — жужелицы и коротконадкрылы, клопы, пауки. Быстроногие жужелицы легко шныряют в переплетении подстилки и по неровной,

* Они заслуживают особого рассказа. В отличие от лесных и многих других экосистем, в степях основная доля вещества и энергии, производимых автотрофным блоком — фотосинтезирующими растениями — достается не потребителям растительного опада, а фитофагам. А весь дальнейший поток вещества и энергии неизбежно проходит как раз через две эти группы, некрофагов и копрофагов. Именно они замыкают биотический круговорот в надземной части степной экосистемы.

животные — клещи и низшие шестиногие, в том числе обильные и разнообразные ногохвостки. Они — вторичные потребители уже переработанного более крупными беспозвоночными растительного сырья.

Из позвоночных животных к напочвенному комплексу, получившему совокупное имя герпетобий, что значит пресмыкающиеся, относятся и непосредственные носители этого имени — ящерицы и змеи. Их число в сухих и особенно опустыненных степях может быть очень велико. Мелкие грызуны также, в какой-то мере, герпетобионты.

Подземный ярус, как уже отмечалось, находится в степи на особом положении. Если в надземном ярусе дополнительное вертикальное членение травостоя определяется преимущественно борьбой за свет, то в почве главным объектом «корневой охоты» является почвенный раствор, т. е. вода и растворенные в ней питательные элементы. Вода в степную почву поступает сверху, зачастую в ограниченном количестве и нерегулярно. Жара и ветер способствуют ее быстрому испарению. Поэтому вертикальный градиент увлажнения в степной почве выглядит очень контрастным. С глубиной относительная влажность почвы резко падает, особенно после дождей, обильно смачивающих лишь верхние 5–10 см.

В условиях экологической аритмии степной травостой отряжает в почву большую часть своей массы и формирует там сложнейший по устройству аппарат для поглощения воды и элементов минерального питания. Объем всего-навсего одного грамма живых корней травянистых растений может составлять несколько кубических сантиметров, их поверхность — сотни квадратных сантиметров, а протяженность — десятки и даже сотни метров. Корневые системы многократно ветвятся, ибо число точек роста у них достигает сотен тысяч. Только количество тончайших, диаметром около 1 мм и длиной до 10 мм, корневых сосущих волосков может, судя по культурным растениям, достигнуть 300–400 штук на 1 мм² поверхности корня²³.

Паутина корней в почве неодинаковой густоты на разных глубинах. В верхних 20 см, где экологическая переменчивость достигает наибольшего выражения, сосредоточена главная корневая сила, заключающая в себе 60–70% подземной фитомассы. Корни этого слоя мягкие, светлые, с полупросвечивающими тканями, способные к быстрому росту и образованию многочисленных корневых волосков. Эта часть корневой системы чутко настроена на воду и способна эфемерно развиваться за очень короткий срок, когда в экосистеме есть вода.

Уже в слое 20–40 см корни грубее, толще, сильно опробковевшие, они составляют только четвертую часть всей подземной фитомассы. Главная функция этой части корневой системы — бережное хранение запасов органического вещества на случай крайней нужды, всегда вероятной в таком беспокойном ландшафте, как степь. Ниже 40 см корневые системы редуют, и чем дальше, тем сильнее. Глубинные подземные корневые плети рассчитаны на ту мизерную влагу, которая есть в нижних горизонтах и может сыграть спасительную роль только при острой необходимости (см. рис. 18).

²³ Данные Л. Х. Янгальчевой и П. З. Станкова (по А. А. Титляновой, 1977).

Совокупность животных, населяющих почву, — геобий — составляют в степи виды, удивительно ладно адаптированные к жизни в твердом субстрате, обильно насыщенном воздухом и периодически водой. В капельках почвенной влаги (когда она есть) кишат способные к быстрому размножению одноклеточные организмы — протисты (амебы, жгутиконосцы, инфузории). Их численность достигает миллионов особей на грамм почвы. Эту размерную категорию мельчайших животных именуют нанофауной. В мелких почвенных воздушных полостях, особенно по бесчисленным корневым ходам, живут многочисленные ногохвостки и клещи, составляющие ядро другой размерно-функциональной категории — микрофауны. Тяжелую неподатливую толщу почвенного субстрата раздвигают с помощью хитрых приспособлений разнообразные крупные почвенные беспозвоночные, объединяемые под названием мезофауна. Среди них наиболее заметны кольчатые черви (люмбрициды и энхитреиды), многоножки (костянки и геофилы), личинки насекомых, особенно жуков и мух, составляющих всегда не менее половины всей мезофауны. Обособленное место в почвенном зоомире занимают муравьи. Макрофауной называют позвоночных обитателей почвы, о которых говорилось ранее.

Градиентный характер гидротермических условий почвенного вертикального профиля и ярусное распределение корневой массы разгоняют дружную компанию геобия по соответствующим этажам. Правда, многие почвенные животные не сидят в каком-либо одном ярусе, а все время кочуют вверх и вниз по профилю почвы. Даже крохотные ногохвостки и клещи совершают такие вертикальные миграции. Однако разные виды большинства групп обладают адаптациями, имея которые на одном этаже жить гораздо лучше, чем на других. В результате такие специально адаптированные животные проводят в самом удобном для них ярусе основную часть отпущенного им природой времени, причем так активно, что оставляют там неизгладимый след своего пребывания.

Ярусная специализация проявляется в богатой пигментированности покровов верхнепочвенных беспозвоночных животных по сравнению с глубинными. Жители верхних этажей имеют и более бронированные покровы, нужные именно в верхних, экологически наиболее переменчивых слоях почвы. Глубокопочвенные животные «носят» тонкие одеяния. Рыхлый субстрат верхней части почвенного профиля привлекает животных, обладающих длинным вытянутым телом, приспособлениями к быстрому передвижению по готовым полостям или легкому рытью. В плотной почвенной «глубинке» вольготно себя чувствуют беспозвоночные с толстым телом в форме буквы «С». Такая форма, по свидетельству М. С. Гилярова, предоставляет насекомым наилучшие возможности передвижения при сильном сопротивлении субстрата. Ярусная специализация животных определяется и их трофическими взаимоотношениями с корневыми системами растений.

Многие геобионты (около 80% по массе) в погоне за дефицитной в степи влагой и мелкими, мягкими, сочными корешками сосредоточены в верхнем 10-сантиметровом слое почвы. С глубиной масса почвенных животных сильно сокращается. Обилие корней и связанной с ними микоризы определяет доминирование среди геобионтов фито-, мицето- и сапрофагов. Двух послед-

них особенно много среди ногохвосток и панцирных клещей, осуществляющих первичную переработку мелких растительных остатков и состоящих из таких же остатков экскрементов травоядных насекомых*.

Фито- или сапрофитофаги — личинки жуков чернотелок, щелкунов, хрущей, долгоносиков, многих мух. В кишечниках животных растительные остатки могут гумифицироваться, как у дождевых червей, или разлагаться до минеральных элементов, как у энхитреид или чернотелок. Экскременты беспозвоночных влияют на качество гумуса. Передвижение животных в определенных слоях почвы, ее разрыхление и перемешивание существенно меняют физические свойства обитаемого субстрата.

В результате дифференцированно-ярусного воздействия корневых систем растений и массы животных на почвенный профиль в нем формируются генетические горизонты. Почвоведы различают среди них: аккумулятивный горизонт А, где собирается и частично минерализуется гумус; иллювиальный горизонт В, насыщенный илистыми частицами, задерживающими вмываемый сюда нисходящими водными потоками гумус; и горизонт С — материнскую породу, снабжающую почву исходными минеральными компонентами. В зависимости от обстоятельств в степной почве выделяют и промежуточные горизонты: АВ, ВС и др. Почвенные генетические горизонты в предельно демонстративном виде отражают подземную ярусность степной экосистемы.

Ярусность представляет собой каркас, на котором смонтировано «вертикальное колесо» биологического круговорота веществ степной экосистемы (рис. 25). Простым и кратчайшим путем биологического круговорота является поток органических соединений, образующихся в самом растении и перемещающихся по его проводящим путям из надземного яруса в подземный и обратно. Более сложный и длительный путь биологического круговорота — поток веществ и энергии, возникающий в результате роста и отмирания надземной и подземной фитомассы и усвоения растениями элементов минерального питания, получающихся при разложении растительных остатков грибами и бактериями.

Еще сложнее по устройству и длительней по времени прохождения петля круговорота, которую образует поток веществ, формируемый деятельностью животных фито- и сапрофагов. Они отчуждают часть растительной массы, трансформируют ее и частично передают редуцентам — тем же грибам и бактериям — для дальнейшей обработки на благо растений-продуцен-

* В пределах этой группы членистоногих тоже проявляется четкая ярусность: не менее половины видов ногохвосток и панцирных клещей, обитающих в подстилке и самом верхнем слое почвы, питается микроскопическими грибами (особенно предпочитая их споры как более питательные); среди обитающих на самой поверхности (многие из них даже регулярно поднимаются на растения) — заметно больше потребителей пыльцы высших растений и спор многочисленных в степи головневых грибов, паразитирующих на злаках. Зато ногохвостки и панцирные клещи нижнего, истинно почвенного яруса — почти исключительно сапрофаги и фитосапрофаги, чья основная пища — разлагающиеся ткани отмерших корешков, которых постоянно много в степной почве; иногда в компанию сапрофагов могут затесаться потребители тонких грибных гифов, а вот любителей грибных спор и пыльцы в этом ярусе совсем нет.

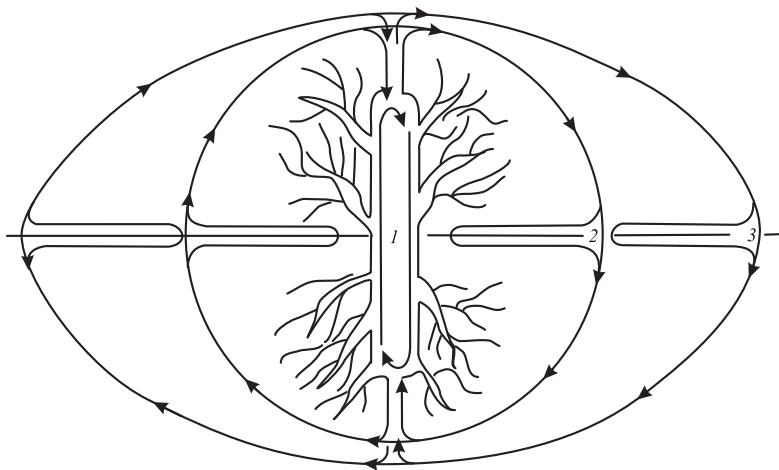


Рис. 25. Схема круговорота веществ в степной экосистеме. 1 — петля транслокации, 2 — петля роста и отмирания фитомассы, 3 — петля роста и отмирания зоомассы.

тов. Следующая петля круговорота — поток веществ и энергии, создаваемый хищниками, поедающими фито- и сапрофагов. В процессе миллионлетней эволюции степей число круговоротных петель возросло. Данные по функционированию травяных и, в частности, степных экосистем тщательно собраны, проанализированы и обобщены А. А. Титляновой. Этими сведениями мы будем пользоваться в дальнейшем.

Внутриклеточная транслокация вещества и энергии предусматривает на первом этапе образование с помощью фотосинтеза и последующего биосинтеза сложных богатых энергией соединений. Это дефицитнейшие строительные материалы для сооружения растительных тканей. Хотя «фабрики» строительных материалов располагаются в надземном ярусе, их продукция предназначена для всего растения. Методом меченых атомов установлено, что уже через пять суток после мечения 50% образовавшихся в ходе фотосинтеза продуктов благополучно перебрались в корни. Там они равномерно распределились по всей их массе, не забыв благодетельствовать ни один корешок.

Снабжение каждого из растительных ярусов органическими соединениями осуществляется в соответствии с его потребностями. В период максимального прироста зеленой массы именно ей достается 65% общего количества фотосинтетической продукции. Такие большие запросы определяются высокой интенсивностью дыхания молодых тканей листьев во время их энергичного роста. Тем не менее даже в этот ответственный период расширения фотосинтетического производства не забывается и подземный ярус, куда поступают остальные 35% драгоценного сырья, идущего на рост корневых систем.

По мере замедления прироста надземной фитомассы поток продуктов фотосинтеза в корни становится щедрее, достигая 45%, а по некоторым данным — 90% от их общего количества, что стимулирует усиленное корнеоб-

разование. Часть энергии тратится на дыхание корней. Трогательная забота надземных частей степных растений о своих корневых системах не так уж бескорыстна. Дело в том, что продукция фотосинтеза прямо зависит от условий снабжения растений водой и элементами минерального питания. Эти обязанности выполняют корни. Подземная часть степных растений гораздо более прижимиста в расходовании однажды накопленных энергетических запасов. Только в начале вегетационного периода, когда для роста надземной фитомассы, видимо, не хватает продуктов текущего фотосинтеза, из подземного яруса поступает подкрепление. Однако помощь не слишком щедра. Поток углеводов из подземных органов в зеленые побеги составляет всего около 6% от потока из надземной массы в подземную.

Последовательность и интенсивность транслокации органических веществ определяются характером ярусных отношений отдельных видов в растительном сообществе. Высокорослые дерновинные злаки в этом плане имеют явное предпочтение перед растениями нижних надземных этажей. Их преимущество выражается, прежде всего, в обширной фотосинтезирующей поверхности, которую ничто не закрывает от света. Так обеспечивается, соответственно, большое количество образующихся органических веществ, щедрое и неторопливое их расходование. Тяжелее приходится растениям-эфемероидам. Они, спеша закончить жизненный цикл пораньше, не успевают создать достаточную фотосинтезирующую поверхность. Естественный отбор «помог» им в качестве компенсации создать фотосинтезирующий аппарат с очень большой интенсивностью работы. В результате они за короткий срок образуют количество органических продуктов, достаточное и для созревания генеративных частей, и для формирования мощных подземных органов.

Следовательно, у растений любого яруса транслокация веществ и энергии имеет главной своей заботой обеспечение подземного яруса, где накапливается запас энергии, являющийся залогом прочности растительного покрова в условиях экологической переменчивости. Корни, как уже говорилось, не остаются в долгу и делятся с фотосинтезирующей массой водой и элементами минерального питания, которые они, подобно насосам, выкачивают из почвы.

Ярусные потоки веществ, порождаемые процессами роста и отмирания фитомассы, являются в обстановке нестабильности важнейшим подспорьем транслокации в деле обеспечения непрерывного и мобильного биологического круговорота веществ. Эгоистичная транслокация затрагивает лишь каждое отдельное растение, но почти не участвует в прямой взаимовыручке между отдельными видами, составляющими сообщество. Многовидовой состав степных фитоценозов и порождаемая этим экологическая переменчивость невольно требуют от сообщества выработки средства, которое могло бы эффективно «гасить» невыгодные для фитоценоза противоречивые действия отдельных видов и направлять их в единое русло. Таким механизмом, успокаивающим степные страсти, и служат процессы роста и отмирания фитомассы. Как бы ни менялся видовой состав беспокойного степного растительного хозяйства, величина первичной продукции надземной фитомассы остается из года в год довольно стабильной, несмотря на резкие колебания погодных условий. Сек-

рет бесперебойного продуцирования зеленой фитомассы кроется в ярусной конструкции фитоценоза.

Уменьшение массы растений верхнего яруса всегда компенсируется увеличением продукции угнетенных прежде видов нижележащих этажей фитоценоза. В очень тяжелые времена призываются для прохождения надземной службы даже совсем заброшенные «дети подземелья», те, которые по многу лет отсиживаются в почве, не высывая на поверхность своего зеленого носа. Использование широких возможностей ярусной этажерки позволяет степному фитоценозу производить органическое вещество непрерывно в течение всего лета.

Завидное постоянство производства фитомассы в чрезвычайно переменчивых экологических условиях степи могло быть даже отрицательным качеством, если бы не сопровождалось таким же постоянным, в течение всего лета, отмиранием зеленых частей. В этом существенное отличие степных экосистем от лесных, где долгоживущая зеленая листва слетает с ветвей вся сразу, но не ранее осени. Кроме того, зеленые побеги степных растений, даже пожелтев и высохнув, еще долгое время остаются в составе надземного яруса фитоценоза. Их посмертная работа сводится к регулированию микроклимата припочвенного слоя воздуха и осуществлению неослабного светового контроля над растениями-конкурентами из нижележащих ярусов. Засохшая, но стоящая на корню ветошь служит, наряду с подземными органами, еще од-

* Важную роль играет ветошь в жизни тех степных травоядных, которые не обзавелись способностью к зимней спячке, — прежде всего копытных, но также полевок, зайцев, отчасти и пищух. Они всю зиму питаются именно этим «сеном на корню», доставая его из-под снега (см. ниже с. 126—127). Если бы не ветошь, само существование стадных копытных в степных экосистемах было бы невозможно. Но и наоборот, именно зимняя активность травоядных обеспечивает ударное поступление органики из ветоши на поверхность почвы. За зиму травоядные млекопитающие сильно прорезивают ветошь: съеденное превращают в экскременты, а часть несъеденного измельчают и переводят в опад. Экскременты и опад в течение всей зимы накапливаются, консервируясь низкими температурами, а весной массивно попадают на поверхность почвы в самый благоприятный для их биологического разложения момент, как это и описано в тексте.

ним надежным и полезнейшим хранилищем органических веществ, которые в начале вегетационного периода массивно поступают отсюда сначала на поверхность почвы, а чуть позднее в ее верхний горизонт*.

Подстилка травяных экосистем доставляет в почву только 5% новообразованного гумуса²⁴, но это «яичко» как раз «в пасхальный день». Именно ранней весной заторможена гумификация корневых остатков в холодной еще почве. Зато поверхность ее в это время теплее и воздуха, и почвы, поэтому опадающая ветошь и формирующаяся подстилка интенсивно разлагаются. Возможно, подстилка, запасы которой не уступают, а часто и превосходят надземную зеленую фитомассу в 2–5 раз, — единственный резерв питательных элементов для степных растений весной. Энергичное разложение надземного опада уменьшает его толщину, что дает возможность теплу проникнуть в почву, а молодым зеленым росткам легко вырваться из нее.

²⁴ Данные П. А. Тихомировой (1977).

Корневая масса подземных ярусов фитоценоза в экосистеме не только потребитель воды и элементов минерального питания, но и крупнейший поставщик гумуса. Дисциплинированные подземные органы растут лишь тогда, когда затормаживается или совсем прекращается удлинение надземной фитомассы. Поскольку в такой ситуации времени на отрастание корней остается совсем немного, то вытягиваются они чрезвычайно интенсивно. Величина месячной пропускной способности корней в некоторых степях может достигать 10 т/га.

Периоды интенсивного прироста подземных органов чередуются с периодами их отмирания. Корни верхних этажей почвы обновляются чаще, чем нижних. При этом у многолетних растений ежегодно обновляется около 65% корней, а у однолетних вся корневая система за несколько месяцев успевает сформироваться и погибнуть. Разложение корневых остатков в почве идет в течение всего года, но с переменной интенсивностью. Зимой оно замедлено из-за низких температур, в сухие периоды лета — из-за низкой влажности. Наибольшего размаха разложение корневых остатков достигает, когда и влажно и тепло.

Обратный поток веществ из подземного яруса в надземный — это выделение из почвы углекислого газа. Он образуется в результате дыхания живых подземных органов и при разложении органических остатков микробиологическим или химическим путем (не считая дыхания гетеротрофов). Поступление углекислого газа в надземный ярус на потребу фотосинтезирующему аппарату может составлять за год величину, равную по углероду продукции зеленой массы.

Описанные фитогенные потоки вещества и энергии только в идеальной схеме работают без потерь и боковых ответвлений. Реально в степной экосистеме растениям волей-неволей приходится по-братски делиться продуцируемой фитомассой с нахлебниками-животными. Те, в свою очередь, не остаются в долгу и платят фитоценозу обильную дань: непосредственно — в виде поставок трансформированных органических остатков, гумуса, минеральных продуктов или опосредованно — путем создания для растений оптимальных физических условий существования. За сотни миллионов лет сосуществования аппарат взаимовыгодного сотрудничества между фито- и зооценозами достиг такого совершенства, что без него степной фитоценоз сегодня уже не может обходиться.

Круговоротный поток вещества, направляемый животными из одного яруса степной экосистемы в другой, необычайно сложен. Сложность его определяется запутанностью клубка взаимоотношений растений и животных.

Травостой определяет характер и состав животного населения в надземном ярусе. Богатая видами степная флора предоставляет к услугам травоядных широкий ассортимент кормов. Некоторые животные-гурманы любят попробовать все травки понемногу. Например, в рацион небольшого зверька, степной пеструшки, входят 107 видов растений — от лишайников до полыней и злаков²⁵. Других гетеротрофов богатое меню степного ресторана, наоборот,

²⁵ Здесь и далее по позвоночным данные А. Н. Формозова (1976), С. И. Огнева (1951), А. Г. Воронова (1973).

толкает к разборчивости. Для саранчовых самое изысканное блюдо — дерновинные злаки, особенно типчаки²⁶. Очень придирчивы к пище степные копытные. Они могут есть многие виды растений, но предпочитают только 20 из них.

Поскольку степь вегетирует долго, с апреля по октябрь, то степные животные, в отличие от лесных и тем более пустынных, всегда имеют свежий корм. Это дает им возможность свободнее распоряжаться временем, когда надо заводить потомство. Степной травостой, с его мощным корневым насосом, в условиях дефицита воды представляет собой «драгоценный сосуд», наполненный до краев желанной влагой. Особые скелетные качества степного травостоя позволяют ему даже в отмершем состоянии сохранять, не в пример лесным травам, все свои ценные кормовые качества. Это, по выражению А. Н. Формозова, «сухое сено на корню» обеспечивает круглогодичную активность степных копытных. Неглубокий снеговой покров позволяет им сравнительно легко доставать корм, заботливо заготовленный степным фитоценозом.

Степные кормовые растения очень богаты зольными химическими элементами. Некоторые травы даже чересчур перегружены солями. Этим объясняется отсутствие у степных травоядных млекопитающих острого минерального голодания, столь обычного для копытных и грызунов лесной зоны. Сохранность высоких кормовых качеств степных растений при высушивании способствовала возникновению у мелких степных грызунов целеустремленной деятельности по запасанию сена. Из примерно 100 видов млекопитающих в степях Евразии 50 хозяйственно запасают корм на зиму. Особенно развито это качество у степной и даурской пищух, скальных и центральноазиатских полевок. Близкие виды лесных млекопитающих накопительством не занимаются.

Отмеченные свойства степного травостоя благоприятствуют естественному отбору в степи животных-фитофагов, как позвоночных, так и беспозвоночных.

Саранчовые насекомые оказывают на степной травостой мощнейшую нагрузку. Даже для видов, не образующих больших стад, она составляет 758 г на каждый килограмм надземной фитомассы²⁷. Вызываемые саранчовыми суммарные потери первичной продукции за год могут достигнуть 14%²⁸. В погоне за водой саранчовые в течение суток пропускают через пищеварительный тракт количество пищи, намного превосходящее их собственный вес. Такое «обжорство» возможно благодаря низкому коэффициенту усвоения съеденной пищи. Около 80% ее массы проходит через кишечник транзитом, лишь теряя воду, и возвращается в виде экскрементов, поступающих в напочвенный ярус.

Стадные кочующие копытные, не знакомые с медицинским правилом о вреде питания на ходу, поедают траву, непрерывно двигаясь и выбирая са-

²⁶ Данные И. В. Стебаева, Л. Б. Пшеницыной (1978).

²⁷ Данные И. В. Стебаева (1968).

²⁸ Данные Andrzejewska, Wojcik (1970).

мые сочные и вкусные растения. Даже при таком деликатном отношении к травостойу нагрузка копытных на него весьма ощутима. Например, в прериях Северной Америки до прихода европейцев обитало 75 миллионов бизонов²⁹ весом около 450 кг каждый. Для прокормления такому стаду в течение года необходимо около 400 млн т сухого корма (из расчета 5,5 т на каждую особь). Прерии общей площадью 1,3 млн км² со среднегодовой продуктивностью 600 т/км² могли тогда подавать к бизоньему столу 0,8 млрд т сухого сена. Значит, одни только бизоны использовали приблизительно половину первичной надземной продукции американских степных экосистем*.

В евразийских степях стада копытных, а следовательно, и нагрузка на травостой были не меньше. Их умеренный выпас до вмешательства человека в жизнь степных экосистем был даже необходим для нормального формирования степной растительности. В результате такого выпаса, во-первых, в почву втаптываются семена степных растений; во-вторых, уничтожаются пришлые сорные растения, как правило, более сочные, чем аборигенные, и потому скорее поедаемые; в-третьих, удаляется лишняя листовая масса, что сдерживает образование степной подстилки, которая при гипертрофированном развитии мешает возобновлению побегов растений; в-четвертых, степная почва, унавоженная экскрементами травоядных, получает назад вещества, унесенные с кормом**. Так что копытные в степи — важнейшее звено биотического круговорота.

Норные грызуны, хотя имеют квартиры в других ярусах, также в большинстве своем питаются вкусными и сочными надземными частями растений. Например, толстяк-сурок в течение дня съедает приблизительно 350 г зеленого корма. За 105 дней активной летней жизни одна особь истребляет около 37 кг зеленой массы. При плотности на гектар до 25 экземпляров взрослые сурки за лето съедают 925 кг, или 18,5% среднего урожая фитомассы с гектара. Мелкие грызуны оказывают на тра-

* А ведь помимо бизонов экосистема прерий включала еще по меньшей мере один массовый вид копытных — антилопу вилорога и несколько массовых видов роющих грызунов — луговых собачек (близких к сусликам степей Евразии).

** Еще одна важная роль копытных в степи: убирая лишнюю ветошь и подстилку, они служат основным регулятором пожаров. Быстро накапливающиеся, легкие, сухие, пронизанные воздухом (а не слежавшиеся, как лесная подстилка) растительные остатки служат идеальной средой для возникновения и распространения пожара. Вслед за исчезновением копытных в степи образуется излишек горючего материала и вскоре начинаются регулярные пожары. Основная причина естественных степных пожаров — молнии во время частых в степном климате сухих гроз, но гораздо чаще пожары вызывают те или иные действия людей. Пожары в степи отличаются в норме относительно невысокой температурой пламени, очень большой скоростью распространения и способностью преодолевать довольно широкие препятствия, даже такие, как реки. Как следствие, они охватывают обычно очень большие площади. В результате пожара запас сухой растительной органики резко сокращается; большая часть минеральных веществ, связанных в опаде, попадает в почву и возвращается в биотический круговорот; происходит много других изменений во всех блоках и ярусах экосистемы. Выпас и пожар в степи — конкурирующие процессы. По сути, огонь выполняет ту же работу, что и копытные, отчасти заменяя их (хотя вовсе не все эффекты пожара и выпаса аналогичны).

²⁹ Данные К. Уатта (1971).

востой еще большую нагрузку. Так, маленькая да удаленькая узкочерепная полевка в районе своих поселений уничтожает от 23 до 40% растительного покрова.

Но все это пустяки по сравнению с воздействием на степной травостой животных, делающих запасы на зиму. Каждая пищуха-сеноставка ставит стожки из сена и засушенных веточек с листьями общим весом до 3 кг. В южных вариантах степей на одну особь сеноставки приходится до 20 кг сена. Если из запасаемого корма устроить пьедестал почета, то на верхнюю ступеньку поднялась бы полевка Брандта — эндемик холодных монгольских степей. Эти предусмотрительные собирашки превращают запасание в напряженную и слаженную кампанию. Она начинается в августе и длится до зимы. В запасы поступает все: стебли, листья и даже целые растения, выкопанные с корнем. Отчаянные грызуны, разбушевавшись в годы массовых размножений, сметают с лица Земли до 9/10 растительной массы арендуемых ими участков степей.

В эксперименте, проведенном в североамериканских прериях, урожай травы на участках, изолированных от грызунов и выпасаемого скота, по наблюдениям за три года составил 6,3 т/га; на площадях, доступных только для грызунов, — 0,8 т/га; на площадях, где хозяйничали и те и другие, — всего 0,3 т/га³⁰.

Надземная фитомасса, потребленная животными-фитофагами и не использованная ими для нужд собственного обмена веществ, далее поступает в напочвенный ярус степной экосистемы в виде экскрементов. Только нестадные формы саранчовых поставляют напочвенному ярусу около 120 кг/га экскрементов в год³¹. Это приблизительно 1/30 часть первичной продукции степного фитоценоза. Благодаря низкому коэффициенту усвоения пищи саранчовыми их экскременты сохраняют большое количество полуразложившихся растительных остатков, представляющих лакомое блюдо для микроорганизмов, специализированных на ранних стадиях разложения органики. Например, сильно возрастает численность неспорозных бактерий. Со временем в экскрементах происходит смена групп микроорганизмов, вплоть до господства минерализаторов, доводящих разлагаемый субстрат до стадии минеральных продуктов. Несмотря на малый объем, экскременты беспозвоночных крайне необходимы подстилке. Они выполняют функции, во-первых, центров биохимического разложения, во-вторых, катализаторов, ритм поступления которых в значительной мере определяет ритм активности микрофлоры в подстилке и верхнем слое почвы.

Такова же в общих чертах судьба экскрементов травоядных млекопитающих. Разница лишь в том, что здесь на первых этапах ведущую роль играет обширный комплекс беспозвоночных — копрофагов. Интенсивность их нагрузки на субстрат экскрементов просто фантастична. Личинка жука-навозника на каждый миллиграмм собственного веса поглощает 500 мг пищи³². Не

³⁰ Данные Клементса и Голдсмита (по А. Г. Воронову, 1973).

³¹ Данные И. В. Стебаева (1968).

³² Данные Б. Р. Стригановой (1979).

отстают от нее и другие копрофаги. Все вместе они за 2–3 суток расправляют с навозной лепешкой и передают эстафету разложения микроорганизмам.

Большое значение в жизни напочвенного яруса имеет механическое воздействие на подстилку наземных животных, особенно копытных. Подстилка, как туркменский ковер, нуждается в том, чтобы ее хорошенько потоптали. Частые удары копыт постоянно разбивают степную подстилку, делая ее покров разорванным. В отсутствие диких или домашних животных листья крупных злаков зимой придавливаются к земле и образуют плотную шапку, затрудняющую отрастание весной ранних растений. В результате многие важные для степи виды, утратив возможность возобновления, навсегда исчезают, бросая степной фитоценоз на произвол судьбы.

Со временем зазнавшийся без конкурентов ковыль-тырса разрастается так мощно, что глушит всякие проявления видового разнообразия в экосистеме. Подстилка становится столь плотной, что затрудняется возобновление семян и самого ковыля. В конце концов начинается очевидная деградация степного климаксового сообщества. Оно отбрасывается на какую-нибудь более раннюю лугово-дерновую стадию исторического развития. Фитокатастрофа приводит к нарушению численно-видового соотношения беспозвоночных в травостое, вспышкам массового размножения фитофагов и последующим, плохо предсказуемым и никому не нужным потрясениям. Вот что такое для степной экосистемы 2–3-сантиметровая, вся в дырах, подстилка!

Напочвенный ярус в степной экосистеме, как и всякий другой, не может, разумеется, всецело зависеть от процессов, происходящих выше или ниже в экосистеме. Поэтому на поверхности почвы наряду с растительным субстратом имеется и свой собственный вполне процветающий комплекс переработчиков-гетеротрофов. Более того, именно в подстилке, по сравнению с наземной и подземной фитомассами, среди других агентов разложения роль крупных беспозвоночных-гетеротрофов беспрецедентно велика. Это объясняется тремя причинами. Во-первых, в подстилке имеет место самое узкое среди ярусных этажей соотношение фито- и зоомасс. Во-вторых, малый объем подстилки обуславливает высокую концентрацию в ней гетеротрофов. Это особенно бросается в глаза в периоды массового выхода имаго ряда насекомых на поверхность почвы. В-третьих, подстилка очень соблазнительна для животных в пищевом отношении благодаря высокой концентрации многих химических элементов, важных для метаболизма гетеротрофов.

Очень энергичными преобразователями подстилки в степи являются имаго жуков-чернотелок. Их роль особенно велика в сухих вариантах степей. Там на каждые 100 г подстилки весной и ранним летом приходится 20, а то и 40 г жуков. Чернотелки воздействуют на подстилку в различных направлениях. Прежде всего, они ее размельчают и таким образом облегчают абиотическим факторам и микробам ее дальнейшую переработку. У разных видов чернотелок деструкционная функция выражена в неодинаковой степени. Северные, менее зависимые от дефицита влаги чернотелки, например песчаные медляки, едят подстилку крайне небрежно, оставляя на «столе» напочвенного яруса кучу огрызков. Судя по нашим экспериментальным данным, масса самой крупной размерной фракции подстилки может только стараниями

чернотелок уменьшиться в 46 раз. У более ксероморфных чернотелок, научных горьким эволюционным опытом дорожить влагой, деструкционная функция развита слабее. По-видимому, рост дефицита влаги в степных экосистемах с севера на юг вел к естественному отбору форм, более экономно распоряжающихся быстро сохнущим субстратом подстилки.

Воздействие чернотелок на подстилку не ограничивается деструкцией. Потребление опада тоже весьма существенное событие в их биографии. На каждые 100 мг собственного веса крошки-чернотелки съедают ежедневно от 20 до 50 мг растительных остатков (в пересчете на сухой вес). В течение месяца чернотелкам в сухой степи требуется для пропитания до 0,6 т/га подстилки. Столь выразительное чревоугодие объясняется, по-видимому, высокой интенсивностью метаболического обмена у имаго чернотелок, живущих в самом жарко отапливаемом этаже экосистемного здания, активных очень недолго и потому торопящихся как можно скорее закончить все наиболее энергоемкие процессы (откладку яиц и образование жирового тела).

Значительная часть съедаемой подстилки выбрасывается в виде экскрементов. Их доля может составлять от 15 до 40% съеденной пищи. Чем суше условия существования в степи и ксероморфнее внешний облик чернотелок, тем больше они едят и меньше экскретируют. То есть с увеличением засушливости чернотелки экономнее распоряжаются съеденной пищей и водой, которая в ней содержится.

Экскременты чернотелок обладают достоинствами, призывающими к активности целлюлозоразрушающие микроорганизмы. Например, чернотелки-тентирии в сухой степи Казахстана при плотности 7 экз./м² способны за сутки выложить не менее 10 мг экскрементов. Это может обеспечить дополнительно активность еще 7,5 миллионов клеток целлюлозоразрушающих микроорганизмов. Резервная армада деструкторов растительных клеток обрушивается на подстилку. Особенно сильными стимуляционными качествами обладают экскременты ксероморфных чернотелок-южан. Эндогенный суточный ритм экскреции, мало зависимый от колебаний условий среды, придает особую ценность стимуляционным качествам экскрементов этих чернотелок. Четкая ритмичность регуляции деятельности микрофлоры необходима не в меру переменчивым степным экосистемам.

Кроме деструкционной, потребительской и микро-бостимулирующей функций чернотелки еще каким-то образом, опосредованно, изменяют биохимический состав той подстилки, которую они вроде бы и не трогали. В ней убывает общее содержание гумуса, прежде всего за счет изменения соотношения гуминовых и фульвокислот в пользу последних. Они, как уже упоминалось, способны более легко растворяться в воде и вымываться из подстилки в почву. Экспериментально доказано, что в отсутствие чернотелок запасы гумуса в подстилке за тот же срок даже возрастают. В целом чернотелки вдвое тормозят гумификацию подстилки и сдвигают процесс разложения в сторону минерализации.

Таким образом, процессы трансформации веществ, происходящие в тонюсеньком напочвенном ярусе, приводят к постоянному возврату в почву тех элементов, которые были взяты взаймы и использованы фитомассой на созидание своей надземной красоты.

В подземном ярусе роль животных в биологическом круговороте не менее велика. Потоки вещества и энергии, перехватываемые животными у растений еще в надземном ярусе, идут в почву не всегда через подстилку, а часто минуя ее. Запасание грызунами корма на зиму представляет собой один из таких путей. У большинства землероев состав запасаемого корма смешанный и включает не только надземные, но и подземные органы растений. Например, в норе полевки Брандта перед наступлением холодов оказывается до 30 кг корма. При шести норах на гектар это составит 0,2 т/га. Не менее весомая доля фитомассы, отчуждаемая непосредственно в подземном ярусе. В жилище геофила-слепыша находят до 14 кг корма.

Очень существенна часть фитомассы, используемая фитофагами-беспозвоночными. По сравнению с другими жизненными формами их обилие в степных почвах гораздо выше, чем в почвах других экосистем. Почвенные животные уделяют пристальное внимание не только живым, но и мертвым подземным органам. Масса мертвых корней не уступает по запасам массе живых, а часто и превосходит ее. Соответственно доля беспозвоночных-сапрофагов среди животного населения степных почв бывает очень велика, особенно в периоды, когда идет отмирание корней.

Во влажных вариантах степей наиболее убедительной выглядит деятельность дождевых червей. Они, выбирая мертвые органические остатки из почвы, заглатывают частично и ее тоже. Из-за этого усвояемость детрита в их кишечниках довольно низка (всего около 2%). Поглощенные, но неусвоенные растительные остатки под воздействием специфичной кишечной микрофлоры сильно гумифицируются уже в утробе дождевых червей. Концентрация гуминовых кислот возрастает там втрое³³.

Благодаря тщательному перемешиванию минеральных частиц и органического вещества в кишечниках дождевых червей образуются устойчивые глинисто-перегнойные комплексы, которые не могут быть полностью разделены ни химическими, ни физическими средствами. Эти комплексы представляют собой важнейшую составную часть муллы — наиболее ценной формы гумуса. Копролиты дождевых червей, сцементированные еще в кишечниках слизью микроорганизмов, обладают большей водопрочностью, чем обычные комки почвы. Копролиты богаче углеродом и общим азотом по сравнению с первично заглоченным субстратом. Этому способствуют, по данным Л. С. Козловской, бактерии-аммонификаторы, размножающиеся в кишечниках люмбрицид. Многие черви, работая в содружестве с микроорганизмами, выделяют до 6% поглощенного азота уже в доступной растениям форме. Копролиты дождевых червей, как и других животных-гумификаторов, являются в почве центрами биохимической активности.

В более сухих степных почвах к югу по широтно-зональному градиенту и к центру по градиенту континентальности дождевые черви, слишком чувствительные к влаге, замещаются олигохетами-энхитреидами, которые гораздо основательнее расправляются с мертвыми органическими остатками, содержащимися в почве. Им помогает дружественная симбиотическая микрофлора, прижившаяся в их кишечниках и состоящая в значительной мере

³³ Данные Б. Р. Стригановой (1980).

из актиномицетов, ответственных за поздние стадии разложения органики. В отличие от дождевых червей в кишечниках энхитреид усиливаются процессы разложения клетчатки и минерализации субстрата. В итоге совместных с микрофлорой усилий энхитреиды выделяют в почву экскременты, содержащие почти чистую золу.

Принимая на себя заботу о трансформации органического вещества, животные почвенных ярусов степной экосистемы немало и отдают растениям. Не говоря уже о снабжении их углекислым газом в результате дыхания и образования биохимических продуктов, легко усваиваемых растениями, почвенные животные развивают в степной экосистеме грандиозную деятельность по вертикальному перемещению различных веществ. Их поток вверх по почвенному профилю гораздо сильнее потока, направленного вниз. Например, сурки ежегодно поднимают на поверхность почвы с глубины 1–3 м от 0,8 до 2,7 м³ грунта. В условиях опыта один самец обыкновенной полевки выбрасывает в напочвенный ярус около 60 кг земли. С ней на поверхность почвы выносятся из более глубоких горизонтов карбонаты кальция, соединения железа и других химических элементов, не характерные для верхних слоев степных почв. Миллионы лет эти вещества загонялись в глубь почвы, а тут их выворачивают наружу.

Ту же роль, что и грызуны, выполняют дождевые черви и особенно муравьи. Уже отмечалось, что степные муравьи, в отличие от лесных, имеют подземные гнезда глубиной 60–80 см. Строя свои ходы и камеры, они за сезон выбрасывают на поверхность до 0,5 т/га грунта³⁴. Роющая деятельность муравьев существенно улучшает аэрацию почвы. Суммарный объем их ходов составляет на каштановых почвах около 0,5 м³/га. За сезон на поверхность выкидывается около 50 см³/м² карбонатных частичек. Таким образом, муравьи в степях, так же как и норные грызуны, компенсируют постоянную убыль из верхних горизонтов почвы карбонатов кальция и других соединений.

Потоки вещества и энергии, находящиеся в ведении животных, полезны степной экосистеме не только как запасной аппарат круговорота, но и как механизм, значительно ускоряющий его течение. Это достигается благодаря отчуждению, быстрой переработке и дальнейшей перегонке по ярусной эстафете фитомассы еще до ее естественного отмирания. Величина фитомассы, вовлекаемая животными в свою орбиту, в конкретной экосистеме может колебаться от 3 до 30% общей продукции.

Ярусность и направленный ею биологический круговорот являются главнейшим механизмом экосистемы, определяющим ее долгую жизнь и эволюцию. Другая не менее важная особенность — мозаичность.

МОЗАИЧНЫЕ СТРУКТУРЫ

Прекрасное открытое лицо степи только на первый взгляд кажется безукоризненно ровным и гладким. Пристрастный наблюдатель тотчас же заметит на нем многочисленные и яркие отметины извилистой переменчивой

³⁴ Данные З. А. Жигульской (1969).

судьбы. Причудливая пестрая по цвету, форме и содержанию мозаика оспиннок, диаметром несколько метров каждая, не уродует, а, скорее, красит степь. Выразительность каждого участка определяется его особым микрорельефом, своеобразием растительного покрова, отличиями в животном населении, специфическими качествами почвы. Пятна с определенным сложением с течением времени замещают друг друга в пространстве. Те или иные из них могут появляться после длительного небытия или, наоборот, внезапно надолго исчезать из степной мозаики. Такие косметические приемы могут затуманить, но не скрыть главные черты облика степи.

Отличия одних участков от других никогда не выходят за рамки экологических норм, диктуемых строгой хозяйкой — экосистемой. Неповторимость состава растительности и животного населения пятен определенного типа определяется изменчивостью набора второстепенных видов, но никак не доминантов.

Доминанты-растения и свита их гетеротрофов при любых ситуациях остаются хозяевами экологического положения в степи. Это удается им благодаря способности быстро и безболезненно перераспределить органическую массу из одного яруса в другой. Сосредоточение подавляющей доли фитомассы в подземном ярусе в сухие годы спасает доминантов от гибели, но вызывает изменения в структуре надземного этажа экосистемы. Победа растений нижних ярусов над верхними может быть обеспечена и с помощью травоядных животных, способных за короткое время уничтожить надземные побеги доминантов. Это позволяет разнотравью временно торжествовать над злаками, но лишь в надземном ярусе. Увеличение численности норных грызунов приводит к резкой перестройке прежде всего подземной части степного дома.

Эти изменения практически никогда не затрагивают всей экосистемы сразу, а проявляются в горизонтальном плане очень локально. Засуха страшна на повышенных элементах микрорельефа, откуда вода скатывается, но менее опасна в микропонижениях, куда она стекает. Животные живут стадами, скоплениями, группами, предпочитают одни растения другим, поэтому производят на экосистему воздействие территориально ограниченное. Так что изменения ярусной структуры степной экосистемы — это, как правило, локальные нарушения. Они-то и являются непосредственной причиной мозаичности в степи. Несколько примеров дают достаточно яркое представление об этом явлении.

Пищевая избирательность животных по отношению к растениям является одной из обычных причин мозаичности почвенно-растительного покрова в степи. А. Г. Воронов обратил внимание на то, что гусеницы бабочки молдавской огневки в годы массового размножения из всех растений предпочитают типчак. Прожорливые гусеницы не хуже парикмахерских машинок подстригают надземную поросль типчака «под ноль». Этим обстоятельством, не теряя времени, пользуются однолетние растения, тут же развивающиеся на освободившихся участках. Не менее разборчивы в еде и полифаги-саранчовые. Они, по данным И. В. Стебаева и Л. В. Пшеницыной, тоже любят дерновинные злаки. Особенно лакомым кусочком является все тот же типчак.

Корневищные злаки и полны поедаются с меньшей охотой; к прутняку и осокам саранчовые относятся с явным пренебрежением.

Совпадение вкусов саранчовых, молдавской огневки и многих других насекомых не случайно. Степные фитофаги, как правило, предпочитают наиболее типичные степные растения и равнодушны к пришельцам из смежных зон. На участках, занятых колониями грызунов-геофилов, набор растений всегда своеобразен, ибо эти зверьки считают для себя самыми ценными растения с вкусными сочными луковицами, клубнями и мощными стержневыми корнями. Неоднородность воздействия фитофагов на разные виды растений — кратчайший путь к мозаичности.

Заготовительная деятельность грызунов может привести к почти полному уничтожению растительности в определенных пятнах. Так, степная пеструшка редко уходит за кормом дальше чем на 6 м от норы. На участке с таким радиусом этот зверек, как коза на веревочке, постепенно уничтожает все растения, оставляя совершенно оголенную почву. Сама пеструшка после этого переселяется на другое место. Резкое нарушение обычной ярусной структуры фитоценоза порождает перестройку в экосистеме и возникновение нового элемента мозаики.

Строительство нор — еще один важный фактор мозаичной структурированности степных экосистем. Например, у сурков над давно используемыми норами за счет пристроек новых ходов и камер вырастают холмики земли диаметром 15–20 м. Такие купола, разбросанные там и сям, — типичный элемент степной мозаики. По подсчетам А. Н. Формозова, в монгольских степях холмики сурков составляют местами от 1/5 до 1/2 всей поверхности почвы. Если принять, что подножие каждого сурчиного «мавзолея» занимает в среднем 3 м², и вспомнить, что семейная нора имеет 5–6 выходов с кучами грунта перед ними, то тогда участок изрытой почвы близ одной такой норы будет равен 15–18 м².

Каждое поселение, созданное сурками в степи, — это новый возвышенный элемент рельефа, новая почвенная разность, новое пятно растительности, новый комплекс животных и микрофлоры. Холмики сложены почвой, выброшенной из карбонатного или солонцового горизонтов. Следовательно, деятельность сурков ведет к вторичному засолению отдельных участков степи. Гумусовый горизонт на приподнятых сурчиных холмах формируется в условиях повышенного прогревания и иссушения, что, конечно, не проходит ему даром. Гумус локальных почвенных разностей на сурчинах характеризуется низким содержанием общего углерода и преобладанием более примитивных фульвокислот над гуминовыми. Все эти явления очень напоминают те, что происходят в почвах более южных, чем степь, ландшафтных зон. Соответственно и в растительном покрове сурчиных медальонов наблюдается смена менее ксерофильных растений более ксерофильными, т. е. идет локальное опустынивание степей.

Однако сурчиное поселение не вечно. На месте брошенных нор со временем благодаря работе ветра и воды начинается просадка почвы. Вместо холма образуется западина. Глубина просадки, по данным Л. Г. Динесмана, может составлять от 13 до 85 см. То же самое имеет место и на старых сус-

ликовинах. Отверстия нор сусликов, накапливающие снег, быстро размываются талыми водами. Это ведет к образованию западин. Процесс их возникновения из холма идет в несколько этапов. Сначала в результате вымывания солей объем холмиков сусликовин сокращается на 15–20%. Карбонаты, извлеченные зверьками из глубины, разносятся талыми и дождевыми водами по поверхности почвы на расстояние до 6 м³⁵. На последующих этапах разрушающиеся сусликовины заселяются более мелкими, но и более многочисленными грызунами, которые, разрыхляя почву, готовят ее для растений, способных мелиорировать засоленный субстрат до полного возврата в типичное степное состояние.

Медальоны степной мозаики, каким бы образом они ни возникли, всегда оказываются в степи чрезвычайно полезной особенностью. Мечущаяся в переменчивости степная натура давно покончила бы счеты с жизнью, если бы не имела всегда «под рукой» запасные части для перестройки своего гуттаперчевого механизма применительно к любой экологической ситуации. Хранилищами запчастей служат медальоны степной мозаики. В годы великих засух степь всегда найдет поддержку в лице организмов-суперксерофилов, припасенных на всякий случай в микрозаповедниках опустыненных сурчин. Во влажные годы степная экосистема тоже не останется без гетеротрофов, ибо в мелких западинках были заранее припрятаны организмы-мезофилы. Пятна мозаики обеспечивают неравномерность стравливания при неумеренном выпасе. Нестравленные участки продолжают функционировать, сохраняя общий облик и значение степи. При любых крайностях степь, благодаря мозаичной структуре, всегда — «не моем, так катаньем» — с урожаем!

Пятна степной мозаики возникают и исчезают, но остается неизменной основа степных экосистем — дерновинные злаки, а в петрофитных и песчаных вариантах — кустарники и полукустарнички. Их роль в поддержании организованности степной экосистемы трудно переоценить.

УЗЛОВЫЕ СГУЩЕНИЯ БИОТЫ

Узловые сгущения биоты — это самые миниатюрные структуры надорганизменного уровня организации жизни, включающие обычно один экземпляр крупного растения со свитой гетеротрофов и зону вокруг него радиусом от нескольких сантиметров до нескольких метров. Такую роль выполняют в степи наиболее сильные элементы растительного покрова, живущие десятилетиями, а иногда и столетиями на одном месте. Функцию опорного растения узловых сгущений биоты степные экосистемы доверили, конечно же, своим любимцам — ковылю и другим злакам, крупным полукустарничкам и кустарникам из полыней, спирей, караган и др.

Под такими центровыми растениями с большой фитомассой складывается микроклимат более мягкий, чем между ними. Освещенность под пологом «куста» ковыля, чия, полыни Гмелина, караганы в 2 раза ниже, чем на участках с разреженным и более низкорослым растительным покровом.

³⁵ Данные Л. Г. Динесмана (1977).

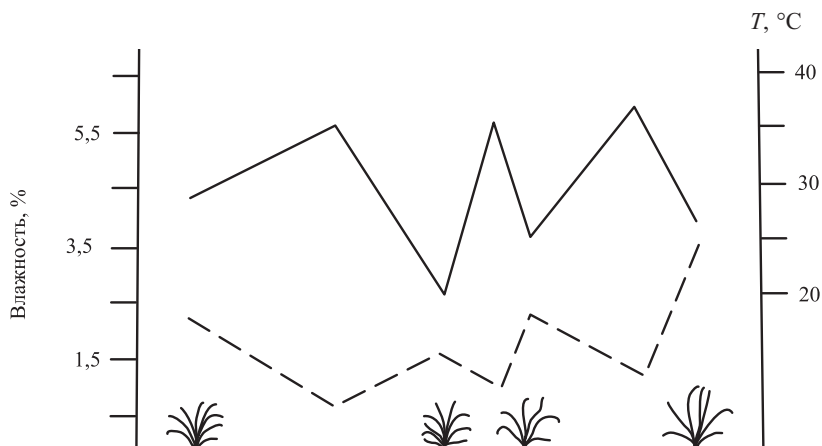


Рис. 26. Микроклиматическая характеристика узлов сгущения в Курайской степи на Алтае.

Зонтик «куста» обеспечивает затенение. В результате на глубине 5 см температура почвы на 4–8°C ниже, чем вне зонта (ср. 20–24°C и 24–32°C). Это, в свою очередь, снижает в 2–3 раза испаряемость под опорными растениями по сравнению с открытой поверхностью. Влажность почвы и припочвенного слоя воздуха под «кустами» выше, чем между ними, благодаря насосному действию мощной корневой системы опорного растения. Под «куст» ветром задувается опад, сносимый с межкустового пространства. В общем, переменчивость гидротермических условий, характерная для степи, под отдельными достаточно крупными растениями смягчается, а запасы пищи для животных и микроорганизмов увеличиваются (рис. 26).

Беспозвоночные животные, весьма чувствительные к проявлению желанного экологического постоянства, испытывают в степи сильнейшую привязанность к опорным растениям с их экологическим раем. Биомасса беспозвоночных под крупными центровыми растениями во всех ярусах в несколько раз больше, чем на открытых участках. «Кусты» предпочитают практически всеми видами мелких животных. Уже отмечался повышенный интерес саранчовых насекомых к злакам-доминантам, которые поедаются охотнее других растений.

При этом совершенно естественно, что прямокрылые любители поесть проводят на опорных растениях львиную долю своей жизни. То же справедливо и для остальных представителей флоробия.

Герпетобионты, живущие в самом беспокойном ярусе экосистемы, тяготеют к крупным растениям сильнее, чем обитатели других этажей. Число пауков, жуужелиц, чернотелок, листоедов, клопов под «кустами» может в 30–40 раз превышать их плотность на открытом пространстве степи. Погодные условия не отражаются на этом соотношении (рис. 27). Наши специальные наблюдения показали, что жуки-чернотелки и жуужелицы в суровых горных степях могут оставаться под одним «кустом» в течение недели и больше. Между «кустами» они появляются лишь при вынужденных обстоятельствах,

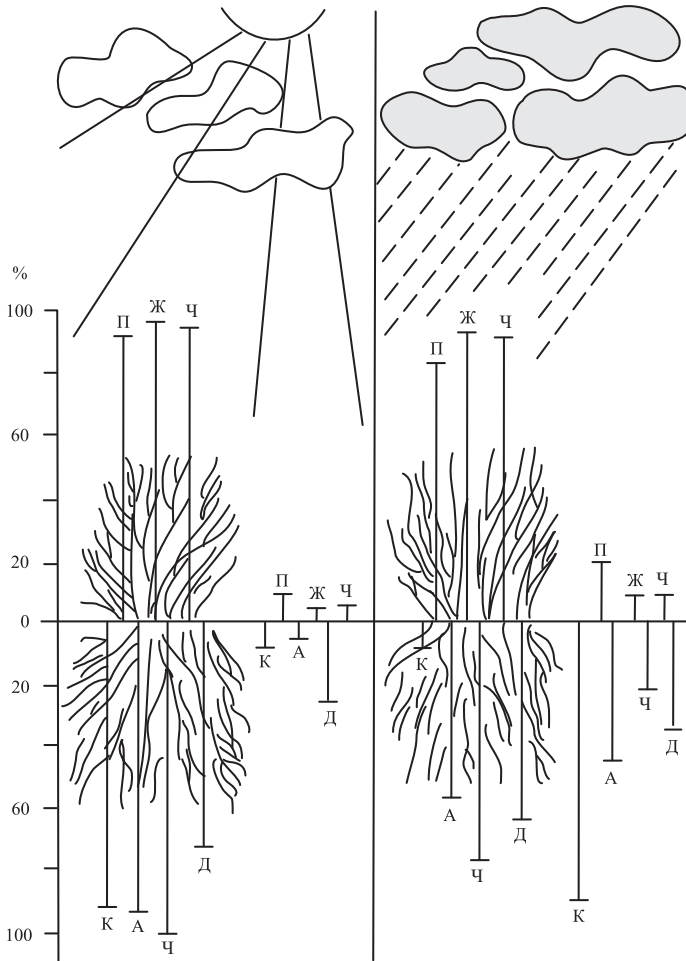


Рис. 27. Динамика плотности населения беспозвоночных подстилки и почвы в системе «куст – межкустье» Курайской степи на Алтае при различных типах погоды. Хищники: П – пауки, Ж – жуелицы, К – личинки жуков-кардиофорусов, А – личинки мух-ктырей азилид и теревид; сапрофаги: Ч – чернотелки; фитофаги: Д – личинки долгоносиков.

когда плотность населения на один «куст» превышает допустимую объемом среды норму. Такое удивительное соседство обычно очень экспансивных жуков легко понять, ибо под «кустом» есть все, что им нужно. Даже в плане генеративном к подобной микропопуляции никак не придерешься. В опустыненной степи Казахстана под одним кустом спиреи уживаются по несколько дней кряду до 20 экземпляров чернотелок одного вида и 50 листоедов. «Коммунальные кусты» — не исключение, а, скорее, правило.

Геобионты в их отношении к узлам сгущения выступают как очень разнородная группа. Единственным общим для всех геобионтов правилом является гораздо меньшая степень их концентрации в узлах по сравнению с гер-

петобionтами. Численность подземных жителей под крупными полынями, караганами, ковыльями превышает таковую между кустами не более чем в 10 раз. Отчетливая приверженность к кустам отмечается только у личинок-сапрофитофагов. Они верны узлам сгущения неизменно: и в сухую погоду, когда кусты в микроклиматическом отношении благоприятнее межкустий, и во влажную, когда микроклиматическая обстановка под кустами и между ними выравнивается. По-видимому, для почвенных личинок сапрофитофагов, как и для герпетобionтов, изобилие опада под кустами, служащего и пищей, и укрытием, является фактором, располагающим, по крайней мере на какое-то время, к пассивности.

В отличие от сапрофитофагов личинки-фитофаги, и в первую очередь долгоносики, тяготеют к опорным растениям, особенно полукустарничкам, гораздо менее охотно. Даже в сухие дни численность долгоносиков под кустами всего лишь в 3 раза выше, чем между ними, где личинок более 20 экземпляров на каждом квадратном метре. Во влажную погоду и эта разница почти нивелируется (см. рис. 27). По-видимому, для растительоядных С-образных личинок долгоносиков, умеющих хорошо использовать всю почвенную толщу, свежий корм важнее, чем даже самая комфортабельная микроклиматическая обстановка. Живые корни мелких дерновинок лапчатки, типчака, холодной полыни между узлами сгущения представляют собой корм более сочный, калорийный и вкусный, чем одревесневшие части корневых систем полукустарничков.

Увеличение численности личинок долгоносиков в «межкустье» происходит столь моментально, что объясняется, вероятнее всего, их миграциями туда из-под «кустов». За ними, как нитка за иголкой, следуют личинки-хищники. Личинки мух-ктырей азилид и теревид, жуков-щелкунов (кардиофорусов) в сухие периоды жмутся под развесистой сенью кустарников. В это время их плотность под «кустами» может быть в десяток раз выше, чем в «межкустье». С выпадением осадков численность хищных личинок в «межкустье» не меньше, а то и больше, чем под «кустами». В сухую погоду под «кустами» хищников оказывается в избытке. Даже их число, не говоря уж о биомассе, превосходит число потенциальных жертв. Последующий дождливый период приводит к разрядке необычного соотношения трофических групп. «Кусты» полукустарничков и, в меньшей степени, ковылей, служащие локальными естественными резервациями хищников, как бы извергают их избыток в межкустовое пространство, где в это время резко увеличивается число потенциальных жертв, сбегавших из-под «кустов» то ли в погоне за влагой и мягкой пищей, то ли от невыносимого гнета хищников. Получается, что в степях, особенно южных, действие хищников из команды мезофауны носит импульсивный характер, а узловые сгущения биоты являются естественным генератором этих импульсов.

Каждый «куст» влияет на вполне определенную окружающую его открытую территорию. Выделяется несколько зон такого влияния по степени убывания интенсивности. Процессы, происходящие на подконтрольной территории, в очень большой степени зависят от близлежащих «кустов». Характеризуемый структурный элемент напоминает одноклеточный организм

с ядром и протоплазмой. Обезвоживание заставляет такую клеточку съеживаться (под «куст»), обводнение — расправляться. Такая пульсация есть механизм экономного, точно хронометрированного расходования потенциала биоты в переменчивых, опасных условиях степной экосистемы.

Ядро каждого узла сгущения с его большой биомассой, как показано И. В. Стебаевым, А. А. Титляновой и др., и в геохимическом отношении является центром происходящих в экосистеме процессов. Сюда непрерывным потоком поступают экскременты саранчовых из надземной части дерновин, а также экскременты герпетобионтов и почвенной микро- и мезофауны. Они стимулируют в несколько раз активность микрофлоры под опорными растениями в сравнении с открытой территорией. В итоге повышается интенсивность многих биохимических и химических процессов, увеличивается скорость гумусонакопления, меняется состав обменных катионов в поглощающем комплексе почвы и т. д.

Шестиногие курьеры, курсирующие из-под «кустов» на подконтрольную территорию и обратно, осуществляют взаимный геохимический обмен между двумя неразрывными частями узлового сгущения биоты.

Описанные структуры, ядра которых занимают площадь не более 1,5–2% территории степной экосистемы, являются фокусами совместной биогеохимической деятельности всех ее функциональных частей. Наличие таких фокусов, предотвращая рассеивание веществ, циркулирующих в ярусном круговороте, способствует повышению эффективности работы живых организмов на благо коллективного хозяйства экосистемы. Узлы сгущения биоты обеспечивают успешное непрерывное функционирование фитоценозов. Их уничтожение обрекает экосистему на дегенерацию и перерождение.

ЗНАЧЕНИЕ КАТЕННОЙ СТРУКТУРЫ ДЛЯ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Степи, занимая самое высокое геоморфологическое положение в своей ландшафтной зоне, как бы возглавляют множество экосистем, располагающихся более подчиненно в рельефе. Любой степной ландшафт состоит из цепочек экосистем, лежащих на геоморфологических профилях, проходящих от самых высоких точек данной местности к самым низким. Цепочку, например, образует ряд экосистем от вершины холма по его склону к депрессии между холмами. Вспомним, что цепочки экосистем именуются катенами и представляют собой природные экологические градиенты*, по которым сверху вниз увеличивается количество влаги, уменьшается количество тепла, в почвенном поглощающем комплексе кальций постепенно замещается натрием, растения и животные ксерофилы уступают место мезо-, а затем и гигрофилам и т. д.

* Детальному описанию устройства и работы этого экосистемного механизма посвящена отдельная книга автора, написанная вместе с коллегами: Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А. Степные катены. Новосибирск: Наука, 1985. 115 с.

Плакор, занимающий центральную часть любого плоского водораздела, — это место, из которого практически никакого бокового стока нет. Но со

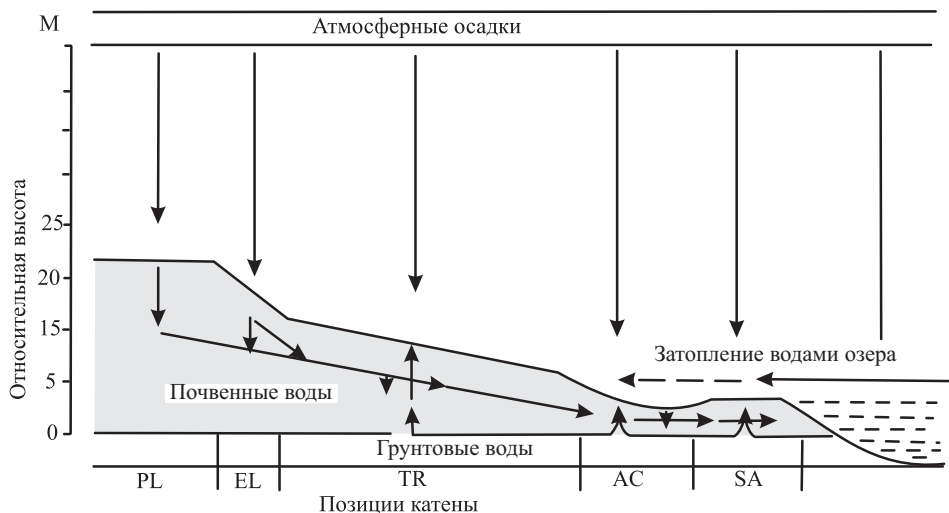


Рис. 28. Схема организации степной катены.

Позиции катены: PL — плакор, EL — элювиальная, TR — транзитная, AC — аккумулятивная, SA — супераккумулятивная.

всех сторон оно окружено полосой, «бордюром», отделяющим его от склонов, где, в отличие от плакора, вода не удерживается на месте, а отдается вниз по склону. Вот этот-то «бордюр» и есть начало катены, ее самая верхняя экосистема. Она называется элювиальной, потому что ее фундамент сложен элювием, т. е. продуктами разрушения коренных или осадочных пород, остающихся на месте. Элювиальные экосистемы еще именуют автоморфными, так как они развиваются самостоятельно, в условиях отсутствия привноса веществ со стороны. Весь доход таких экосистем составляют лишь атмосферные осадки. Атмосферные осадки растворяют многие органические и минеральные соединения в почве и с поверхностным или внутрипочвенным боковым гравитационным стоком выносят их из элювиального участка вниз по катене (рис. 28). Из-за того, что выпавшие осадки тут не задерживаются и никакого другого поступления воды нет, элювиальная позиция — это самый сухой участок катены. Если на плакоре развиваются наиболее типичные степи, то здесь — самые засушливые в данном ландшафте.

Экосистемы, располагающиеся ниже по геоморфологическому профилю, в середине склона, тоже являются элювиальными, но не автоморфными. Через них проносятся растворы из верхних участков катены. Поэтому такие экосистемы называют трансэлювиальными. М. А. Глазовская сокращенно нарекла их нежно и таинственно — трансэль, в отличие от вышележащих элей. Трансэли кроме выпадающей атмосферной влаги получают и дополнительную воду со стоком сверху. В такой довольно благоприятной обстановке развиваются более мезофильные экосистемы — настоящие и луговые варианты степей, остепненные или настоящие луга, богатые разнотравьем и животными-мезофилами. С водой здесь аккумулируются гумус и частично легкорастворимые минеральные соединения, такие как хлориды и сульфаты натрия.

Вследствие этого почвы трансэлей хорошо гумусированы, но могут быть и солонцеватыми.

В нижней части склона, у его подножия, обычно размещаются трансэлювиально-аккумулятивные экосистемы, или сокращенно трансэляки. Здесь процесс аккумуляции веществ занимает ведущие позиции по сравнению с процессами выноса и транспорта. Часть веществ, сносимых сверху, откладывается в почве. В значительной мере это легкорастворимые соли, накопление которых особенно усиливается благодаря высокому уровню грунтовых вод, которые постоянно подмачивают степную «репутацию» почвенного профиля. Сильное испарение способствует подтягиванию из минеральных вод вверх по почвенным капиллярам хлоридов и сульфатов натрия, обогащая соответствующими ионами верхние слои почвы. В поглощающем комплексе происходит замена кальция на натрий. Гуматы натрия выносятся по почвенному профилю на глубину 5–10 см и там откладываются, включаясь в процесс осолонцевания. Неоценимая роль солонцовой полупроницаемой для растворов пробки уже оговаривалась ранее.

Депрессии между холмами — это царство аккумулятивных, конечных экосистем катены. Вследствие избытка воды, стекающей сюда со всей катены, аккумулятивные экосистемы всегда переувлажнены. Здесь постоянно наблюдается застой воды на поверхности почвы или в ее верхнем 5-сантиметровом слое. Аккумулятивные экосистемы всегда щеголяют в пышном, но однообразном болотном наряде. Переувлажнение, большое количество органики, низкие температуры и анаэробный режим обуславливают развитие здесь почвенных процессов торфонакопления и оглеения.

Каждая экосистема катены имеет специфичный микроклимат, оригинальный тип почвы и своеобразный набор видов живых организмов, которые, жалуя своим присутствием многие участки катены, предпочитают количественно всегда лишь один из них. Такие экологические группы видов называют степными, луговыми, солонцовыми, болотными.

Цепочка экосистем катены, если ее рассматривать в обратном порядке — от болота к степи, представляет собой тот путь, который прошли в своем развитии степные экосистемы в эпохи межледниковий, когда талые воды глбующих ледников нехотя освобождали бывшую территорию степей. Эти пространства представляли собой чередующиеся болота и луга. На их границе происходила аккумуляция легкорастворимых веществ, сносимых сверху и вытираемых снизу грунтовыми водами. Здесь оформлялся пояс солончаков, а затем, по мере рассоления, солонцов. То же сплошь и рядом происходит и сегодня на берегах усыхающих пресноводных озер Сибири и Казахстана. Всеобщая аридизация продолжается и поныне.

Солонцы трансэляков на катене и раньше, и теперь имеют центровое значение. Условия жизни на них чрезвычайно переменчивы и разнообразны. Здесь то сухо, как в степи, то умеренно влажно, как на лугу, то топко, как на болоте. С момента возникновения солонцов естественный отбор в обстановке экологической чехарды имел возможность работать сразу в нескольких направлениях. Поэтому в составе биоты солонцовых трансэляков нет явно-го численного преобладания видов какой-либо избранной экогруппы, как на

других участках катены. Солонцовая экосистема безболезненно сочетает в себе виды луговые, солонцовые, степные и болотные. Солонцы как бы предвосхитили исторические потребности нарастающей сверху катены. Процесс формирования мезофитных лугов, а затем и степей был обеспечен исходным комплектом деталей биоты из солонцового резерва.

Аргументом в пользу доказательства исключительной роли солонцовых экосистем может служить наличие на катене видов-«близнецов» среди насекомых. «Близнецы», как правило, очень похожи друг на друга морфологически, но имеют совершенно различный экологический характер. Оба родственника — полновластные хозяева солонцовых трансэляков. Довольство солонцовой жизнью они выражают большим числом особей. Их разный характер проступает в выборе времени активности. Один достигает максимальной численности весной, когда солонец больше похож на луг, а другой — летом, когда солонец «подражает» степной экосистеме.

На пространственной ленте катены судьбы этих видов еще более расходятся. Весенний вид поднимается вверх по катене лишь до луговых экосистем. Летний двойник, пренебрегая влажными луговыми экосистемами, чувствует себя, как дома, в степи. По-видимому, подобные миграционные операции по освоению катены были настолько отшлифованы в процессе длительной эволюции, что теперь весенние и летние особи на солонцах и в степи имеют отдельные микропопуляции, которые способны существовать самостоятельно, подолгу не общаясь друг с другом.

Изоляция и привела, вероятно, к появлению еще более разнохарактерных видов-«близнецов», которые уже не встречаются вместе в одной части катены, будучи один мезофилом, а другой — ксерофилом. Дальнейшая судьба таких расстающихся друг с другом родственников, как на ладони, записана на широтно-зональных экологических градиентах. Вид-мезофил только к северу по широтно-зональному градиенту решается по катенам проникать в настоящие и луговые степи, реализуя свои потенциальные возможности. Вид-ксерофил по широтно-зональному градиенту активно наступает в южном направлении. По мере нарастания засушливости он все ниже опускается по катенам, как бы возвращаясь в свою экологическую *alma mater*.

Описанные явления свидетельствуют об исключительной роли солонцовых экосистем и катенных градиентов в формировании фауны, флоры и структуры фито- и зооценозов степей. Именно катена в случае перемены климатических условий в сторону более влажную или сухую служит тем волшебным коробом, откуда степная экосистема может бесконечно черпать «полуфабрикаты» для формирования собственной биоты.

* * *

Ярусность, мозаичность и узловое сгущения биоты — это те структурные образования, которые обеспечивают устойчивость степных экосистем, несмотря на большие амплитудность, контрастность, частотность и экологическую аритмию, постоянно расшатывающие взаимодействие всех компонентов степи. Устойчивость достигается множественностью структур и возникающей в связи с этим возможностью в случае локальных осложнений

экологической обстановки быстро «перекачать» органическое вещество, живое или неживое, из одного места в другое, в вертикальном или горизонтальном направлениях.

Если осложнения экологической обстановки настолько серьезны и масштабны, что сказываются на всей экосистеме сразу, то вступает в силу механизм взаимозаменяемости структур. Многие из них, будучи устроены по-разному, выполняют в экосистеме одни и те же функции. Переменчивость ситуации в степи бывает так велика, что обеспечение устойчивости экосистемы перестает быть ее внутренним делом. Тогда возникают новые структуры. Их вхождение в первичную конструкцию экосистемы носит обычно характер не хаотический, а вполне упорядоченный. Порядок замещения, т. е. сукцессия, продиктован поздней четвертичной историей степных экосистем, последовательностью формирования их составляющих. Эта история и записана в ландшафте в виде цепочек экосистем-катен.

Катена — чрезвычайно мобильное образование. Она напоминает раскачивающуюся на ветрах истории веревочную лестницу, по которой карабкаются к своей условной цели степные экосистемы. Чем выше они взбираются, тем меньше раскачивается лестница. Однако как бы далеко ни ушли степи в своем развитии, прошлые этапы истории, оставившие следы на катенной лестнице, имеют для степных экосистем непреходящее значение в их настоящей и будущей жизни.

Ярусная организация степной экосистемы



Травяной ярус богаторазно-травно-дерновиннозлаково-ковыльной степи – густая чаща, сложенная стеблями и листьями нескольких десятков видов злаков и разнотравья. В травостое запутались закрученные ветром клубки остей с семенами ковыля Залесского – основного доминанта этого сообщества.

Фото И. Смелянского

Напочвенный ярус солонцеватой сухой степи Подуральского плато (в Оренбургской области): видно растрескивание поверхности почвы, свежие выбросы земли из нор слепушонки, мелкие дерновинки житняка и типчака с небольшим количеством ветоши и многочисленные засохшие листья весеннего эфемероида – ферулы татарской.

Фото И. Смелянского



Резко выделяющийся по содержанию гумуса верхний слой чернозема (горизонт А, отличающийся темной окраской) – это и место концентрации биоты почвенного яруса. Сухая степь на верхней надпойменной террасе долины Оби.

Фото Б. А. Смоленцева

Фитофаги в степной экосистеме



Представитель саранчовых, трещотка Геблера (*Bryodema gebleri*) – фитофаг и фитосапрофаг, обитающий в сухих и опустыненных степях на поверхности почвы, где маскируется среди камней и опада. Восточный Казахстан.

Фото И. Смелянского

Стойки монгольской пищухи, выложенные на ее колонии в опустыненной степи, Северное Прибалхашье.

Фото И. Смелянского



Лошадь Пржевальского в месте ее возвращения в природу (национальный парк Хустай Нуру в Монголии). Сейчас это крайне малочисленный вид, практически вымерший в дикой природе. Но в недалеком прошлом несколько видов диких лошадей составляли основу экологической группы стадных степных копытных.

Фото И. Смелянского

Мозаичные и узловые структуры степных экосистем



Холмики сурчин среди сухой ковылковой степи на плакоре Урало-Тобольского плато (Оренбургская область); сурчины и норы сурков представляют специфические местообитания для многих видов растений и животных, с ними связана особая комбинация почвообразовательных процессов.

Фото И. Смелянского

Экосистемная мозаика, соответствующая микрорельефу и засолению на широком понижении: светлые полосы – сухая дерновиннозлаковая степь с доминированием ковылка (облетевшие цветоносы), они окаймляют зеленые полосы кустарниковой степи со спиреей, темно-бурый фон и передний план – солонцы и опустыненная сазовая ксерофитноразнотравно-ломкоколосниковая степь. Долина Ишкыкырган на Подуральском плато (Актюбинская область).

Фото И. Смелянского



Сухостепные и луговые (луговостепные) экосистемы привязаны к определенным элементам пересеченного рельефа, образуя закономерный ландшафтный рисунок, во время засухи проявляющийся цветовым контрастом. Балка Жарык на участке «Айтуарская степь» Оренбургского заповедника во время июньской засухи.

Фото И. Смелянского

Кусты караганы и спиреи в кустарниковой сухой степи (Восточный Казахстан) образуют мозаику узловых сгущений биоты.

Фото И. Смелянского



Катенная организация степной экосистемы



**Возвышенность Синий сырт в Сыртовом Заволжье (Самарская область),
позднелетний аспект (конец августа)**

Плакор – плато сыртового водораздела:
солонцеватая сухая полынно-дерновинно-
нозлаково-типчаковая степь.

Фото А. Паженкова

Элювиальная позиция – бровка и верхняя часть склона сырта: сухая ксерофитно-разнотравно-дерновинно-нозлаковая степь с доминированием ковылка, тырсы и полынка; аспект – цветение грудницы мохнатой.

Фото И. Смелянского



Средняя транзитная позиция – вогнутая часть сыртового склона: луговая разнотравно-злаково-ковыльная степь со значительным участием вейника наземного и тростника.

Фото А. Паженкова

Аккумулятивная позиция – днище балки: солончаковатый луг с высоким участком сорного разнотравья, с зарослями ив и шиповника; на первом плане – луговая степь транзитной позиции на балочном склоне, на противоположном борту балки видна граница между элювиальной и транзитной позициями.

Фото А. Паженкова





Глава 7

ЧЕЛОВЕК В СТЕПИ

Умение достойно проявить себя в своем природном существе есть признак совершенства.

М. Монтень.

Об искусстве жить достойно

Человек в степи похож на непритязательного путника, который, войдя в избу, попросил воды напиться, а то так проголодался, что и ночевать негде! Все началось с невинной, казалось, затеи — скотоводства. Степь и до появления человека пасла на своем плодородном лоне большое количество травоядных животных. Североамериканские прерии содержали 75 миллионов бизонов, 40 миллионов вилорогих антилоп, не считая многочисленных грызунов. Евразийские травяные кущи с аппетитом объедали десятки миллионов туров, диких лошадей и куланов, 10 миллионов сайгаков, 5 миллионов дзеренов, 20 миллионов сурков, несчетные орды мелких грызунов и крупных степных птиц — дроф и стрепетов.

Сосуществование травоядных и травоядных животных приносило обоим партнерам взаимное удовлетворение и было сбалансировано в ходе эволюции до очень высокой степени точности. Вступление человечества в этот альянс происходило под скромным девизом: не грешно вместо части диких животных подпустить к кормящей матери-степи одомашненную скотину. Однако прежде чем подпускать домашних животных, надо было устранить тех диких, потребляющих степные ресурсы, запасы которых не безграничны. Так что *усиление интенсивности охоты* можно рассматривать как акцию по освобождению части степных экологических ниш от диких животных в пользу домашних.

Наглядным примером может послужить драматическая история бизонов североамериканских прерий. За первое столетие с 1730 по 1830 г. энергичные американские поселенцы уничтожили 40 миллионов гигантских быков. Вторую половину 75-миллионного стада истребили всего лишь за 57 последующих лет. Известно, что 314 колонистов поселения Ред-Ривер в Манитобе с 1820 по 1865 г. уничтожали ежегодно в среднем по 176 тысяч бизонов (55 штук на одного колониста)³⁶. Каждое животное давало минимум 27 кг сушеного мяса. Значит, на поселенца приходилось в год около 1,5 т мясной пищи (в сухом весе). Рацион одного человека может составить 1,5 кг сухого мяса ежедневно. Даже в этом уникальном случае его потребность равна всего 548 кг в год. А тут 1,5 т мяса к столу!

³⁶ Данные по К. Уатту (1971).

То же самое творилось и в других районах прерий. Судя по числу шкур, перевозимых по железным дорогам, число убитых бизонов равнялось 1,5 миллион — в 1868, 7 миллион — в 1872, 3 миллион — в 1874 г. В 1887 г. из последних 200 особей было истреблено 52. К концу 1888 г. от некогда богатейших ресурсов осталось в штате Вайоминг жалкое стадо в 26 голов*.

Американских переселенцев трудно заподозрить в том, что их истребительной деятельностью руководило чувство голода или зависть к носившим шкуры троглодитам. Большая часть изъятых у прерии бизоньих ресурсов, по мнению специалистов, просто выбрасывалась. Что это? Бессмысленная акция озверевших от степной свободы людей? Такая трактовка бизоньей трагедии имеет, по-видимому, частное значение, применительно к отдельным лицам и отдельным группам людей. Да, охотились из вагонов поездов, для развлечения. Но вот те же колонисты Ред-Ривер, по хроникам, в 1820 г. снарядили специальную охотничью экспедицию с 540 повозками и, надо думать, с 540 возчиками! А всего-то колонистов было 3000. Трудно поверить, что почти все взрослое мужское население поселка, потеряв здравый смысл и бросив все дела, ринулось на бессмысленную бойню. Но ведь и не за пищей же насущной! В чем же секрет эпидемии охотничьей страсти, охватившей поселенцев американских прерий?

Разгадка с очевидностью кроется в конкуренции за землю между бизонами и людьми. Вспомним, что площади прерий конечны, а их продуктивность не беспредельна. Да еще часто бывают неурожайные годы. Каждый поселенец приехал в прерии со своим домашним скотом и за земельным наделом. Если предположить, что на каждого из 3147 жителей поселка вроде Ред-Ривер приходилось две лошади и корова, то и в этом случае для прокормления 10 тысяч голов домашних животных требовалось 1300 км² прерий (из расчета, что корова или лошадь ест столько же, сколько средний бизон, а их число, как и число бизонов, составит 6–7 голов на 1 км²).

На необходимой для выпаса или сенокосения площади паслось около 10 тысяч бизонов. Их волей-неволей надо было уничтожать. Большие территории, занятые бизонами, нужны были под пашню и прочие угодья. С ростом числа жителей и их агроаппетитов притеснение бизонов, естественно, должно было возрастать в геометрической прогрессии. Так что уже в 1850–1860-х гг.

* В то время казалось, что североамериканский бизон обречен на вымирание еще до начала следующего, XX в. К счастью, реальная судьба этого вида сложилась более удачно. В 1890-х гг. федеральное правительство Соединенных Штатов запретило бизонью охоту, примерно тогда же началось создание охраняемых территорий для защиты уцелевших бизонов и проведение опытов по их разведению в полувольных условиях. В результате различных природоохранных мер оба подвида североамериканского бизона сумели пережить критическое сокращение популяции. Сейчас, более века спустя, в Америке и Канаде насчитывается около 500 тыс. особей. Однако за спасение бизоны заплатили свободой и идентичностью. Подавляющее большинство ныне живущих животных в той или иной мере одомашнены, содержатся в загонах и представляют собой потомство от скрещиваний с крупным рогатым скотом. Чистокровных диких прерийных бизонов всего 19 тыс. голов, составляющих 54 стада, и только шесть из этих стад обитает в условиях естественной свободы в исходном ареале вида (численность чистокровных бизонов лесного подвида еще ниже — 11 тыс. голов) (по данным Красного списка МСОП, 2008).

цифра 70–100 тысяч ежегодно убиваемых вокруг одного поселка бизонов не может считаться лишней экономической основой.

В 1960 г. вместо 75 миллионов бизонов и 40 миллионов антилоп на всей территории США имелось 96 миллионов голов крупного рогатого скота и 33 миллиона овец. Массы этих двух контингентов примечательно близки. Спрашивается, зачем же было менять шило на мыло, да еще тратить порох и свинец? Вроде бы регулируемая добыча бизонов, легко идущих в загоны, была бесспорно более легким и дешевым делом, чем разведение мясного домашнего скота. Но здесь есть одно «но». Домашний скот давал то, чего не могли дать бизоны: выезд, тягловую силу, молоко и молочные продукты, шерсть и т. д. Насущная потребность в растительных белках также была аргументом против бизонов. В итоге, сегодня при той же биомассе травоядных млекопитающих в США, что и сотни лет назад, почти все прерии распаханы и дают зерно.

В евразийских степях история триумvirата «травостой — травоядные млекопитающие — человек», в общих чертах похожая на американскую, происходила с большой растяжкой во времени из-за огромной протяженности степей. Другими были и действующие лица,

* Все же едва ли можно назвать какую-то конкретную дату вымирания дикой степной лошади. Хотя вольно живущие лошади в степях юга Украины и Волго-Уральского региона встречались изредка до второй половины XIX века, анализ наблюдений и удивительно немногочисленных останков (костей и шкур) свидетельствует, что к этому времени тарпана как отдельного вида уже, по сути, не существовало, практически вся популяция была гибридной с домашней лошастью, и одичавшие домашние лошади составляли значительную часть каждого вольного косяка. Такая ситуация сложилась, по меньшей мере, к середине XVIII в., а возможно, и ранее. Так что уже к этому времени тарпан, в сущности, заменился «мустангами», ассимилировавшими дикий вид. Вероятно, экологически они мало отличались от настоящих диких лошадей.

занятые в этом трагическом спектакле. Первыми сошли со степной сцены туры. Последняя дикая турица пала в 1627 г. Последние тарпаны на юге Украины были убиты в 1879 г.*

И здесь та же картина. На тарпанов не просто охотились. Их направленно истребляли, так как они мешали культурному коневодству. Борьба за степные экосистемы велась не на жизнь, а на смерть. Люди самозабвенно убивали тарпанов — дикие кони, в свою очередь, постоянно отбивали домашних кобылиц, убивали и калечили жеребцов. Только лошадь Пржевальского в малопродуктивных и малолюдных центральноазиатских степях вела себя скромно по отношению к человеку. В награду ей была любезно предоставлена возможность в первобытном виде встретить машинный XX век.

Экономические аргументы хотя и оправдывают истребление диких степных животных человеком, но не на 100%. Дикие тра-

вомядные млекопитающие были практически уничтожены в США к 1860 г., а замещающее количество домашних животных достигло доколониационного уровня биомассы копытных лишь столетие спустя. За эту сотню лет огромные массивы прерий (более 110 млн га), явно преждевременно освобожденные от бизонов, были погублены навсегда в результате неумелого обращения, массовой распашки и увлечения экстенсивным хозяйством. Когда человек

видит 6–7 крупных диких животных, пасущихся на 1 км³⁷, ему всегда кажется, что 0,5 т мяса из 3,5 т наверняка лишние. Когда же на степные пастбища выгоняются домашние копытные, человеку опять представляется, что из-за одной–двух лишних коров или овец от степи не убудет.

Так возникла *проблема перевыпаса*. Он опасен для степи не менее, чем недовыпас. Избыток копытных приводит к резким изменениям в растительном покрове. Растения, постоянно скусываемые скотом, не успевают накопить резервные вещества, мало или совсем не размножаются и с трудом преодолевают конкурентное давление посторонних видов, всегда готовых вторгнуться в степь. Сильней всего страдают ковыли и мягкое красочное разнотравье (шалфеи, ирисы, онозмы, морковники). Дольше держатся стойкие типчаки и осоки. Зато виды, свойственные более засушливым вариантам степей (прутняк и другие маревые, полукустарничковые полыни и т. д.), поедаются менее охотно и разрастаются на освободившихся местах.

Врагом степной растительности номер два, после скусывания при перевыпасе, является локальное изменение свойств степной почвы вследствие сбоев, уплотнения и чрезмерного унавоживания. Удары острых концов копыт приводят к разрыву дернины и измельчению ее оторванных кусков. О подстилке и говорить не приходится. Она на интенсивно эксплуатируемых пастбищах практически не образуется. Уплотнение почвы достигается в результате частых ударов копыт.

Общая площадь нижней поверхности копыт домашней овцы, по данным И. Грулиха, равняется примерно 50 см² при среднем живом весе животного около 50 кг. В этом случае статическое давление всей поверхности копыт одной овцы на 1 см² степи составляет около 1 кг. (Известно, что у боевой техники — танков, бронетранспортеров — статическое давление не превышает 0,5 кг/см².) При спокойной походке общий вес тела копытного животного приходится главным образом на нижнюю поверхность копыт только двух ног. Значит, статическое давление овцы на почву возрастает до 2 кг/см². Овца, проходя в среднем за день около 10 км, оставляет за собой более 40 тысяч следов. Поскольку идущая овца вряд ли захватывает полосу шириной более 1 м, то эти 40 тысяч следов отпечатываются на 1 га. С учетом площади нижней поверхности копыт одна овца обстукивает кувалдочками ног 200 м². Стадо овец в 50 голов, потоптавшись денек на гектаре степи, на каждый ее квадратный сантиметр давит силой 2 кг. Это все равно, что шеренга из 30 танков плотным строем проутюжила бы степь 4 раза туда-сюда. Выходит, перевыпас — страшнее танков!

Уплотнение степных почв уменьшает их порозность, ухудшает водно-физические свойства. Почвы хуже впитывают влагу, усиливается испарение из них, что приводит к подтягиванию и выпоту из верхних горизонтов легкорастворимых солей и, в конечном счете, к осолонцеванию почв. Растительный покров на эти изменения реагирует соответствующим образом.

Переунавоживание степей — еще одна форма неудачного воздействия домашнего скота на степные экосистемы, используемые под пастбища. По-

³⁷ Данные А. Г. Банникова и А. К. Рустамова (1977).

мет и моча овец содержат в среднем 0,85% чистого азота, 0,33% фосфорной кислоты, 0,6% солей калия и 0,8% соединений кальция³⁸. Повышенное количество азота оказывает на растения токсическое действие.

В конечном итоге степи, подвергшиеся перевыпасу, сильно деградируют. Снижаются кормовые качества растительного покрова. Общая продук-

* Продолжительный сильный перевыпас вызывает такие глубокие изменения степной экосистемы, что собственно степью она быть перестает, превращаясь в бедный видами и крайне непродуктивный скотосбой. Растительность скотосбоев образована почти одними одно-(дву)летниками: спорышем и икотником на месте луговых и настоящих степей, эбелеком, липучкой и мотуком — на месте более засушливых степей. Даже при полном прекращении выпаса восстановление степей после такого основательного сбоя занимает иногда десятилетия.

тивность таких степей падает в 2–4 раза³⁹.

Распаука — была и остается наиболее серьезной операцией, которую человек когда-либо производил со степью. Происходит полная смена фитоценоза, очень сильная — зооценоза, существенная перестройка микроценоза, микроклимата и почвы. Целинная степная экосистема в своем развитии стремится к максимальному увеличению видового разнообразия, к усложнению вертикальной и горизонтальной структур сообщества (ярусности и мозаичности). Агроценоз — это монокультура растений, степи не свойственных. По внешнему облику посев зерновых высокорослых злаков напоминает чистые

заросли тростника, светлухи и других, чаще всего болотных растений, сообщества которых находятся на одной из первых стадий сукцессии в степной ландшафтной зоне. Примитивность организации злакового агрофитоценоза подчеркивает и состав его животного населения. Среди насекомых встречается очень много влажно-луговых и даже болотных видов.

Очень часто похожесть злаковых агрофитоценозов с естественными примитивными чистыми зарослями приводит к нежелательным визитам сельскохозяйственных вредителей. Например, заросли тростника являются излюбленным плацдармом азиатской саранчи, с которого, после накопления и перегруппировки сил, производится внезапное нападение на культурные посевы. В самом агроценозе вспышки массового размножения насекомых случаются гораздо чаще, чем в целинной степи. Они определяются нарушением экологических связей в результате выпадения многих видов из ансамбля и потому общего сокращения видового разнообразия вдвое, а то и втрое. Некоторые виды, то и дело оказывающиеся без привычного экологического контроля, безудержно размножаются. Популяции ряда насекомых-фитофагов на посевах зерновых по сравнению с целинной степью дают прибавки численности на 100–300%. Поскольку это влечет за собой существенную потерю урожая (до 30%), то погашение активности вредителей на посевах зерновых входит в комплекс обязательных мер по организации сельскохозяйственного производства.

Выполнение насущной задачи — получение хлеба — неизбежно ведет к определенным потерям вещества из экосистемы. Целинная степная экосис-

³⁸ Данные И. Грулиха (1979).

³⁹ Данные А. А. Горшковой (1973).

тема стремится к удержанию в биологическом круговороте тех химических элементов, которые однажды были в него вовлечены. В агроценозе же ежегодно изымается с зерном с каждого гектара 70–90 кг азота, 10–20 кг фосфора, 15–25 кг калия. Упрощение структуры корневого яруса фитоценоза приводит к обеднению почвы многими элементами. Например, нитраты в агроценозах проникают глубже и в гораздо больших количествах, чем в целинных почвах.

При распашке с оборотом пласта в сухие годы ветровая эрозия может приводить к существенному уменьшению количества гумуса в верхнем горизонте почвы. Дело в том, что скорость ветра свыше 10 м/с является критической для большинства почв степной зоны. При скорости 15–20 м/с возникают пылевые бури, когда скорость выдувания гумуса из почвы может превысить скорость почвообразовательного процесса, который на целинных степных почвах составляет 0,3 мм/год. Культурный почвообразовательный процесс протекает гораздо медленнее, чем естественный, поэтому предельно допустимые величины ветровой эрозии не должны превышать в северных степях 3, а в южных — 2 т гумуса на 1 га в год⁴⁰.

В качестве меры борьбы с ветровой эрозией степных почв существует плоскорезная система ее обработки. Введение этой системы в СССР связано с именем академика А. И. Бараева, возглавлявшего Институт зернового хозяйства в Казахстане (ВНИИЗХ)*.

При плоскорезной системе пласт почвы с помощью специальных орудий не переворачивается, а только подрезается. Стерня при этом остается на месте и обеспечивает снижение скорости ветра, задержку снега и накопление влаги.

Чем дальше вперед уходит поезд истории хлебопашества, тем больше человек отказывается от непредсказуемого наследства диких степных экосистем и вносит в агроценозы свои, сугубо антропогенные черты. Человек окончательно взял на себя управление фитоценотической основой агроценоза путем подбора и чередования культур, назначения сроков сева и уборки, введения новых сортов и т. д. Человеку принадлежит теперь в агроценозе функция регулирования численности и состава гетеротрофов с помощью комплекса мер борьбы с сельскохозяйственными вредителями. Человек все более подчиняет своей воле ход химических и физических процессов в агроценозе, внося в него по собственному разумению различные минеральные удобрения и применяя разнообразные приемы механической обработки почвы. Одним словом, в смешанном акционерном предприятии «Агроценоз», принадлежащем совместно степи и человеку, контрольный пакет акций постепенно переходит в руки человека. Похоже, что этот процесс будет продолжаться и далее. Тогда степь как субстрат для производства растительных белков может потерять свое ведущее значение, и агроценозы уступят место искусственным экосистемам.

* Сейчас это Научно-производственный центр зернового хозяйства им. А. И. Бараева (пос. Шортанды Акмолинской области Казахстана).

⁴⁰ Данные М. И. Долгилевич (1978).

В области инженерной экологии человечество уже добилося многого. Во-первых, изобретена система гидропоники вместо почвы; во-вторых, достигла совершенства архитектура теплиц с естественным освещением (есть даже многоэтажные); в-третьих, культура тепличного производства прочно вошла в психологию хозяйственников; в-четвертых, уже существуют биолого-технические системы жизнеобеспечения разных уровней сложности с почти замкнутыми циклами круговорота веществ; в-пятых, найдена возможность потенциального тысячекратного увеличения биологической продуктивности пшеничного ценоза при культивировании в искусственных условиях сортов, специально адаптированных к световому облучению, превышающему солнечное в 3–5 раз.

Последнее обстоятельство требует дополнительного объяснения. Урожайность 50 г/м^2 в сутки была получена в специальных вегетационных шкафах — «светлицах» — при строго определенном режиме облучения. Его дозы

* Возможно, теперь эти строки кажутся немного наивными, но не забудем, что написаны они в СССР начала 1980-х гг., когда не в привычке было поверять техническую мысль рентабельностью. Так или иначе, история подтвердила главное направление мысли автора — всего через 10 лет после выхода книги степные ландшафты действительно сбросили часть зерноводческого бремени. Правда, произошло это не в результате баснословного развития технологий, а просто в силу возвращения экономики в сельское хозяйство. Как только выяснилось, что растениеводство на многих степных полях нерентабельно, площади пашни покатались вниз. Сейчас в России не используется от четверти до трети всей пашни, существовавшей в 1991 г. (в степной зоне — 27–30%), а валовой урожай с сократившегося поля получается больше, чем в советское время. Считается, что экономически целесообразным может быть возвращение в распахку еще около четверти неиспользуемых сейчас площадей. Но и в этом случае в степной зоне останется еще около 19 млн га залежей, представляющих собой внушительный резерв для восстановления степных экосистем. И, как и предполагал автор, самым разумным использованием этих земель будет развитие на них пастбищного скотоводства.

варьировали от 450 до 1300 Вт/м^2 в зависимости от физиологических потребностей растения на разных этапах развития. Густота стояния стеблей пшеницы спецсорта с прямыми листьями достигала 4000 экз./м^2 . Очень строго были подобраны и другие параметры, обеспечивающие высокую продуктивность. Корневая зона растений дополнительно охлаждалась; уровень минерального питания превышал обычный в 3 раза; частота поливов достигала 8 раз в сутки; атмосфера дополнительно обогащалась углекислым газом и т. д. Вот в таких суперидеальных условиях величина урожая зерна и составила $3,26 \text{ кг/м}^2$ в абсолютно сухом весе. Для получения этой массы потребовалось всего 65 суток (от всходов до созревания). Значит, за год 1 м^2 «светлицы» производит $18,3 \text{ кг/м}^2$ сухого зерна⁴¹.

Инженерные экосистемы с такой производительностью, заняв сравнительно небольшие площади, могли бы завалить человечество хлебом. Для этого необходимо удовлетворить их огромную энергоемкость. Одна «светлица» площадью в 1 га «пожирала» бы сотни миллионов киловатт электроэнергии в год. Не исключено, что, овладев новыми источниками энергии, более богатыми и дешевыми, чем теперь, человечество, хотя бы частично, освободит степь от бремени хлебопроизводства*.

⁴¹ Данные В. И. Полонского (1978).

Смена хозяйственного амплуа степных экосистем в будущем наиболее вероятно в направлении производства высококачественных и разнообразных животных белков. Ведь доисторическое стадо крупных степных млекопитающих, ценных в пищевом отношении (начиная с сурка), составляло минимум 1 миллиард голов. поголовье домашнего скота (включая свиней) во всем мире не превышает сегодня 3 миллиардов.

С учетом бурных темпов роста технического прогресса необходимость вернуть степям роль высокопродуктивных и баснословно дешевых пастбищ может возникнуть в обозримом будущем. Восстановление степи требует уже сегодня сохранения генофонда степных организмов, их разнообразия и биоценотического единства. Шаги в этом направлении делаются. В резервациях США и Канады стадо степных бизонов уже достигло численности 30 тысяч голов. В СССР полностью воспроизведено поголовье степных антилоп — сайгаков. Их сейчас насчитывается около 6 миллионов голов. Успешно ведутся работы по воссозданию тарпанов и туров как биологических видов. В приведенных цифрах от предусмотрительности гораздо больше, чем от альтруизма*.

Вызывает чувство оптимизма и избирательность хозяйственной эксплуатации степных катен. Степные верхушки катен практически полностью распаханы, но их осолонцованные лугово-степные срединные отрезки, служившие и прежде, и теперь источником потенциально степных видов организмов, используются чаще всего под сенокосение. Этот прием воздействия на экосистемы меньше, чем любой другой, затрагивает их природную основу. Сохранность первозданных солонцовых экосистем средних частей катен в степной зоне — это сохранение регенерационных центров, из которых может при необходимости произойти восстановление степного ландшафта. Важным шагом является и создание степных заповедников. Заповедание в последние годы небольших территорий в Хомутовской степи Приазовья и в Хакасии (Новониколаевский стационар иркутского Института географии) дают пример, достойный подражания**.

* Конечно это характеристика ситуации на момент выхода первого издания. О современной численности бизонов — см. примечание на с. 145, о современной численности сайгаков — на с. 33. Если бизонов по-прежнему много, то сайгаков — увы. Что касается «воссоздания» тарпанов и туров, то речь шла, скорее, о выведении пород домашнего скота, приближенных по всем (морфологическим, физиологическим и поведенческим) показателям к этим вымершим диким видам. Такие породы выведены и поддерживаются, но вольных популяций их в наших степях так и не появилось. Современные молекулярно-генетические и репродуктивные технологии уже сейчас позволяют воссоздать вымерших тура и тарпана, если бы удалось найти их дериваты (шкура, кости, волосы), содержащие хорошо сохранившуюся ДНК. Но, насколько известно, пока никто этого сделать не пробовал. Впрочем, даже получив животное с генотипом тура или тарпана, мы не сможем вернуть эти виды в дикую природу. Им просто некуда возвращаться — даже в почти вовсе лишенных распаханных степях Монголии не осталось места для полноценного существования дикого вида высокостадных крупных копытных, совершающих регулярные сезонные миграции. Пастбища заняты домашним скотом, пути миграции перерезаны дорогами. Не случайно, из всего набора массовых степных травоядных выжили в степях только сайгак и дзерен — животные размером с овцу, не родственные никому из одомашненных видов копытных и потому способные сосуществовать с ними.

** О современном состоянии территориальной охраны степных экосистем — см. примечание на с. 17.

Будущее степного ландшафта, каким бы отдаленным оно ни казалось и как бы ни были важны теперешние заботы, должно волновать людей уже сейчас.

* Хотелось бы добавить, что однажды человек уже нашел способ успешной адаптации к степным ландшафтам — и создал образ жизни кочевника-скотовода. В Евразии это произошло около 3,5 тыс. лет назад и стало одной из крупнейших социально-технологических революций человечества. Степные кочевники встроились в механизмы функционирования степных экосистем. Они заменили (но не уничтожив, а лишь потеснив) своим скотом диких копытных, сохранив их характер пастбы, сезонные миграции и регулярную дань хищникам. Их повседневная жизнь не требовала (или почти не требовала) распашки или иных грубых нарушений степных экосистем. Благодаря изобретению юрты — переносного жилища, транспортируемого на телегах или даже во вьюках, — у них не было нужды в постоянных поселках и городах, служащих очагами эрозии и нарушения гидрологического режима. К сожалению, кочевая цивилизация имеет серьезные ограничения: она не позволяет достичь большой плотности населения, обуславливает сравнительно малокомфортный образ жизни людей, плохо подходит для развития промышленности и культуры; перекрытие кочевых угодий с областями, где есть и оседлое население, провоцирует постоянные конфликты. Кочевая цивилизация не выдержала конкуренции с глобальной цивилизацией европейского образца. Традиционная кочевая жизнь в степных ландшафтах сохраняется сейчас только в Монголии, элементы ее остались у некоторых народов Северного Китая и российской Сибири, в Казахстане и Киргизии. Но это не значит, что в будущем не удастся найти новое удачное решение, позволяющее человеку сосуществовать со степными экосистемами, не разрушая их, но и не расплачиваясь вынужденным ограничением возможностей.

Особенно внимательно надо относиться к проблеме взаимоотношений человека и степи. Большое количество издержек в ходе исторического подлаживания их друг к другу, видимо, нельзя считать случайностью. Сказывается общее эволюционное несовершенство этого союза, очевидно, в связи с молодостью *Homo sapiens* как биологического вида. Чтобы жить в ладах с таким непостоянным ландшафтом, как степь, гибко и с пользой для себя следовать за всеми поворотами ее переменчивого характера, надо, во-первых, отшлифовать умение быстро улавливать степные колебания; во-вторых, довести до совершенства мгновенную адекватную реакцию на них. Люди в своих взаимоотношениях со степью, как и более опытные и старшие по возрасту их «меньшие братья», должны стремиться к созданию механизмов реагирования, способных легко включаться и выключаться, универсальных, с запасом прочности и большим вниманием к почве*.

Молодость человека и степи позволяет надеяться, что первый найдет в конце концов оптимальные формы взаимоотношений с природой, а ее полный сил и регенерационных возможностей организм с честью выйдет из любых испытаний.

Формы степного природопользования и нарушения степных экосистем



Выпас – наиболее экологичная форма использования степной экосистемы. Скот одной из характерных степных пород (казахская белоголовая) пасется в настоящей богаторазнотравно-дерновиннозлаково-красноковыльной степи Урало-Тобольского плато (Оренбургская область).

Фото И. Смелянского

А наиболее экологичная форма пастбищного использования – кочевое скотоводство. Сейчас жизнь кочевников в монгольских степях облегчается использованием современных технологий: спутниковой антенны, солнечной батареи, автомобиля или мотоцикла. Летняя стоянка скотоводов в Центральной Монголии.

Фото И. Смелянского



Перевыпас – одно из самых массовых, хотя не самых опасных нарушений степных экосистем. Особенно разрушительно для степи превышение пастбищной нагрузки овец и коз. Окрестности скотоводческой стоянки (зимовки) в Юго-Восточном Алтае, выбитая до тырла сухая степь.

Фото И. Смелянского

Недостаток (тем более – полное отсутствие) выпаса также ведет к негативным последствиям, одно из которых – частые и сильные степные пожары, уничтожающие избыток сухой ветоши вместо отсутствующих фитофагов. Пожар в сухой степи на Иргизском плато (Актюбинская область).

Фото И. Смелянского



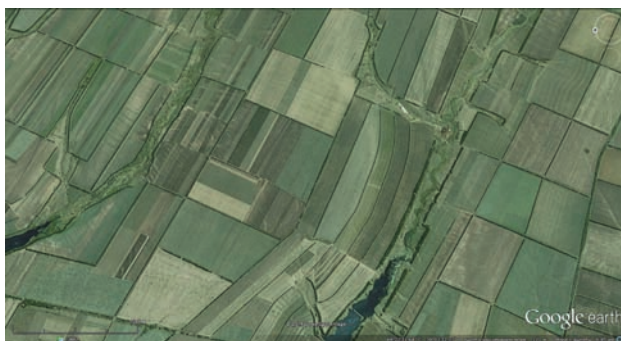
Формы степного природопользования и нарушения степных экосистем



Горнодобывающая промышленность – важный нарушающий фактор, угрожающий существованию степных экосистем там, где основные их площади уже уничтожены распашкой. Один из карьеров Орско-Халиловского медного комбината вблизи Медногорска (Оренбургская область).

Фото В. Павлейчика

Распашка полностью уничтожает степную экосистему. На спутниковом снимке (SPOT, 2012) – Старобельский район Луганской области, территория снимка – примерно 7×3 км. Луговые богаторазнотравные степи на водоразделах здесь практически полностью уничтожены.



К сожалению, и сейчас случается, что целинная степь уходит под плуг – как этот участок богаторазнотравной степи в западных предгорьях Алтая, распашанный в 2008 г.

Фото И. Смелянского

Если вблизи сохранились естественные степные экосистемы, после прекращения распашки на залежи вновь восстанавливаются степи. В благоприятных условиях участок приобретает степной облик за 10–15 лет, полное восстановление занимает в несколько раз больше времени. Вторичная ковыльковая степь на залежи примерно 15-летнего возраста в Восточном Казахстане.

Фото И. Смелянского



ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В. В., Кудряшов Л. В., Говорухин В. С.** География растений. М.: Учпедгиз, 1961. 532 с.
- Арманд Д. Л.** Нам и внукам. М.: Мысль, 1966. 252 с.
- Атлас почв СССР.** М.: Колос, 1974, 166 с.
- Банников А. Г., Рустамов А. К.** Охрана природы. М.: Колос 1977. 207 с.
- Берман Д. И., Мордкович В. Г.** Энтомологические особенности приполярных степей Якутии // Бюл. МОИП. Отд-ние. биол., 1979, т. 84, вып. 1. С. 39–45.
- Биокомплексные исследования в Казахстане.** Ч. 1. Л.: Наука, 1969. 496 с.
- Борисов А. А.** Климаты СССР в прошлом, настоящем и будущем. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 431 с.
- Боул С., Хоул Ф., Мак-Крекен Р.** Генезис и классификация почв. М.: Прогресс, 1977. 415 с.
- Будыко М. И.** Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 327 с.
- Вальтер Г.** Растительность земного шара. Т. 3. М.: Прогресс, 1975. 428 с.
- Вернадский В. И.** Избр. соч. Т. V. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 422 с.
- Волкова В. Г., Кочуров Б. И., Хакимзянова Ф. И.** Современное состояние степей Минусинской котловины. Новосибирск: Наука, 1979. 93 с.
- Волковинцер В. И.** Степные криоаридные почвы. Новосибирск: Наука, 1978. 208 с.
- Воронов А. Г.** Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 383 с.
- Гвоздецкий Н. А., Николаев В. А.** Казахстан. М.: Мысль, 1971. 295 с.
- Гребенщиков О. С.** Геоботанический словарь. М.: Наука, 1965. 227 с.
- Герцык В. В.** Сезонная динамика гумуса в мощных черноземах // Труды Центрально-Черноземного заповедника им. В. В. Алехина. Курск, 1957. С. 269–291.
- Гиляров М. С.** Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 279 с.
- Гиляров М. С.** Использование насекомыми почвенного яруса в сухих частях ареалов // Успехи современной биологии, 1951, т. 31, вып. 2. С. 161–169.
- Гиляров М. С.** Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 276 с.
- Гиляров М. С.** Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970. 276 с.
- Гиляров М. С., Чернов Ю. И.** Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса // Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1975. С. 218–240.
- Глазовская М. А.** Почвы мира. М.: Изд-во МГУ, 1973. 428 с.
- Голубев В. Н.** Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 290 с.
- Горшкова А. А.** Материалы к изучению степных пастбищ Ворошиловградской области в связи с их улучшением // Тр. БИН АН СССР. Сер. III (Геоботаника), 1954. С. 442–544.

- Горшкова А. А.** Пастбища Забайкалья. Иркутск, 1973. 160 с.
- Грулих И.** Изменение природной среды дикими копытными в резервациях Павловских холмов Южной Моравии // Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 3. С. 419–427.
- Динесман Л. Г.** Биогеоценозы степей в голоцене. М.: Наука, 1977. 160 с.
- Добровольский В. В.** География почв. М.: Просвещение, 1968. 350 с.
- Долгилевич М. И.** Пыльные бури и агролесомелиоративные мероприятия. М.: Колос, 1978. 159 с.
- Животное** население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск: НГУ, 1968. 223 с.
- Жигульская З. А.** Муравьи горно-степных ландшафтов Тувы и Южной Хакасии (экология, население и почвообразовательная деятельность): Автореф... канд. дис. Новосибирск, 1969. 20 с.
- Заика В. В., Стебаев И. В., Резникова Ж. И.** Опыт изучения поведения насекомых в связи с ярусной структурой биогеоценоза (*Odonata, Acridoidea, Formicidae*) // Этология насекомых и клещей. Томск: Изд-во ТГУ, 1977, с. 7–39.
- Западная Сибирь.** М.: Изд-во АН СССР, 1963. 489 с.
- Захаров А. А.** Муравей, семья, колония. М.: Наука, 1978. 142 с.
- Злотин Р. И., Ходашова К. С., Казанская И. С. и др.** Антропогенные изменения экосистем настоящих степей // Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1979, № 5, С. 5–18.
- Изучение** степных геосистем во времени. Новосибирск: Наука, 1976. 236 с.
- Клевенская И. Л., Наплекова И. И., Гантимурова И. И.** Микрофлора почв Западной Сибири. М.: Наука, 1970.
- Ковалев Р. В., Хмелев В. А., Волковинцер В. И.** Почвы Горно-Алтайской автономной области. Новосибирск: Наука, 1973. 351 с.
- Кожевников А. В.** По тундрам, лесам, степям и пустыням. М.: Изд-во МОИП, 1951. 200 с.
- Козловская Л. С.** Роль беспозвоночных животных в трансформации органического вещества болотных почв. Л.: Наука, 1978, 212 с.
- Котельников В. Л.** Южная полоса европейской части СССР. М.: Госгеографиздат, 1963. 222 с.
- Лавренко Е. М.** Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история // Вопросы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 157–173.
- Медведев Г. С.** Типы ротовых аппаратов чернотелок Туркмении (*Tenebrionidae*) // Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 8. С. 1214–1229.
- Медведев Г. С.** Типы адаптации строения ног пустынных чернотелок (*Coleoptera, Tenebrionidae*) // Энтомол. обзор., 1965, т. 44, вып. 4. С. 803–826.
- Микрофлора** почв южной части СССР. М.: Наука, 1966. 263 с.
- Мильков Ф. Н.** Природные зоны СССР. М.: Мысль, 1964. 326 с.
- Мишустин Е. Н.** Микробные ассоциации почвенных типов // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1976. С. 19–41.
- Монин А. С., Шишков Ю. А.** История климата. Л.: Гидрометеоиздат, 1979. 407 с.
- Мордкович Г. Д.** Простейшие различных подтипов каштановых почв // Биологическая диагностика почв. М.: Наука, 1976. С. 161–162.

Мордкович В. Г. Порядок доминирования экологических групп герпетобия в ходе сезонного развития сообществ на различных почвах Барабинской лесостепи // Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 10. С. 1490–1497.

Мордкович В. Г. Использование ресурсов биосферы человеческим обществом на разных этапах его развития // Проблемы развития современной науки. Новосибирск: Наука, 1978. С. 263–276.

Мордкович В. Г. Устойчивость и динамика агрегаций педобионтов под крупными растениями Курайской степи // Вопросы экологии. Новосибирск: НГУ, 1973. С. 182–196.

Мордкович В. Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. 110 с.

Мордкович В. Г., Афанасьев Н. А. Трансформация степной подстилки жуками-чернотелками (*Coleoptera, Tenebrionidae*) // Экология, 1980, № 2. С. 56–62.

Неуструев С. С. К вопросу о географическом разделении степей и пустынь в почвенном отношении // Генезис и география почв. М.: Наука, 1976. 328 с.

Ногина Н. А. Почвы Забайкалья. М.: Наука, 1964. 314 с.

Прохина Н. А. Почвенная мезофауна черноземов Молдавии: Автореф. ... канд. дис. Кишинев, 1968. 20 с.

Редков В. В. Почвы Казахской ССР, Целиноградская область. Вып. 5. Алма-Ата: Наука, 1964. 325 с.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.: Л.: Наука, 1965. 253 с.

Синицын В. М. Палеогеография Азии. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 267 с.

Сляднев А. П. Географические основы климатического районирования и опыт их применения на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // География Западной Сибири. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1965. С. 3–121.

Справочник по климату СССР. Вып. 18. Л.: Гидрометеиздат, 1968. 550 с.

Средняя Сибирь. М.: Наука, 1964. 480 с.

Стебаев И. В., Гукасян А. Б., Наплекова Н. Н. Саранчовые (*Acrididae*) и чернотелки (*Tenebrionidae*) как стимуляторы микробиологических процессов в почвах сухих степей Тувинской автономной республики // Почвоведение, 1964, № 9. С. 89–95.

Стебаев И. В. Характеристика надпочвенного и напочвенного зоомикробиологических комплексов степных ландшафтов Западной и Средней Сибири // Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 5. С. 661–675.

Стебаев И. А. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго-Восточного Алтая // Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 3. С. 325–338.

Стебаев И. В., Титлянова А. А., Мордкович В. Г. и др. Животное население и узловая морфофункциональная структура биогеоценозов горно-котловинных степей юга Сибири // Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 11. С. 1603–1619.

Стебаев И. В., Пшеницына Л. Б. Избирательность питания доминантных видов саранчовых прииртышских степей и пойменных лугов, определяемая методом диагностики ботанического состава экскрементов // Вопросы экологии. Новосибирск: ИГУ, 1978. С. 18–59.

- Стриганова Б. Р.** Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
- Структура**, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1974. 306 с.
- Структура**, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1976. 496 с.
- Тешер Е. З.** Микроорганизмы рода *Nocardia* и разложение гумуса. М.: Наука, 1976. 198 с.
- Титлянова А. А.** Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука, 1977. 220 с.
- Титлянова А. А., Кирюшин В. И., Охинько И. П. и др.** Круговорот углерода и азота в агроценозах и южных черноземах Казахстана // Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1979, № 6, вып. 1. С. 61–66.
- Тихомирова Н. А.** Изучение процессов разложения растительных остатков в луговом и степном биогеоценозах: Автореф. ... канд. дис. Новосибирск, 1977. 20 с.
- Уатт К.** Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971. 463 с.
- Флинт В. Е., Чугунов Ю. Д., Спирин В. М.** Млекопитающие СССР. М.: Мысль, 1970. 437 с.
- Формозов А. Н.** Звери и птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 210 с.
- Чернов Ю. И.** Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Черноземы СССР.** Т. 1. М.: Колос, 1974. 560 с.
- Шатохина Н. Г.** Продукционный процесс и круговорот азота и зольных элементов в луговых степях и агроценозах пшеницы в Барабе: Автореф. ... канд. дис. Новосибирск, 1980. 22 с.
- Штина Э. А., Голлербах М. М.** Почвенные водоросли как индикаторы генезиса и состояния почв // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1976. С. 341–347.
- Экология** и структура населения почвообитающих животных Алтая. Новосибирск: Изд-во НГУ, 1973. 223 с.

СЛОВАРЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

Автотрофы — организмы, синтезирующие органические вещества из неорганических на основе реакций фотосинтеза; составляют продуцентный блок наземных экосистем.

Агроценоз, или агроэкосистема — **экосистема**, созданная человеком для производства сельскохозяйственной продукции (примерами могут быть поле пшеницы, сеяное пастбище или фруктовый сад).

Ареал — область на поверхности Земли, в пределах которой распространены тот или иной таксон (вид, род, семейство и т. д.) живых организмов или почв, или тип **экосистем**.

Биом — наиболее крупномасштабный тип **экосистем**, объединяющий экосистемы со сходным устройством как биотической, так и абиотической компонент; по наиболее принятой системе классификации в мире выделяется всего 15 основных биомов суши и континентальных вод (т. е. без учета морских биомов), занимаемые ими области (**ареалы**) климатически обусловлены.

Биомасса — масса всей совокупности живых организмов применительно к определенной экологической или таксономической группе организмов и определенной **экосистеме**; часто подразумевается не абсолютная, а удельная масса (на единицу площади или объема среды).

Биота — совокупность живых организмов экосистемы.

Вторичная продукция — прирост массы **гетеротрофов** (обычно за определенное время).

Геобионты — беспозвоночные (иногда сюда включаются и мелкие позвоночные) животные, обитающие в толще почвы.

Герпетобионты — беспозвоночные (иногда сюда включаются и мелкие позвоночные) животные, обитающие непосредственно на поверхности почвы и в подстилке.

Гетеротрофы — организмы, строящие массу своего тела за счет потребления продукции автотрофов.

Гигрофилы — организмы, предпочитающие условия переувлажнения.

Гуматы, фульваты — соли **гумусовых кислот** (**гуминовых** и **фульвокислот** соответственно).

Гуминовые кислоты — группа темноокрашенных гумусовых кислот, растворимых в щелочах и нерастворимых в кислотах.

Гумус — собирательное название смеси специфичных для почвы высокомолекулярных органических соединений, обычно темноокрашенных, включающей **гумусовые кислоты** и нерастворимый гумин. Основная эколо-

гическая роль гумуса заключается в регуляции круговорота вещества в почве и взаимодействия почвы с биотой. Ключевое значение для этого имеют способность гумуса к аккумуляции и миграции в почвенном профиле, его способность присоединять и отдавать минеральные элементы и неорганические соединения и структурировать почву.

Гумусовые кислоты — высокомолекулярные органические кислоты (гуминовые и фульвокислоты), входящие в состав **гумуса**.

Гумификация — процесс превращения растительных и животных остатков в специфические гумусовые вещества — гуминовые и фульвокислоты и гумин.

Гумификаторы — организмы, чья жизнедеятельность способствует гумификации.

Дерновый почвообразовательный процесс — образование в верхней части почвенного профиля густо переплетенного корнями, хорошо оструктуренного, богатого гумусом горизонта.

Жизненная форма — характерный тип внешнего строения животного или растения, отражающий его адаптации к окружающей среде (в противоположность типам, отражающим место в эволюционной системе организмов).

Запас фито- или зоомассы — масса всех растений или всех животных в экосистеме на некоторый момент времени.

Зоофаги — **гетеротрофы**, поедающие живых **гетеротрофов** (см. **фитофаги**).

Зооценоз — совокупность животных, входящих в состав определенной **экосистемы**, обладающая определенным составом и структурой (то же, что животное население).

КАА — крахмалоаммиачный агар — питательная среда с минеральными источниками азота для культивирования микроорганизмов.

Кальцификация — отложение и накопление в почве солей кальция.

Катена, или стоково-геохимический ряд — цепочка граничащих между собой или последовательно переходящих друг в друга экосистем, упорядоченных сверху вниз в мезорельефе, физически и геохимически связанных перемещением воды и растворенного в ней вещества. В пределах катенного градиента закономерно изменяется большинство абиотических факторов, прежде всего — влажность и температура воздуха и почвы, концентрация и характер передвижения в почве химических элементов и соединений. Любая полноценная катена, независимо от своей протяженности и перепада высот, включает стандартный ряд позиций, отличающихся балансом прихода и стока воды. Это (сверху вниз) плакорная, элювиальная, транзитная и аккумулятивная позиции, иногда (в случае завершения катены активным водотоком) дополняемые супераквальной позицией (см. рис. 28 на стр. 140).

Климакс, или климаксовая экосистема — финальная стадия экологической **сукцессии**, в теории представлялась обладающей неограниченной по времени стабильностью, способностью существовать без изменений неопределенно долго, если только не случится какого-то внешнего нарушения. Предполагалось, что климакс может сформироваться только в **плакорной** позиции рельефа, где на экосистему не действуют внешние силы, кроме кли-

матических (откуда и само происхождение термина). Сейчас представление о климаксе лишилось механистичности и определенности, его предпочитают не использовать в практических экологических работах.

Кора выветривания — верхние слои литосферы (горные породы, выходящие на поверхность Земли), преобразованные под воздействием физического, химического и биологического выветривания в мелкодисперсный субстрат и оставшиеся более или менее на месте своего образования; служит материнской породой для формирования почв.

Ксерофилы — организмы, предпочитающие засушливые условия.

Ландшафт — однотипная по происхождению и развитию часть земной поверхности с присущими ей специфическими природными условиями и ресурсами (включая подстилающие породы, рельеф, почвы, воды и биоту); иногда используется как синоним географического типа экосистем (например, степной ландшафт).

Мезофилы — организмы, адаптированные к устойчивому среднему увлажнению.

Микробоценоз — совокупность **микроорганизмов** в пределах определенной **экосистемы**, обладающая определенным составом и структурой.

Микроорганизмы — собирательное название живых организмов, которые слишком малы для того, чтобы быть видимыми невооруженным глазом (менее 100 мкм). Часто под этим названием понимают только прокариот (бактерий, архей).

Микрофлора — совокупность видов и форм **микроорганизмов**.

Минерализация органического вещества — процесс распад органических соединений до углекислоты, воды и простых солей.

Минерализаторы — организмы, способствующие процессу **минерализации** органического вещества.

Мицетофаги — **гетеротрофы**, поедающие части (гифы, споры, плодовые тела и пр.) живых грибов.

МПА — мясопептонный агар — питательная среда для культивирования микроорганизмов, богатая органическими источниками азота.

Палеозой, мезозой, кайнозой — последовательные во времени геологические эры, объединяющие каждая несколько геологических периодов. Палеозой: кембрийский период (начался $541,0 \pm 1,0$ млн лет назад, закончился $485,4 \pm 1,9$ млн лет назад), ордовик ($485,4 \pm 1,9$ млн лет назад ... $443,4 \pm 1,5$ млн лет назад), силур ($443,4 \pm 1,5$ млн лет назад ... $419,2 \pm 3,2$ млн лет назад), девон ($419,2 \pm 3,2$ млн лет назад ... $358,9 \pm 0,4$ млн лет назад), карбон ($358,9 \pm 0,4$ млн лет назад ... $298,9 \pm 0,15$ млн лет назад) и пермь ($298,9 \pm 0,15$ млн лет назад ... $252,17 \pm 0,06$ млн лет назад). Мезозой: триасовый период ($252,17 \pm 0,06$ млн лет назад ... $201,3 \pm 0,2$ млн лет назад), юрский ($201,3 \pm 0,2$ млн лет назад ... $145,0$ млн лет назад) и меловой ($145,0$ млн лет назад ... $66,0$ млн лет назад). Кайнозой: палеогеновый период ($66,0$ млн лет назад ... $23,03$ млн лет назад), неоген ($23,03$ млн лет назад ... $2,59$ млн лет назад), антропоген или четвертичный период ($2,59$ млн лет назад ... ныне).

Сапрофаги — **гетеротрофы**, поедающие мертвые органические остатки, главным образом растительные; часть редуцентного блока **экосистемы**.

Сапрофитофаги — иногда особо выделяемая группа **сапрофагов**, потребляющих только растительные остатки (но не остатки животных и не экскременты).

Сукцессия — направленное закономерное изменение экологического сообщества (биоценоза, фитоценоза и пр.) или экосистемы (биогеоценоза) в экологическом масштабе времени, связанное с настолько глубоким преобразованием его состава и структуры, что начальная и конечная стадии могут практически не иметь общих элементов; в типичном случае выделяют последовательно сменяющие друг друга этапы или стадии сукцессии, но возможен и континуальный процесс, не разделяемый на стадии. Различают первичные сукцессии, связанные с заселением организмами условно безжизненного субстрата (например, зарастание песчаных дюн), и вторичные, при которых сообщество формируется заново после разрушения (например, восстановление степи после распашки).

Первичная продукция — прирост биомассы растительного сообщества (**фитоценоза**), обычно оценивается за определенный срок (месяц, год и т. д.).

Плакор — термин русскоязычной геоботаники; позиция рельефа, в которую не поступает и из которой не исходит никакого бокового стока, а горизонт грунтовых вод находится глубоко, т. е. вся доступная для **биоты** вода происходит из атмосферных осадков и вся она остается в пределах данной позиции, без потерь на боковой сток; такие условия делают П. местообитанием, в котором наиболее чисто проявляется зависимость растительности от климата. Считается, что именно в плакорных местообитаниях формируются наиболее типичные для данных климатических условий растительные сообщества.

Фитомасса — масса растительного сообщества; используется как для абсолютной, так и для удельной массы (на единицу площади).

Фитоценоз — растительный компонент **экосистемы**, ее **автотрофный** блок, обладающий определенным составом и структурой (то же, что растительное сообщество).

Фитофаги — гетеротрофы, питающиеся частями (в том числе соками) живого растения.

Фульвокислоты — группа гумусовых кислот, растворимых в воде, щелочах и кислотах; отличаются относительно высокой химической активностью, в растворе окрашены в светло-желтые тона.

Экологическая ниша — область в многомерном пространстве ресурсов и факторов среды, ограниченная по осям пределами толерантности биологического таксона (обычно вида). Внутри этой области условия среды приемлемы для существования данного таксона. Размеры, форма и положение этой области в пространстве ресурсов и факторов отражают сумму всех адаптаций вида к среде или, иными словами, набор его требований к среде. Проекция Э.н. вида (или другого таксона) на физическое пространство поверхности Земли определяет как расположение и рисунок его географического **ареала**, так и распределение таксона в ландшафте (в частности в системе **катенных**

градиентов). Комбинация Э. н. всех составляющих экосистему видов определяет функциональную структуру экосистемы. Понимание этого термина разными авторами имеет свою специфику. В частности, в этой книге Э.н. определяется как единица дискретности среды в пространстве, во времени и в системе связей между организмами.

Экосистема — биотическое сообщество, взятое вместе со своей средой, обладающее относительно замкнутой системой функциональных связей и круговоротом вещества и энергии; разделяется на четыре основных функциональных блока: продуцентный, консументный, редуцентный и депонентный. Продуценты в наземных экосистемах, почти исключительно **автотрофы**. Депонентный блок включает не живые организмы, а органическое и неорганическое вещество, ограниченно вовлеченное в биотический оборот (в почве, опаде и др.) Часто, в том числе в этой книге, понятие Э. используется применительно к определенному масштабу пространства — как синоним понятия биогеоценоз. В этом случае Э. определяется как участок биосферы, в пределах которого сохраняется некоторый единый тип микроклимата, почвы, растительного покрова, населения животных и микроорганизмов и совершается однотипный, относительно замкнутый биологический круговорот вещества и энергии.

РАСТЕНИЯ И ЖИВОТНЫЕ, УПОМЯНУТЫЕ В ТЕКСТЕ

РАСТЕНИЯ

Адонис, или горичвет — <i>Adonis</i> (основные виды в степях — <i>A. vernalis</i> , <i>A. volgensis</i> , <i>A. sibirica</i> , <i>A. villosa</i>)	27, 28
Бизонова трава — <i>Bouteloua dactyloides</i>	50, 75, 127
Биоргун — <i>Anabsis salsa</i>	30, 98
Бородач — <i>Andropogon</i> (наиболее известный вид высокотравной прерии — <i>A. gerardii</i>).....	51, 59
Брандушка — <i>Bulbocodium versicolor</i>	
Вероника — <i>Veronica</i> (основные виды в степях — <i>V. spicata</i> , <i>V. incana</i> , <i>V. multifida</i> , <i>V. pinnata</i> , <i>V. prostrate</i> , <i>V. spuria</i>)	69
Ветреница — <i>Anemone</i> (основной вид в луговых степях — <i>A. sylvestris</i>).....	27, 28
Волдушка козлецоволистная — <i>Bupleurum scorzoniferolium</i>	87
Гиацинтик — <i>Hyacinthella</i> (основные виды в степях — <i>H. leucophaea</i> , <i>H. pallasiana</i>).....	28
Грама трава — <i>Bouteloua gracilis</i>	75
Грудница — принятое русское название нескольких видов рода <i>Galatella</i> (основные виды в сухих степях — <i>G. villosa</i> , <i>G. tatarica</i>).....	29
Гусиный лук — <i>Gagea</i> (в степях десятки видов).....	28
Житняк — <i>Agropyron</i> (в степях особенно заметную роль играет житняк гребенчатый, <i>A. pectinatum</i>)	96, 98
Змеевка растопыренная — <i>Cleistogenes squarrosa</i>	30
Зопник — <i>Phlomis</i> и <i>Phlomoïdes</i> (основные виды в степях — <i>Phlomoïdes tuberosa</i> , <i>Phlomis pungens</i>)	28
Ирис — <i>Iris</i> (в степях не менее 15 видов, особенно важны <i>I. pumila</i> , <i>I. humilis</i> , <i>I. glaucescens</i> , <i>I. potaninii</i>).....	28, 147
Карагана — <i>Caragana</i> (в степях около 15 видов, самый массовый — <i>C. frutex</i>)	87, 138
Карагана мелколистная — <i>Caragana microphylla</i>	87
Кермек — <i>Limonium</i>	29, 69, 100

- Ковыль — *Stipa* (много десятков видов, включая важнейшие доминанты и наиболее характерные виды степных сообществ) ... 28, 29, 30, 44, 45, 51, 59, 61, 69, 75, 87, 88, 97, 98, 99, 114, 135, 138, 147
- Ковыль байкальский — *Stipa baikalensis* 87
- Ковыль восточный — *Stipa orientalis* 45
- Ковыль Залесского — *Stipa zaleskii* 28
- Ковыль киргизский — *Stipa kirghisorum* 44
- Ковыль Крылова — *Stipa krylovii* 29, 44
- Ковыль Лессинга (ковылок) — *Stipa lessingiana* 29
- Ковыль тырса (волосатик) — *Stipa capillata* 129
- Ковыль украинский — *Stipa ukrainica* 29, 45
- Клевер — *Trifolium* и *Amoria* 27
- Козлобородник — *Tragopogon* (самый обычный вид в степях — *T. dubius*) 27
- Колокольчик — *Campanula* (самый обычный вид в степях — *C. sibirica*) 18, 27
- Кострец — *Bromopsis* (основной вид в луговых степях — *B. riparia*) 27, 98
- Крестовник — *Senecio* 27
- Лапчатка — *Potentilla* (в степях десятки видов, самые массовые — *P. humifusa*, *P. recta*, *P. canescens*) 29, 138
- Лапчатка бесстебельная — *Potentilla acaulis* 29
- Лютик — *Ranunculus* 27, 70
- Маревые — *Chenopodiaceae* 98, 147
- Морковник — *Silaum silaus* 100, 147
- Мятлик — *Poa* (один из доминантов в луговых и настоящих степях — *Poa stepposa*) 53, 75
- Нивяник — *Leucanthemum* (заметный вид в луговой степи — нивяник обыкновенный, *L. vulgare*) 27
- Нителистник сибирский — *Filifolium sibiricum* 87, 96, 98
- Носток — *Nostoc* (в степи наиболее обычен *N. commune*, образующий смешанные колонии с другими сине-зелеными водорослями, или, правильнее, цианобактериями — *Scytonema ocellatum*, *Microcoleus vaginatus* и др.) 28, 118
- Оносма — *Onosma* (двулетники *O. polychroma*, *O. tinctoria*, в каменистых степях особенно типичен полукустарничек *O. simplicissima*) 28, 147
- Полынь — *Artemisia* (в степях до сотни видов, в том числе не менее десятка важнейших доминантов степных сообществ, таких как *A. austriaca*, *A. lerceana*, *A. taurica*, *A. glauca*, упомянутые ниже полыни холодная и Гмелина и др.) 29, 30, 75, 125, 134, 135, 147
- Полынь холодная — *Artemisia frigida* 29, 138
- Полынь Гмелина — *Artemisia gmelinii* 135
- Прострел — *Pulsatilla* (в степях более десяти видов, среди самых известных и массовых — прострел раскрытый, *P. patens*, прострел украинский или чернеющий, *P. ucrainica*, прострел Турчанинова, *Pulsatilla turczaninovi*) 27, 87
- Прутняк — *Kochia prostrata* 134
- Птицемлечник — *Ornithogalum* 28

Пырей — <i>Elytrigia</i>	51, 69
Смолевка енисейская — <i>Silene jenseensis</i>	87
Спирея — <i>Spiraea</i> (массовые виды, часто доминирующие в степях или образующие отдельные заросли кустарников — <i>S. crenata</i> , <i>S. hypericifolia</i> , в горных луговых степях Алтае-Саянской горной области — <i>S. trilobata</i>)	30, 135, 137
Таволга — <i>Filipendula</i> (аспект в луговой степи образует таволга обыкновенная, <i>F. vulgaris</i>)	27, 70
Тимьян — <i>Thymus</i> (в травостое луговых и настоящих степей обычен тимьян Маршалла — <i>Th. marschallianus</i> , в каменистых степях — тимьян ползучий, <i>Th. serpyllum</i> , и десятки похожих на него видов тимьяна).....	69
Типчак — группа видов рода <i>Festuca</i> (основной доминант в степях — <i>F. valesiaca</i>).....	27, 29, 30, 61, 88, 98, 126, 133, 138, 147
Тонконог — <i>Koeleria</i> (в число основных доминантов степей входит <i>K. cristata</i> , а в песчаных степях — <i>K. glauca</i>)	28, 29, 51, 75
Тростник — <i>Phragmites australis</i>	86, 148
Тюльпаны — <i>Tulipa</i> (в степях около десяти видов, из которых самый известный и красивый — тюльпан Шренка или Геснера, <i>Tulipa gesneriana</i>)	18, 28, 70
Чемерица — <i>Veratrum</i> (упомянутый в книге вид с темно-багровыми цветами — чемерица черная, <i>V. nigrum</i>)	27
Чий — <i>Achnatherum</i> (= <i>Lasiagrostis</i>) <i>splendens</i>	59
Чина — <i>Lathyrus</i> (в степях наиболее обычны <i>L. pannonicus</i> , <i>L. pallescens</i>).....	27
Шалфей — <i>Salvia</i> (в степях не менее пятнадцати видов)	27, 28, 147
Шлемник байкальский — <i>Scutellaria baicalensis</i>	87
Эспарцет — <i>Onobrychis</i> (наиболее обычен в степях эспарцет песчаный, <i>O. arenaria</i>)	27
Эфедра (или хвойник) — <i>Ephedra</i> (в степях несколько видов, из которых наиболее распространены растущие в каменистых и песчаных степях <i>E. distachya</i> , <i>E. monosperma</i> , <i>E. equisetina</i>).....	67, 75

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ И ПРОСТЕЙШИЕ

Азиатская саранча — <i>Locusta migratoria</i> (из семейства саранчовых, Acrididae).....	89, 148
Анатолика — <i>Anatolica</i> , род семейства чернотелок	109
Азилиды — Asilidae, ктыри, семейство отряда двукрылых	137, 138
Амебы — <i>Amoeba</i> , род простейших, относящийся к подклассу Rhizopoda (входит в тип Sarcomastigophora); в широком понимании, различные простейшие, имеющие амебодную форму	35, 120
Блапс — <i>Blaps</i> , род семейства чернотелок	110, 115
Вертячки — Gyrinidae, семейство отряда жесткокрылых (жуков)	113

Водолюбы — Hydrophilidae, семейство отряда жесткокрылых (жуков).....	113
Геофилы (как систематическое название животных) — Geophilidae, семейство губоногих многоножек	120, 131, 134
Дисхириус — <i>Dischirius</i> , род семейства жужелиц	113
Дождевые черви — Lumbricidae	31, 47, 55, 132
Долгоносики — Curculionidae, семейство отряда жесткокрылых (жуков)	55, 113, 118, 137, 138
Доркадион — <i>Dorcadion</i> , род семейства жуков-усачей	112
Жгутиконосцы — большая группа простейших, объединяемых в класс Mastigophora (входит в тип Sarcomastigophora)	35, 120
Жужелицы — Carabidae, семейство отряда жесткокрылых (жуков)	58, 86, 90, 91, 113, 118, 136, 137
Жуки, или жесткокрылые — Coleoptera, отряд класса насекомых	47, 57, 89, 107, 109, 112, 113, 114, 118, 136
Инфузории — Ciliophora, тип простейших	120
Итальянский прус — <i>Calliptamus italicus</i> (из семейства саранчовых, Acrididae)	89
Кардиофорус — <i>Cardiophorus</i> , род семейства жуков-щелкунов	137
Клопы, или полужесткокрылые — Hemiptera, отряд насекомых	117, 118
Костянки — Lithobiomorpha, отряд губоногих многоножек	120
Листоеды — Chrysomelidae, семейство отряда жесткокрылых (жуков)	112, 118, 136, 137
Луговой мотылек — <i>Loxostege sticticalis</i> (из семейства огневки-травянки, Crambidae)	34
Микродера — <i>Microdera</i> , род семейства чернотелок	109
Многоножки — Myriapoda, рассматривается как надкласс или подтип типа членистоногих	120
Молдавская огневка — <i>Synaphe moldavica</i> (из семейства огневки, Pyralidae)	133, 134
Муравьи — Formicidae, семейство общественных перепончатокрылых	108, 132, 154
Мухи — Brachycera, подотряд (или даже объединение двух подотрядов) отряда двукрылых (Diptera)	107, 117
Навозники, или навозные жуки — группа жуков семейства пластинчатоусых, Scarabaeidae (иногда выделяется как подсемейство Coprinae); упомянутые в книге навозники относятся к роду афодии, или навознички — <i>Aphodius</i>	128
Нематоды, или круглые черви — Nematoda, крупнейший по числу видов тип червеобразных животных	31
Ногохвостки, или коллемболы — Collembola, группа членистоногих, относя- щаяся к классу скрыточелюстных (Entognatha) в составе подтипа шестиногих, иногда рассматриваются как самостоятельный класс	31, 119, 120, 121

Озимая совка — <i>Agrotis segetum</i> (из семейства совок, Noctuidae)	34
Панцирные клещи — Oribatida, большая группа неясного статуса в составе подотряда саркоптитформных клещей (Sarcoptiformes) отряда акариформных клещей, Acariformes; иногда самих орибатид рассматривают как отдельный подотряд или даже отряд	31, 119, 120, 121, 154
Пауки — Aranei, крупнейший по числу видов отряд класса паукообразных.....	117, 118, 137
Пединус — <i>Pedinus</i> , род семейства чернотелок	111
Пентикус — <i>Penthicus</i> , род семейства чернотелок	57
Песчаный медляк — <i>Opatrum sabulosum</i> (из семейства чернотелок, Tenebrionidae)	89, 90, 110, 129
Перепончатокрылые — Hymenoptera, один из крупнейших отрядов насекомых.....	117
Плавунцы — Dytiscidae, семейство отряда жесткокрылых (жуков)	113
Платиносцелис — <i>Platynoscelis</i> , род семейства чернотелок	57
Прямокрылые — Orthoptera, отряд насекомых, объединяющий кузнечиков, саранчовых и сверчков	71, 78, 89, 136
Саранчовые — Acrididae, семейство прямокрылых насекомых; в расширенном значении — то же, что саранчеобразные, группа, включающая собственно саранчовых и еще несколько близких семейств.....	47, 57, 71, 74, 75, 79, 89, 90, 113, 117, 126, 128, 134, 136, 139, 155
Совки — Noctuidae, семейство отряда чешуекрылых (бабочек)	34
Сосновый и сибирский шелкопряды (коконопряды) — <i>Dendrolimus pini</i> (из семейства коконопрядов, Lasiocampidae)	89
Стафилины или коротконадкрылы (правильнее стафилиниды) — Staphylinidae, крупнейшее по числу видов семейство отряда жесткокрылых (жуков)	118
Стрекозы — Odonata, отряд насекомых	79, 117
Тентирия — Tentyria, род семейства чернотелок	109, 130
Тереvidы — Therevidae, лжектыри, семейство отряда двукрылых	137, 138
Тинники — Elaphrinae, подсемейство семейства жужелиц, а также <i>Elaphrus</i> , основной род этого подсемейства.....	113
Тли — Aphidoidea, надсемейство отряда полужесткокрылых (ранее относилось к отряду равнокрылых, Homoptera, который теперь не выделяется).....	117
Усачи — Cerambycidae, семейство отряда жесткокрылых (жуков)	107, 112
Хрущи — Melolonthinae, подсемейство жуков семейства пластинчатоусых	55, 113, 121
Чернотелки — Tenebrionidae, одно из крупнейших семейств отряда жесткокрылых (жуков)	32, 34, 47, 55, 56, 57, 58, 89, 90, 91, 107, 108, 109, 110, 112, 113, 114, 115, 118, 121, 129, 130, 136, 137, 154, 155, 164, 165

Щелкуны — Elateridae, семейство отряда жесткокрылых (жуков)	32, 55, 111, 121, 138, 165
Энхитреиды — Enchytraeidae, семейство подкласса малощетинковых червей	31, 120, 121, 131, 132
Эодоркадион — <i>Eodorcadion</i> , род семейства жуков-усачей	112

ПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Бизон — <i>Bison bison</i>	12, 127, 144, 145, 146, 151
Большой тушканчик, или земляной заяц — <i>Allactaga major</i>	101
Вилорогая антилопа, или вилорог — <i>Antilocapra americana</i>	127, 144
Гоферы — Geomyidae, обитающее в Америке семейство грызунов	101
Джунгарский хомячок — <i>Phodopus sungorus</i>	100, 101, 104
Дзерен — <i>Procapra gutturosa</i>	100, 101, 105, 106, 144, 151
Дрофа — <i>Otis tarda</i>	144
Крапчатый суслик — <i>Spermophilus suslicus</i>	100
Кулан — <i>Equus hemionus</i>	101, 105, 106, 144
Лошадь Пржевальского — <i>Equus przewalskii</i>	105, 106, 146
Луговые собачки — <i>Cynomys</i> , род семейства беличьих	127
Малый суслик — <i>Spermophilus pygmaeus</i>	100
Монгольская песчанка — <i>Meriones unguiculatus</i>	103
Обыкновенная полевка — <i>Microtus arvalis</i>	132
Полевка Брандта — <i>Lasiopodomys brandti</i>	103, 128, 131
Сайгак — <i>Saiga tatarica</i>	33, 75, 100, 101, 105, 106, 107, 114, 144, 151
Слепушонка — <i>Ellobius talpinus</i>	51, 101
Слепыш обыкновенный — <i>Spalax microphthalmus</i>	51,
Слепыши — <i>Spalax</i> , род семейства слепышовых, Spalacidae ...	74, 101, 102, 104, 131
Степная пеструшка — <i>Lagurus lagurus</i>	103, 104, 125, 134
Степная пищуха — <i>Ochotona pusilla</i>	100, 101, 128
Степной сурок — <i>Marmota bobak</i>	100
Стрепет — <i>Tetrax tetrax</i>	144
Сурки — <i>Marmota</i> , род семейства беличьих	101, 102, 103, 104, 127, 132, 134, 144, 151
Суслики — <i>Spermophilus</i> , род семейства беличьих	51, 100, 101, 102, 103, 104, 127, 135
Тарпан — <i>Equus gmelini</i>	100, 146, 151

Тибетская газель, или тибетский дзерен — <i>Procapra picticaudata</i>	105
Тибетская антилопа, или оронго — <i>Pantholops hodgsoni</i>	105
Тур — <i>Bos primigenius</i>	100, 144, 146, 151
Цокор — <i>Myospalax</i> , род семейства слепышовых, Spalacidae; в степях наиболее типичны алтайский цокор, <i>M. myospalax</i> , и даурский цокор, <i>M. psilurus</i>	51, 74, 101, 102

ИСТОЧНИКИ, ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ПРИ СОСТАВЛЕНИИ ТАБЛИЦ И РИСУНКОВ

Табл. 1. Структура, функционирование и эволюция... (1974, 1976); Титлянова А. А. (1977); Шатохина Н. Г. (1980); Родин Л. Е., Базилевич Н. И. (1965); Природное районирование Северного Казахстана (1960); Гвоздецкий И. А., Николаев В. А. (1971); Сляднев А. П. (1965); Редков В. В. (1964).

Табл. 2. Котельников В. Л. (1963); Гвоздецкий И. А., Николаев В. А. (1971); Природное районирование Северного Казахстана (1960); Средняя Сибирь (1964); Ногина Н. А. (1964).

Табл. 3. Ковалев Р. В. и др. (1973); Волковинцер В. И. (1978).

Табл. 4. Справочник по климату СССР, вып. 18 (1968).

Рис. 2. Добровольский В. В. (1968).

Рис. 3. Вальтер Г. (1975); Воронов А. Г. (1973).

Рис. 4. Атлас почв СССР (1974); Редков В. В. (1964); Структура, функционирование и эволюция... (1974).

Рис. 5. Половинкин А. А. (1958).

Рис. 7. Титлянова А. А. (1977); Шатохина Н. Г. (1980); Волкова В. Г. и др. (1979).

Рис. 8. Гиляров М. С., Чернов Ю. И. (1975); Прохина Н. А. (1968); Чернов Ю. И. (1975); Черноземы СССР (1974); Животное население почв безлесных биогеоценозов... (1968).

Рис. 9. Черноземы СССР (1974); Клевенская И. Л. и др. (1970); Микрофлора почв южной части СССР (1966); Мишустин Е. Н. (1976).

Рис. 11. Монин А. С., Шишков Ю. А. (1979).

Рис. 12. Палеогеографические реконструкции любезно предоставлены проф. Р. Блэки, <http://cpgeosystems.com/paleomaps.html> © Ron Blakey, Colorado Plateau Geosystems, Arizona, USA

Рис. 13, 15. Данные метеостанции «Шортанды» (Целиноградская обл.).

Рис. 14. Изучение степных геосистем во времени (1976).

Рис. 16, 17. Данные автора.

Рис. 18. Воронов А. Г. (1973); Вальтер Г. (1975).

Рис. 19, 20. Кожевников А. В. (1951).

Рис. 21. Флинт В. Е. и др. (1970), рис. В.М. Смирин.

Рис. 22. Рис. В.М. Смирин.

Рис. 23. Захаров А. А. (1978).

Рис. 24. Медведев Г. С. (1965).

Рис. 26. Стебаев И. В. и др. (1968).

Рис. 27. Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая (1973).

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редактора первого издания	5
Предисловие автора	7
Глава 1. Что толку со степи?	10
Глава 2. Смотр степных экосистем	18
Что называть степью?	—
Изменчивость степных экосистем по широтно-зональному географическому градиенту	23
Изменчивость степных экосистем по градиенту континентальности	40
Изменчивость степных экосистем по высотно-поясному градиенту	53
Прочие степные экосистемы	57
Глава 3. Тайнство происхождения степей	62
Архитектоника планеты и климатические предпосылки возникновения степей	—
Эволюция флоры и флористические предпосылки возникновения степей	66
Фаунистические предпосылки возникновения степей	70
Почвенные предпосылки возникновения степей	72
Эволюция степей	74
Глава 4. Ландшафт с холерическим темпераментом	77
Образное восприятие степи	—
Климатическая неуравновешенность степных экосистем	80
Биота и дестабилизация экологической обстановки в степи	86
Степные почвы во времени	92
Глава 5. Приспособления на все случаи жизни	94
Своеобразие адаптации у степных растений	95
Млекопитающие в степи	100
Насекомые в степных экосистемах	107
Глава 6. Конструкция степной экосистемы	115
Ярусная организация	116
Мозаичные структуры	132
Узловые сгущения биоты	135
Значение катенной структуры для степных экосистем	139
Глава 7. Человек в степи	144
Литература	153
Приложение	157
Словарь экологических терминов	—
Растения и животные, упомянутые в тексте	162
Источники, использованные при составлении таблиц и рисунков	169

Научное издание

Мордкович Вячеслав Генрихович

СТЕПНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

2-е издание, исправленное и дополненное

Издание является некоммерческим и распространяется бесплатно.

Художественное оформление

Н. В. Прийдак, Н. И. Прийдак, А. А. Войцехович, В. М. Смирин

В оформлении книги использованы фотографии

*И. А. Артёмова, А. Н. Барашковой, Г. В. Гузь, С. И. Жданова, А. Ю. Королюка,
М. А. Кошкина, И. И. Любечанского, В. М. Павлейчика, П. С. Ситникова, И. Э. Смелянского,
Б. А. Смоленцева, А. Цвенов, С. М. Ямалова, С. Carbutt, E. Carriquiry, A. Glen*

Технический редактор *С. Ю. Бадалян*

Оригинал-макет подготовлен при участии:

Д. Ю. Кропачевой, Е. В. Балакиной

Корректор *В. И. Варламова*

Подписано в печать 00.04.2014.

Уч.-изд. л. 13,4. Усл. печ. л. 13,7. Формат 70×100/16.

Печать офсетная. Тираж 500 экз. Заказ № ??

Отпечатано в ООО Печатный центр «Копир»

630008, Новосибирск, ул. Ленинградская, 102

тел.: 266-61-11

Фото П.С. Ситникова, 2005 г.



Вячеслав Генрихович Мордкович – без преувеличения, современный классик экологии степей, а также авторитетный почвенный зоолог, энтомолог и зоогеограф, знаток и популяризатор истории и этно-экологии Западной Сибири. Эвакуированный в детстве из блокадного Ленинграда, он большую часть жизни живет в Новосибирске, где много лет руководил лабораториями двух академических институтов. Доктор биологических наук, профессор Новосибирского университета и Новосибирского педагогического университета, автор многих научных и научно-популярных книг и полутора сотен научных статей.

Проект ПРООН/ГЭФ/Минприроды России "Совершенствование системы и механизмов управления ООПТ в степном биоме России"

125009 Москва, Леонтьевский пер., 9. Программа развития ООН

Тел.: (495) 787 21 00, 787 21 42; факс: (495) 787 21 01

E-mail: savesteppe@mail.ru

<http://savesteppe.org/project/ru/>

