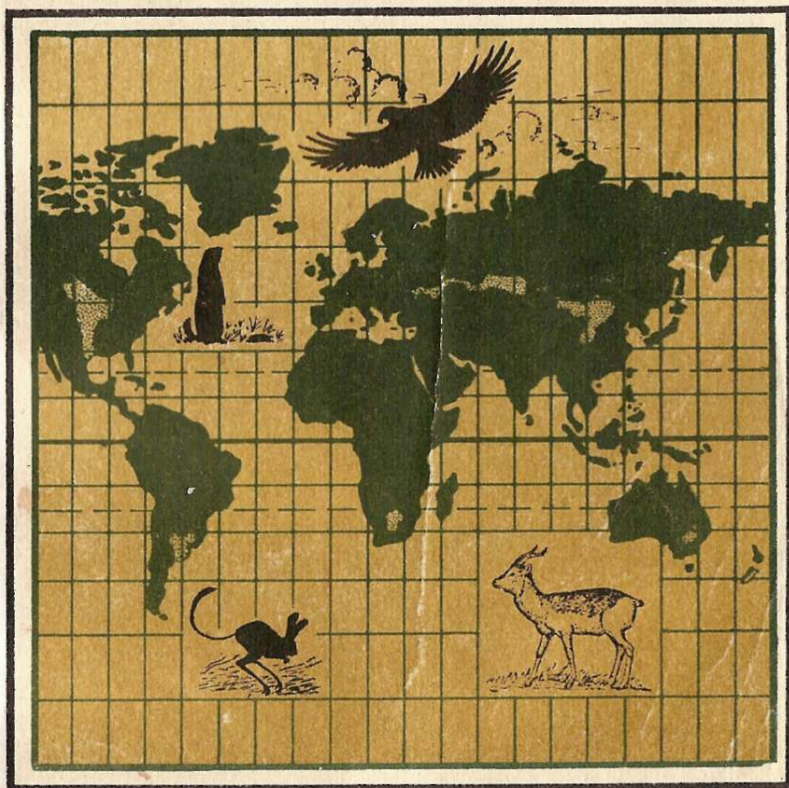


В. Г. МОРДНОВИЧ
**СТЕПНЫЕ
ЭКОСИСТЕМЫ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО · НАУКА
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Научно-популярная серия

В. Г. МОРДКОВИЧ

СТЕПНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» СИБИРСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ Новосибирск • 1982

Мордкович В. Г. Степные экосистемы.—
Новосибирск: Наука, 1982.

Есть книги, посвященные лесам, пустыням, тундрам. Предлагаемая монография — о степях. В ней дано определение степной экосистемы, сделан обзор степей, очерчены пределы их различий в разных частях Земли. Объяснено, каким образом взаимодействуют в едином механизме почва, растительность, животные, микроорганизмы и климат. Разобраны предпосылки возникновения и эволюции степей — самого молодого ландшафта планеты. Определена и проиллюстрирована главная особенность степных экосистем — их необыкновенная переменчивость во времени. Показано, как приспособлены к таким условиям растения, насекомые, млекопитающие. Обсуждаются проблемы сосуществования степи и человека.

Книга рассчитана на экологов, биогеографов и широкий круг читателей.

Табл. 4. Ил. 28. Библиогр. 89.

Ответственный редактор д-р биол. наук А. А. Титлянова

ОТ РЕДАКТОРА

Предлагаемая вниманию читателей книга относится к научно-популярному жанру. Автор поставил задачу простым, доходчивым языком рассказать, что такое степная экосистема, что общего между разными степями, как они возникли, как устроены и как живут. Думаю, что автор со своей задачей справился.

Ученый-натуралист, он видит и слышит степь. Благодаря ему перед нашими глазами возникает этот прекрасный ландшафт с 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, растениями и почвой. Он рассказывает не только как организована степная экосистема, но и как она возникла в процессе эволюции.

Будучи прежде всего исследователем, автор не снижает научного уровня анализа материала, не допускает упрощения, всегда стремясь подкрепить свои положения числом и мерой.

Книга эта — одновременно и популярный очерк, и научное исследование. Автору принадлежит четкое выделение и описание градиента координатности, одной из трех осей (две остальные — широтно-зональный и вертикально-поясной градиенты), по которым ориентированы совокупности степных экосистем. Автором разработана идея о степи как наиболее пульсирующей по всем показателям экосистеме.

Естественно, что в кратком очерке нельзя сказать обо всем. В связи с этим хочется отметить, что автор, рассматривая организованность степных экосистем, останавливается лишь на пространственной, оставляя в стороне функциональную организованность, основанную на энергетических обменных процессах. Вероятно, существует непропорциональность в материале ботанического и зоологического характера. О животных в книге много больше, чем о растениях. Последнее обстоятельство следует иметь в виду, но вряд ли можно упрекать автора за некоторый субъективизм. Он — зоолог и имеет право предпочесть наиболее любимые объекты и наилучшим образом известный ему материал.

Книга эта не только интересная, но и весьма полезная. Степи — исчезающий ландшафт, и надо очень хорошо, профессионально знать его, чтобы сохранить и уметь восстановить, хотя бы в ограниченных масштабах, в недалеком, я надеюсь, будущем. Степи — необходимый элемент экосистемного разнообразия биосферы, наиболее молодой ландшафт нашей планеты, обладающий высокой потенциальной продуктивностью. Сохранение этого типа ландшафта для будущих поколений — наша прямая обязанность.

А. Л. Титлянова

ПРЕДИСЛОВИЕ

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

Р. Гамзатов. Мой Дагестан

Довольно давно, лет двадцать назад, автор этой книги еще студентом впервые попал в степь и был околдован ею, по-видимому, навсегда. Теперь, на сорокалетнем жизненном перевале, возникло невольное желание подвести итоги своей степной молодости, прежде чем ее воспоминания будут, как теперь модно говорить, «оптимизированы» рассудительной зрелостью.

Все двадцать лет 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, в котором ему приходится работать впервые.

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.

Автор благодарен В. Ф. Альтерготу, Ю. Г. Бело-кобыльскому, А. А. Горшковой, И. В. Стебаеву, С. С. Трофимову, просмотревшим рукопись и сделавшим много полезных замечаний.

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. 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 десятиmillionное человечество столкнулось с неприятным фактом: «провизии на полках» дотопе безотказного «биосферного универсама» оказалось меньше суммарной годичной потребности людей, достигшей к тому времени величины $0,9 \cdot 10^{13}$ ккал (из расчета 2500 ккал, 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 $0,9 \cdot 10^{18}$ ккал, причем большая часть приходится на продукцию фитомассы, не пригодной 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 изобильное 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, встречавшаяся 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 нашего столетия, позволила людскому племени увеличить свое представительство в «природном парламенте» до 4 миллиардов делегатов.

Переход на продукцию, поставляемую полустепными 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. Счастлирое 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, печенег, хазары, гунны, татары, русские переселенцы 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 побежать вдаль. Для древнего степного жителя подвижность была безоговорочной необходимостью. В степи почти постоянно приходится догонять или убежать. 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. Степной подарок — колесо, навеянный, 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 ко-

чевников 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 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 проявление биогенной миграции. Степь среди других экосистем биосферы — «поздний ребенок». Однако именно по ней движутся наиболее мощные потоки вещества и энергии. Их гонит человек. Только с зерном из степных экосистем 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, пересекающие степную зону Евразии почти на всем ее протяжении. Та же доступность степных экосистем 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, степь на протяжении последнего столетия является одной из основных энергетических баз человечества.

Степи всегда были источником *военно-исто-*

рических проблем человечества. На протяжении многих веков 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 с I по VI в. н. э. происходила консолидация славянских племен. Именно походы в степь способствовали созданию племенных союзов, получивших в VI—VII вв. н. э. название «Русь». Это движение привело в конце концов к возникновению 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 вла-

стью 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 источник — 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.

Черты степного характера укоренялись в русском человеке не только через принудительное воздействие ландшафта, но и непосредственно с кровью кочевников. Еще М. В. Ломоносов признавал, что «среди древних родоначальников нынешнего российского народа... скифы не последнюю часть составляют». 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 для взыскательного уха, 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 вкладывают 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 «Гарасе Бульбе». Степной темперамент чувствуется в одессите И. Бабеле. А. П. Чехов всего через 9 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 степ-

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

кой конь, поэзия нашего современника О. Сулейменова. Постоянное созерцание всегда открытого звездного неба и беспредельных зеленых степей, по словам казахского поэта 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 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*. Полное исчезновение целинных степей с их духовным влиянием прежде всего на население СССР, с их генофондом кормовых, лекарственных растений и промысловых животных и птиц не может не настораживать.

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, неподвижные обстоятельства, которые очень часто уничтожают значение первых»². И сегодня предостережение Ф. Энгельса звучит актуально. Высокомерие человека по отношению к природе — чрезмерно. По-прежнему человек часто рассматривается как су-

щество, 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 всемогущий. 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 следующие: 1) создание службы сложения 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 лю-

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

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

дям и множество других, в том числе таких, которые еще не поняты человеком. Между тем количество и размеры охранных 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 эталонов 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. Не лишне напомнить, что классики марксизма предугадывали ее много десятилетий назад. Ф. Энгельс в «Диалектике природы» писал: «На каждом шагу факты напоминают нам о том, что мы отнюдь не властвуем над природой, как завоеватель властвует над чужим народом, не властвуем над ней так, как кто-либо, находящийся вне природы,— что мы, наоборот, нашей плотью, кровью и мозгом (курсив наш— В. М.) принадлежим ей и находимся внутри нее, что все наше господство над ней состоит в том, что мы, в отличие от всех других существ, умеем познавать ее законы и правильно их применять»⁴.

Решению именно этой задачи посвящены Постановление ЦК КПСС и Совета Министров СССР от 1978 г., в котором еще раз настоятельно рекомендуется усилить охрану и увеличить воспроизводство природных ресурсов, и новый Закон об охране природы.

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.

⁴ Энгельс Ф. Диалектика природы. М.: Госполитиздат, 1964, с. 153-154.

Глава II

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»¹. 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»². И опять не оптимально! Например, луговые степи Евразии и Южной Америки сформированы не столько узколист-

¹ Стамп Л. Д. Словарь общегеографических терминов. Т. 2. М.: Прогресс, 1976. 264 с.

² Энциклопедический словарь географических терминов. М.: Советская энциклопедия, 1968. 358 с.

ными, сколько широколиственными 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 интенсивным укоренением злаков, не покрывающих поверхность почвы сплошь, в промежутках могут развиваться различные жизненные формы: однолетние, луковичные геофиты, многолетние травянистые двудольные, иногда полукустарники»³. 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 только перечислить некоторые из них, чтобы увидеть разнообразие экосистем этого типа. Оказывается, существует степь альфовая, высокогорная, горная, дерновинно-злаковая, колючекустарниковая, колючая, колочетравная, криофильная, пустотная, 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»⁴, до Забайкалья. Длина этого степного полотна

³ Леме Ж. Основы биогеографии. М.: Прогресс, 1976. 238 с.

⁴ 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.

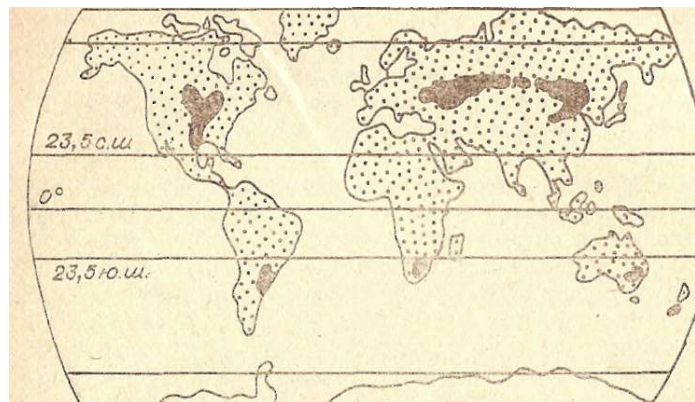


Рис. 1. Степные территории Земного шара.

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 полотно 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 воздуха. Растительный компонент выполняет функцию синтеза органического ве-

щества 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 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 преобладанием 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 до 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 микрофлора* 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 темно-цветной 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 новообразование гумуса равняется его расходу, при наличии большого накопленного ранее и оборотно расходуемого гумусового резерва.

Конечно, вышеизложенный prospect 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 именуются 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 характеризуемый 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 членки которой, 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°. Высотно-поясной градиент порождает наличие степей равнинных, горно-котловинных, горно-склонных 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 — это и есть климаксовая, зональная.

Значение для степи катенного градиента, в отличие от трех первых, мы обсудим позднее, поскольку катены включают экосистемы нестепные, 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. 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° в



Рис. 2. Широтная зональность степных почв СССР.

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

границах от 1900 до 2600° 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 степной зоны к южным меняется с 430 до 150 мм в год. Большая их часть (75—85%) выпадает летом, когда в условиях высоких температур, достигающих в июле 40°, выпавшая влага в значительной мере исна-

Таблиц а 1

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

Параметр	Луговая	Настоящая	Засушливая	Сухая	Опустыненная
Сумма температур выше 10°	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	2,3	2,3	1,2	0,7	0,1
Ветошь и подстилка	3,6	3,2	5,8	1,8	Нет свед.
Подземная фитомасса	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.

рется. 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.

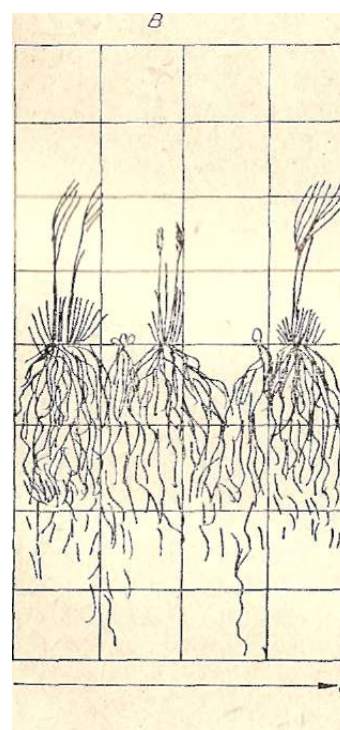
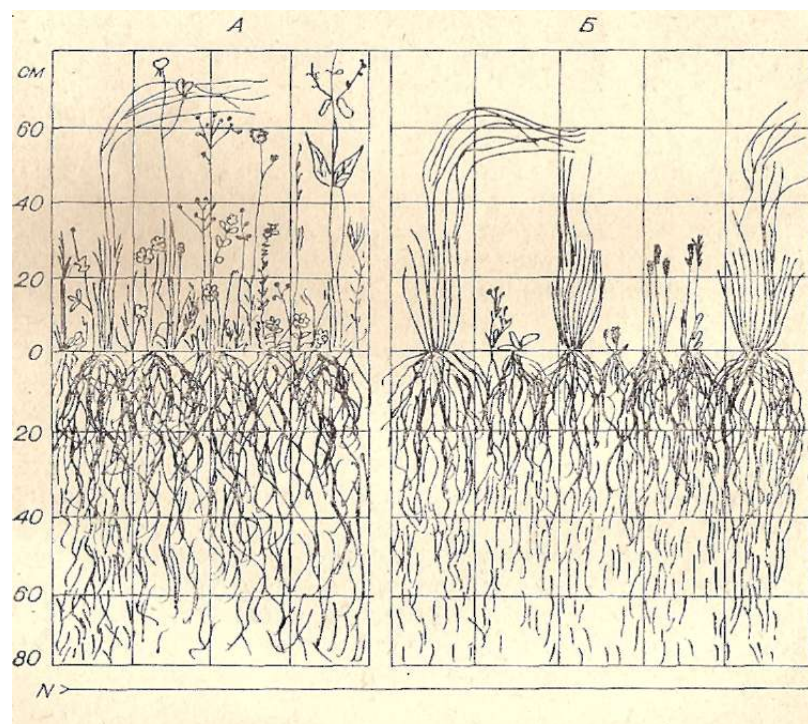
Изменение засушливости степных экосистем по широтно-зональному градиенту хорошо отражает такой показатель, как коэффициент увлажнения, учитывающий количество выпадающих осадков и испаряемость в зависимости от температуры и силы ветра. Этот коэф-

фициент (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 оп-

тимальной 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).

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 Кур-



ском, насчитывается 220 видов трав. Из них 180 — разнотравье и только 20 — злаки. Да и среди этих двадцати доминирующими по числу экземпляров являются широколиственные виды: костры, овсяницы. 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

Рис. 3. Широтно-зональная смена растительного покрова степей. Степь: А — луговая, Б — сухая, В — пустынная.

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, козлородника, лютиков и первыми предвестниками зрелости — серебристыми плюмажами ковыля. Позднее степь еще и еще раз то белеет от клевера, нивяника, таволги, то синееет от колокольчиков, то розовеет от эспарцета. С середины июля словно уставшая от цветочных 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 80 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, Куйбышев 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 пышнотельными мезофитами.

Луговые степи практически полностью распаханы. Эталоном таких степей, сохранившихся до наших дней в нетронутом виде, являются Казацкая и Стрелецкая степи Центрально-Черноземного заповедника им. проф. А. А. Алекина под Курском; их площадь 911 гектаров.

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: *Stipa joannis*, *St. rubens*, ости которых в период цветения придают степи серебристый оттенок. На ветру степь так и плещет ковыльными волнами. Кроме ковылей богато представлены неприхотливые типчаки. 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, крокусы. На 1 м² встречается до 25 видов растений. Однако при всех «потугах» быть похужей на луговую настоящая степь едва насчитывает 7—8 цветочных аспектов.

Настоящие степи, 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 площадью 1000 гектаров представляет собой бывшее пастбище для жеребят, которое теперь в заповедном режиме находится на стадии восстановления естественного растительного покрова. Старобельская степь в Луганской области, взрастившая А. В. Кольцова, имеет площадь 525 гек-

таров. Маленькие участки настоящих степей несколько лет назад еще встречались в Казахстане.

Засушливые степи образуют следующую подзону степной полосы, которая в связи с дальнейшим увеличением засушливости климата по северо-южному градиенту характеризуется заметным уменьшением доли участка в степном травостое влаголюбивого разнотравья. Оно образует фон лишь рано весной в апреле — мае, пользуясь тем достатком 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, оносмы, ветреницы, адониса. Чуть позднее цветут шалфей, зопник, вероники и ряд других представителей разнотравья. Однако уже в середине июня оно полностью уступает степную сцену ксерофитным дерновинным злакам. Их количество в составе травостоя, по сравнению с настоящими, а тем более с луговыми степями, возрастает в несколько раз. Помимо уже отмеченных выше видов ковылей, важные позиции в засушливой степи занимают украинский ковыль на Восточно-Европейской равнине, ковыль Коржинского и тырса 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 играет, с одной стороны, роль мощного насоса для подъема влаги с больших глубин, а с другой, сам 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 характеризующие 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 переменчивости 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. Участок в 350 гектаров охраняется в Казахстане заботами директора Института зернового хозяйства акад. А. И. Бараева как памятник степной дикости, одарившей людей одной из лучших в мире твердых пшениц.

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 видом ковыльков 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 развертываются листья ковылей и ов-

сяниц. Опять всходят озимые однолетники. В результате сухая степь уходит под снег в полузазеленевшем 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.

Целинные участки сухих степей имеются в Аскании-Нова и Казахстане, где используются под выпас скота.

Опустыненные степи, сменяющие сухие к югу от 50—49° с. ж., имеют совсем уж разреженный растительный покров. Их общее проективное покрытие — всего 30 — 40%. Основу травостоя составляют мелкие ковылки, типчак, змеевка, разнообразные ароматные полыни, а также кустарники — караганы, спиреи с корневой системой, уходящей на несколько метров в глубь почвы. На засоленных местах встречаются биоргуны, солянки и мощный злак чий. 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 перевевается 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 территорий Прикаспийской низменности, Казахстана, Монголии, Убса-Нурской 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. Число широколистных злаков сильно падает. На их место заступают злаки узколистные. 5. Сменяется ряд ковылей — от крупнодерновинных до мелкодерновинных. 6. Видовая насыщенность уменьшается с 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/га⁵. 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 хитиновый «скафандр», обеспечивающий орибатидам известную автономию гидрорежима.

⁵ Цифровые данные, характеризующие население беспозвоночных животных, приводятся для европейской части СССР по Ю. И. Чернову (1975).

Собратья орибатид — гамазовые клещи, которых эволюционная судьба не одарила совершенными средствами защиты от высыхания, проживают только в северных степях. 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 климаксовых сообществах вообще не встречается. Ее сменяют другие представители наземных кольчатых червей — энхитреиды. Эти мелкие дегигментированные 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 превращениями 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 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, ползающих по поверхности почвы, они даже при такой, казалось бы, не очень большой числен-

ности 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°. 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 акад. 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 хозяйства (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 поколений 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 общепризнаны. 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 акад. Е. Н. Мишустиным, 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 подзоне⁸. 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, 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

⁸ Данные Г. Д. Мордкович (1976).

и 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 характеризуемые представители почвенной микрофауны «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 почв⁷. К югу сокращается вдвое активность неспорозных 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

⁷ Данные З. Ф. Тепляковой (1966).

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.

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 перегной 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 данным⁸ 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. Накопле-

⁸Данные Е. И. Мишустина (1978).

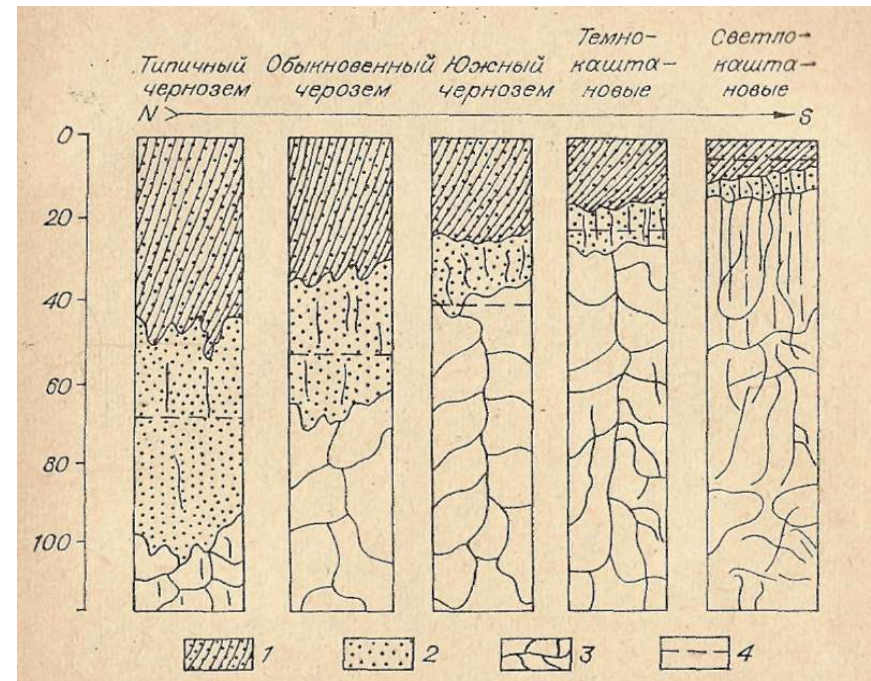


Рис. 4. Широтно-зональная смена почв.

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

ние 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 своей деятельности 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)⁹.

⁹ Данные Е. З. Теппер (1976).

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: гумусоаккумуляции, карбонатизации и осолонцевания.

Гумусоаккумуляция в широтно-зональном плане иллюстрируется целым рядом стандартных параметров. Например, мощность гумусового горизонта как свидетельство размаха гумусоаккумуляции 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, образующих прочные слаборастворимые соединения с кальцием (гуматы кальция), и возрастает доля более подвижных фульвокислот. Решающую роль в смене «личинь» 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 гумусоаккумуляции 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 гумусоаккумуляции заметно «портится». Сказываются нарастание дефицита влаги и теплообеспеченности почв, снижение фотосинтезирующей фитомассы и количественное обеднение сапротрофного комплекса животных, а также засилье микроорганизмов, доводящих разложение гумуса до конца. За ослабление интенсивности процесса гумусоаккумуляции, уменьшение сферы его пространственного влияния и ухудшение качества гумуса живая часть экосистемы расплачивается сужением зоны кор-

невого питания растений и активной жизнедеятельности гетеротрофов, ухудшением условий потребления минеральных элементов и уменьшением их доступности для корней. Кроме биотических факторов, действие процесса гумусоаккумуляции определяется еще наличием и состоянием кальция в почвенном субстрате, а следовательно, степени развития процесса карбонатизации.

Карбонатизация в качестве «наглядного пособия» своего 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 реактивностью 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 почвенном 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 концентрированном виде — это плотные и твердые, как камень, многогранные в поперечнике, стройные колонны, подпирющие 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 богатый 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, близко залегающих 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-зо-нального 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 КОНТИНЕНТАЛЬНОСТИ

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 употребляется впервые.

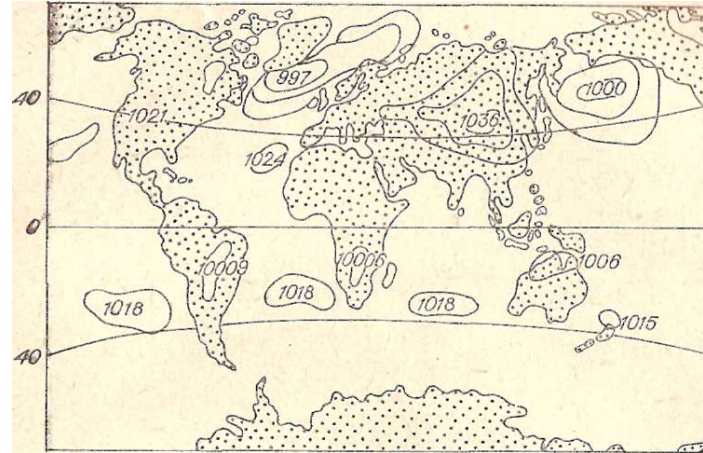


Рис. 5. Распределение барических центров Земного шара зимой.

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 СССР значения—1036 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 эта время давление над Атлантикой составляет всего около 1000 миллибар. Возникающая резкая разница атмосферного 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 КызылУральск-Саратов-Харьков-Кишинев и т. д. Благодарные потомки назвали характеризуемый 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 Заволжье 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 кон-

Т а б л и ц а 2
Изменчивость климатических показателей в сухих степях Евразии по градиенту континентальности

Параметр	Придунай- ская низ- менность	Причерно- морье	Поволжье, Дон	Южный Урал	Восточный Казахстан	Ханасия, Тува	Забай- калье	Приамур- ская равнина
Градусы вост. долготы	20—30	30—40	40—50	50—60	70—80	90—100	110—120	120—190
Средняя температура, °С: января	—4	—6	—10	—15	—18	—35	—28	—24
июли	23	23	25	22	21	18	20	21
Среднегодовая температура, °С	9	7	5	3	1	—5,7	—2,7	—1
Среднегодовая амплитуда тем- ператур, °С	27	29	35	37	39	53	48	45
Сумма температур выше 10°	3600	3400	3100	2800	2350	1812	1940	2100
Длительность безморозного пе- риода, дни	300	260	205	200	193	98	114	150
Сумма осадков за год, мм	412	330	325	300	235	215	306	450

тинента. Средняя температура самого холодного месяца в году — января, составляющая в сухих степях на каштановых почвах Тувы —35°, постепенно повышается к западу до —4° в сухостепных районах Молдавии. Абсолютный минимум температур, достигающий в центральноазиатских сухих степях значения — 50°, 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° 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° (табл. 2).

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 засухливости, 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°. Абсолютные максимумы температур на всем протяжении степного луча разнятся только на 9°.

Тем не менее степные экосистемы в центре континента обеспечены теплом вдвое хуже, чем окраинные степи. Сумма температур выше 10° растет от сухих степей Тувы к молдавским степям с 1900 до 3600°, а среднегодовые температуры повышаются с —5,7 до +9. 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 равномерное, но часто на равномерном фоне наблюдается усиленное выпадение дождей в середине лета. В центральных степных участках материка летний пик увлажнения на фоне засухливших 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),

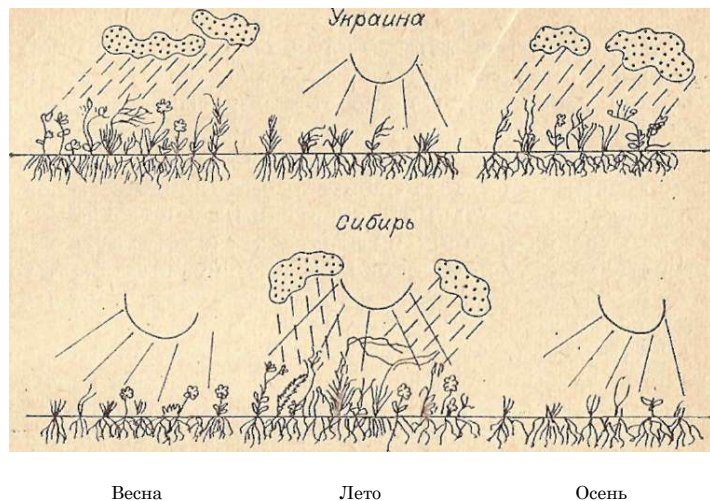


Рис. 6. Сезонная ритмика выпадения осадков на различных участках градиента континентальности.

то степные организмы, пользуясь сказочно одновременным избытком 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 в Хакасии, красный ковыль в Казахстане, украинский ковыль на юге евро-

пейской части СССР. 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 Курском 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, расплывающие корневую массу в поверхностном слое почвы, способны успешно сражаться за быстро ускользающую влагу. Весной они допускают к дележу тающего снега растения-эфемеры. В остальное время ксерофиты предпочитают располагаться в степи просторно, имея вокруг дерновин свободное, пространство, где нет соперников-влаголюбивых. 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 характеризуемому 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 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 сверху ногами» на западной оконечности степного луча чувствует себя много хуже, чем в центре континента. Уменьшение корневого 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. В четырехздаковых 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 кормов (рис. 7).

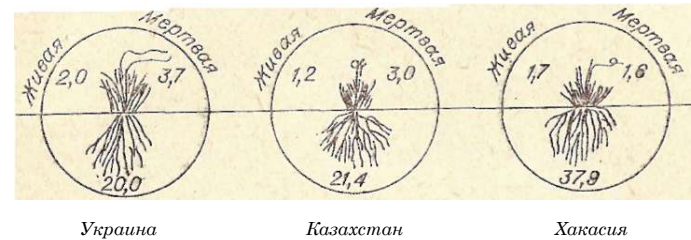


Рис. 7. Структура фитомассы степных экосистем на различных участках градиента континентальности.

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 вытесняются 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 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%-ную 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 целлюлозо-разрушающей микрофлоре. Последняя на богатых харчах увеличивается в числе на 1—2 порядка и принимается за разрушение оболочек растительных клеток с утроенной энергией.

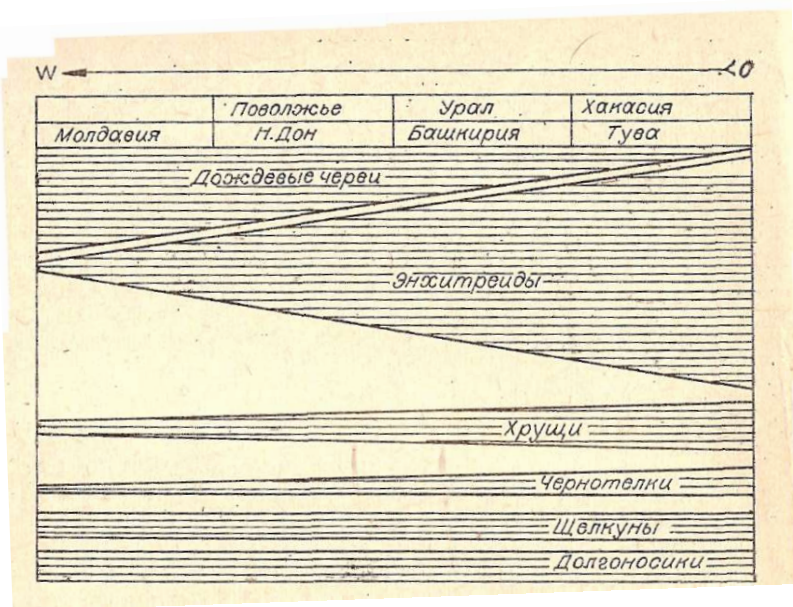


Рис. 8. Клинальное изменение численности различных групп почвенных беспозвоночных по градиенту континентальности. Ширина клины: 1 мм — 5 экз./м².

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 подстилki дождями. Вот всего этого комплекса благих воздействий чернотелок на мертвые растительные остатки и не хватает западным степям для ускоренного процесса разложения ветоши и подстилki до минеральных элементов. Убывает от центра континента к западу и количество саранчовых, тоже оказывающих существенное влияние на ветошную часть наземной фитомассы.

Не менее значительные изменения происходят по градиенту континентальности и в подземной сфере

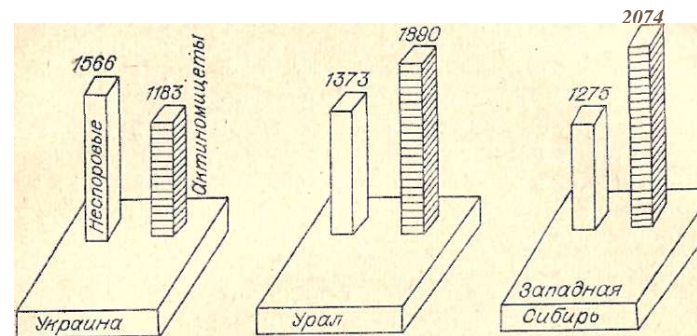


Рис. 9. Соотношение различных групп микроорганизмов на различных участках градиента континентальности.

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 неспороносных 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-неспороносцев. Они и активны-то как раз в весеннее время. А вот для менее придиричивых 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 черномземления 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 заглублении 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 сравнению со своими сибирскими 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 значений, не меньших, 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 аналогичный 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 мелкодерновыми 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, окраинное 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, ср. 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 корней (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° и среднегодовой +8°. Концентрация гумуса в корневой зоне (3—3,5%) достаточна для обеспечения стабильного резерва минеральных элементов питания для 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 корней (18—19 т/га) и общей фитомассы (22—26 т/га) они близки к окраинным сухим степям Европы, тоже получающим около 400 мм осадков в год.

К востоку по американскому градиенту континентальности происходит в принципе то же, что по евра-

зийским. Климат становится все влажнее и теплее. Растительность реагирует на это введением в свой состав мощных крупнодерновинных злаков и разнотравья. К ним прежде всего, относится бородач, 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)¹⁰. И опять уже знакомые нам европейские воспоминания: рост зеленой фитомассы и резкое увеличение мертвых растительных остатков ветоши и подстилки (от сухих прерий к луговому) 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 промачиваемость 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, обеспечиваю-

¹⁰ Данные американских авторов по А. А. Титляновой (1977).

щей высотой (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 грызунами¹¹.

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 круторотные 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 эколога-романтика: красоту, броскость. 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 тут-то, как нельзя более кстати, оказался человек, который пользуется гумусом как полезным ископаемым и энергично его расходует, распахав 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.

¹¹ По С. Боуду, Ф. Хоулу и Р. Мак-Крекену (1977).

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 находились «фабрики» новых видов степных организмов. Да и сегодня горы формируют тот третий экологический градиент, на котором упраздняются в гибкости степные экосистемы, обычно занимающие территории с высотами от 500 до 2000 м. 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. м.).

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, кустов и овсяниц среди сухостепной полосы возник благодаря влагоаккумулятивной роли Алтая. В результате экосистемы его северного подножия буквально купаются в осадках. Их здесь более 800 мм в год. Тут Азия догоняет Америку. Летом выпадает только половина годовой суммы осадков, поэтому



Рис. 10. Схема высотной поясности на Алтае.

Таблица 3

Изменчивость экосистемных параметров в степях Алтая по высотнопоясному градиенту

Параметр	Луговая	Засушливая	Сухая	Опустыненная
К л и м а т				
Средняя температура, град:				
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
за май — сентябрь	454	321	221	83
П о ч в ы				
Среднегодовая температура, град	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
Ф и т о м а с с а, т/га				
Подземная	20,1	24,7	23,3	21,3
Надземная без подстилки	4,0	Нет свед.	0,4	0,2
Общая	31,5 *	»	23,7	21,5

* С подстилкой.

зимой предалтайские степи укутаны толстым снежным одеялом, спасающим почву от сильного промерзания. Среднегодовые температуры верхнего горизонта почв плюсовые и составляют около 6°. Безморозный период длится 100 дней.

Как уже бывало 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 котловинах Центрального Алтая: Канской, Абайской, Теньгинской, Уймонской и др. Здесь среднегодовая температура, в связи с подъемом вверх по градиенту, составляет -1,9°, зимние морозы сильнее, а лето чуть прохладней, чем в предалтайских степях. Осадков выпадает 461 мм в год, из них 69% — 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 южных 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. м.). Здесь условия существования гораздо суровее, чем в предыдущей Уймонской котловине. При среднегодовой температуре -4,2° и морозах, достигающих -50°, до настоящих степей «не разбежишься». Уменьшение количества осадков до 317 мм в 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 корней. 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 КААМПА (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 шелкоунов 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 в год. Хорошо еще, что 75% их количества 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 переметать поземку по поверхности почвы. Ни о какой весенней влагозарядке почвы говорить уже не приходится. Морозы, достигающие —55°, промораживают Чуйские светло-каштановые почвы, что называется, до костей. А «костей» в ней хватает, ибо вся она чуть ли не с поверхности забита обломками корен-

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

Растительность, представленная галечниковым ковылком, змеевкой, мелкими лапчатками, полынями, эфедрой, 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—7 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 новопределенного. Достаточно бросить в Чуйской степи ватку, смоченную водой, как ее облепляют насекомые.

Так же внимательны к воде растения. Вегетация 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 корней 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 опустошенной 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 характеризуемой экосистеме не до запаса. Почти все образующиеся ресурсы тут же пускаются в оборот. Подтверждением служит обилие

актиномицетов, завершающих процесс микробного разложения органических остатков, и большая активность животных-минерализаторов. В Чуйской степи жуки-чернотелки, весьма способствующие процессам минерализации органических остатков, при небольшой абсолютной, достигают очень высокой динамической 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-четверо 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 даже выше 2000 м. Очень своеобразные тундростепи размещаются на высокогорном алтайском плато Укок, где условия жизни еще тяжелее, чем в Чуйской котловине. Мятликовые степи плато Укок сочетают в себе и степные и тундровые элементы. (Ох уж эта азиатская намеренность!) 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 высотнопоясному градиенту, сокра-

щают фотосинтезирующую массу, сохраняя неизменным запас корневого. 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 гектара среди горной тайги и тундры, располагаясь на крутых каменистых склонах южной экспозиции. Местные жители называют их «елоканам» или просто «яйцами». Такие степные участки блеклыми крапинами разбрызганы по темно-зеленому таежному фону Восточной Сибири, начиная от хребта Хамар-Дабан и кончая полосом холода на Яно-Индибирском нагорье. А ведь там среднегодовая температура равна $-15,7^{\circ}$, а сумма тепла выше 10° составляет всего 1100—1200°.

Эволюционная игривая 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 восстановлению 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 экосис-

темам 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-могольскими 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 ственных экосистем.

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).

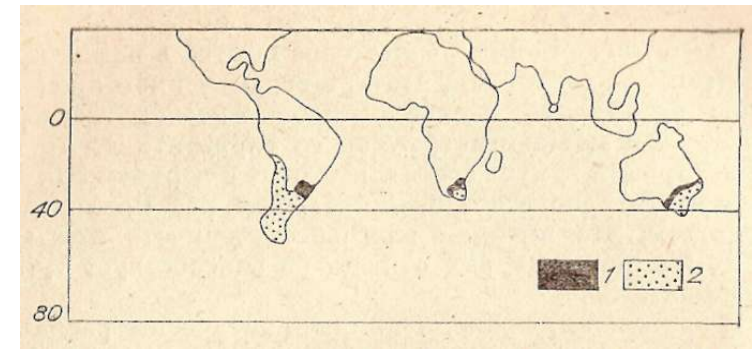


Рис. 11. Местоположение ледников 18-тысячелетней давности (палеорекострукция) и современных степей в Южном полушарии Земного шара. 1 — современные степи, 2 — покровные ледники.

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. Окраинная позиция на Южно-Американском материке является, по-видимому, также следствием «худощавости» этого континента. Несмотря на южное положение, пампа характеризуется теплой (10—16°), но почти с ежегодными морозиками (до —5°) 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 крупнодерновинными ковылями (так называемыми туссоками), пыреями, кострами, мятликами. 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 всего 3—3,4%. Еще раз приходится убедиться, что высокая влагообеспеченность при высоких же температурах отнюдь не способствует гумусонакоплению.

К настоящему времени пампа практически распахана. Это наиболее важный сельскохозяйственный район Аргентины, где производится 95% 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 здесь 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 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. Эта растительная формация образована мощным типчаком, мятликом и пыреем. 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 дру-

гие 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 высотнопоясной 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 в год), теплом (среднегодовые температуры от —16 до 16°), 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 найти хотя бы частичное решение задач, поставленных во второй главе.

Глава III

ТАИНСТВО ПРОИСХОЖДЕНИЯ СТЕПЕЙ

Слышу я
Приоды 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. Тенден-

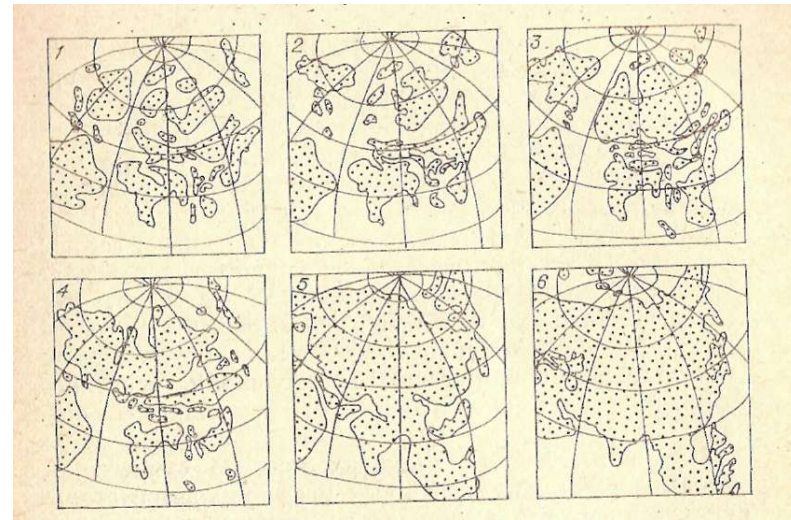


Рис. 12. Изменение соотношения площадей геосинклиналей и платформ в ходе геологической истории планеты. 1 — силур, 2 — девон, 3 — карбон, 4 — пермь, 5 — триас, 6 — неоген. Отмечены платформы.

ция 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 широтном направлении. Геосинклинальные области, которые еще 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 возду-

ха, 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 гори-

зонте 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.

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 отглаженная 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 прин-

ципа организации жизни, предоставлявшего живым существам широкие универсальные возможности для приспособления к непредвиденным условиям и заселения новой системы экологических ниш. Поскольку эволюция архитектоники 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. Синицына 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 матерiku. Поэтому в *карбоне*, 300 миллионов лет назад, впервые отмечается дифференциация климатов и биогеографических областей. На месте нынешней Сибири господствовали появившиеся к тому времени голосеменные растения. На территории нынешних Европы, Центральной Азии и Китая располагались тропическая и так называемая Вестфальская область со споровой древесной болоти-

стой растительностью. 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. Полная 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*₂ т. е. 215 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 нижнем *триасе*, 190 миллионов лет назад, все древние кристаллические щиты Азии объединились впервые в общий континент. 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. Все, что могли дать голосеменные новому ландшафту, — это 2—3 вида полукустарничков, примером которых могут служить и ныне существующие эфедры, так и не переносящие большой

засухи. Таким образом, и второй «заход» природы на создание степного ландшафта закончился безрезультатно. И снова подвела флора, не поспевшая за эволюцией тектоники планеты и климата.

В конце *мелового* периода, 120 миллионов лет назад, очевидно, в связи с очередной фазой горообразования, возникли покрытосеменные растения, наиболее приспособленные к неустойчивости климата. Он к этому времени окончательно утратил прежнюю однородность. Четко оформилась биогеографическая зональность. Уже существовало несколько зон: голосеменно-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 в год с максимумом в зимнее время. Имела место периодическая засушливость. Однако температуры самого жаркого месяца еще не превышали 25—28°, а самого холодного не опускались ниже +5°. (Для сравнения вспомним, что в нынешних степях июльские температуры поднимаются выше 40°, а январские, даже в самых теплых вариантах, опускаются до —6°.)

Очередное горообразование в *неогене*, 30 миллионов лет назад, привело к окончательному укрупнению Евразийской платформы. Еще более возросла континентальность климата. Господствующие позиции в растительном мире захватили покрытосеменные растения. Ландшафтные зоны приобрели облик, близкий к современному. Между лесной и аридной областями наконец-то получил развитие новый тип растительности — степной. В степи располагался крупный центр видообразования. Здесь формировались ксерофиты, расселявшиеся в сопредельные ландшафты. Степь уже в неогене заняла практически современную территорию.

Четвертичное время, наступившее 1 миллион 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 пустынь-

ными 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 аргонных скачка. Первый из них, по-видимому, еще в протерозое вывел на сушу низшие растения. Второй аргонез характеризовался прогрессом споровых форм. Третий привел к расцвету в мезозое голосеменных. Наконец, четвертый, решающий для степного ландшафта, произошел в кайнозое, достигнув апогея в неогене и четвертичном периоде. 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. 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, а также тимьян, вероника. Гемикриптофитами являются кермеки, молочай. Криптофиты-геофиты бывают корневищными (пырей), клубневидными (таволга, 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. Эфемеры — наивысшее достижение однодольных растений на их славном эволюционном пути.

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 индивидуального 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 изобилием свободных экологических ниш, после очередной их перестройки, покрытосеменные стали абсолютно господствующим типом растительности. Уж тут-то однодольные получили ощутимое преимущество перед двудольными, возникшими одновременно с ними.

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 изобильного 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 компенсировалось 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 надземную массу, которая постоянно или скусывалась животными, или вытаптывалась 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.

ПОЧВЕННЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ СТЕПЕЙ

Основное «полезное ископаемое» степной почвы — её 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 надземной 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 — непромытый водный режим степных почв, благодаря которому гумус не может уйти из почвенного профиля из-за недостатка воды. Третьим фактором, способствующим 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 саванных 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 фламингового 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 реактивного, подвижного натрия в понижениях рельефа.

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 гумусопакопления.

Так, например, обстоит дело на сегодняшних солончаках пересыхающих степных озер. Переход почвы со стадии солончака на стадию солонца сразу же включает процесс гумусопакопления 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. Они были представлены главным образом жизненной формой гемикриптофитов с почками возобновления у корневой шейки, выносимыми 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, 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-крупнодерновинно-злаковый 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 обстоит 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 (спирей, мелкие караганы, биюргуны, эфедры) 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, пыреев), набирают зеленую фитомассу, как и полукустарнички, не спеша, до самой осени. Низкая продуктивность «кронь» южных представителей степного травостоя, с точки зрения Ю. Одум, — 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, кочующие главным образом по южной окраине степной зоны.

Растения, которые не приобрели свойства замедленного роста, были обречены на полное уничтожение травоядными. Исключение составляют эфемеры, 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 пережить 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 семейству лилейных. Поскольку в схеме филогенеза цветковых растений порядок лилиецветных лежит в основе ветви однодольных (по В. В. Алехину), то можно предположить, что аспект геофитов был в степях первым по времени возникновения, а хамефитов — злаков — более поздним. Из этого предположения следует, что самыми молодыми, последними по времени возникновения вариантами степных экосистем являются сухие и особенно засушливые дерновинно-злаковые степи.

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 (тимьян, вероника, звездчатка 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 молотилось 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 нежданную 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.

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 её 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 природы. 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

степь не с привычных позиций атомистической методологии, дробящей явление до возможного предела, а с точки зрения образного восприятия.

ОБРАЗНОЕ ВОСПРИЯТИЕ СТЕПИ

Образ, по определению известного советского скульптора В. И. Мухиной,— 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 моросью, 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, пылеватой. 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 вьющие 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 раскатистой 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 беспокойна, 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 дождя; это глядящая ласка солнечных лучей или их же злобный ожег. Босая ступня ощущает то колючие стебли перезимовавших трав, то мягко мнущуюся податливую ветوشь, 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 обволакивающий пылеватый тальк в августе или холодный и колдобистый цемент осенью. Неуровновешенность 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.

Запахи в степи квалифицированно мог бы описать только крупный степной хищник. Но и для человека шалфейные, тимьянные, полынные, с тысячами оттен-

ков 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°, в тайге — 82, смешанных лесах — 85, степи — 92, полупустыне — 80, пустыне — 75—60°. Преимущество степи обеспечивают высокие (до 45°) летние и очень низкие (до —48°) 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, в Западной Сибири и Казахстане 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

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	248	264	1,21
опустыненная	318	88	202	230	1,14
Северная пустыня	206	77	124	129	1,04

значениями. ПНУ в степной зоне меняется от 0,6 до 1,6, а в тайге и пустыне не «высовывается» за пределы значений 0,5—1,0. Наибольшей выразительности нестабильность в выпадении осадков достигает в засушливых степях (ПНУ — 1,6). 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 55 и 45° с. ш. Климатолог Л. А. Борисов насчитывает в голоцене, по крайней мере, по три периода похолодания, потепления, увлажнения и усыхания, в которые 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

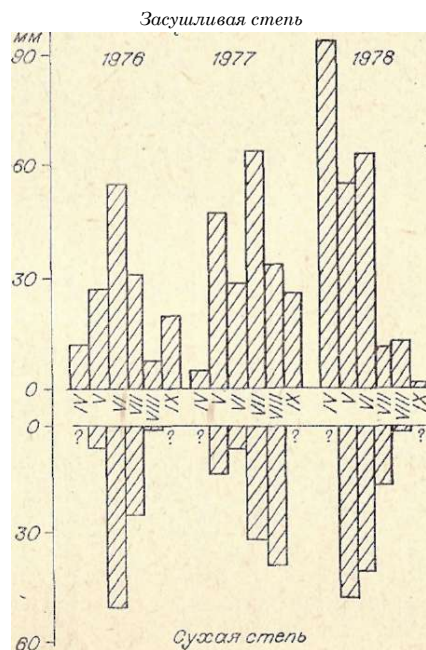


Рис. 13. Сезонные колебания количества осадков, выпадающих в степях Казахстана. ? — нет данных.

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 долголетних 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, а иногда и 50°. Даже в пустыне годы с такими

размахами случаются гораздо реже, чем в степи¹, а о лесе и говорить 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°) случаются холодные, с минимальной температурой всего 7°. Месячная июльская амплитуда тогда достигает 28°. В мае и августе размах колебаний тоже равен 30—31°. В лесу 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 увлаж-

¹ Данные из книги «Биокомплексные исследования в Казахстане» (1969).

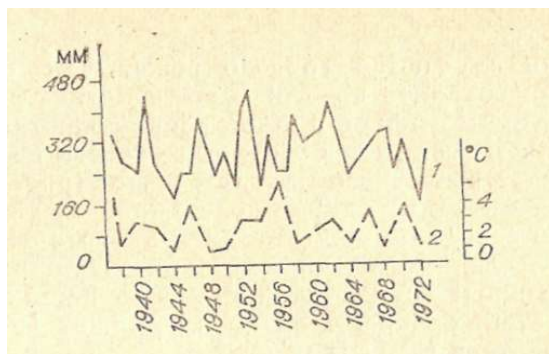


Рис. 14. Многолетние колебания среднегодовых температур (1) и осадков (2) в засушливой степи Казахстана.

нения выглядят неряшливым частоколом (рис. 14).

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 засуха (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 лето². Рекорд лесных экосистем по ливням не превышает 130 мм (Подмосковье), а пустынных — 101 мм (Голодная степь).

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 средне-

² Данные по Ф.Н. Милькову (1964).

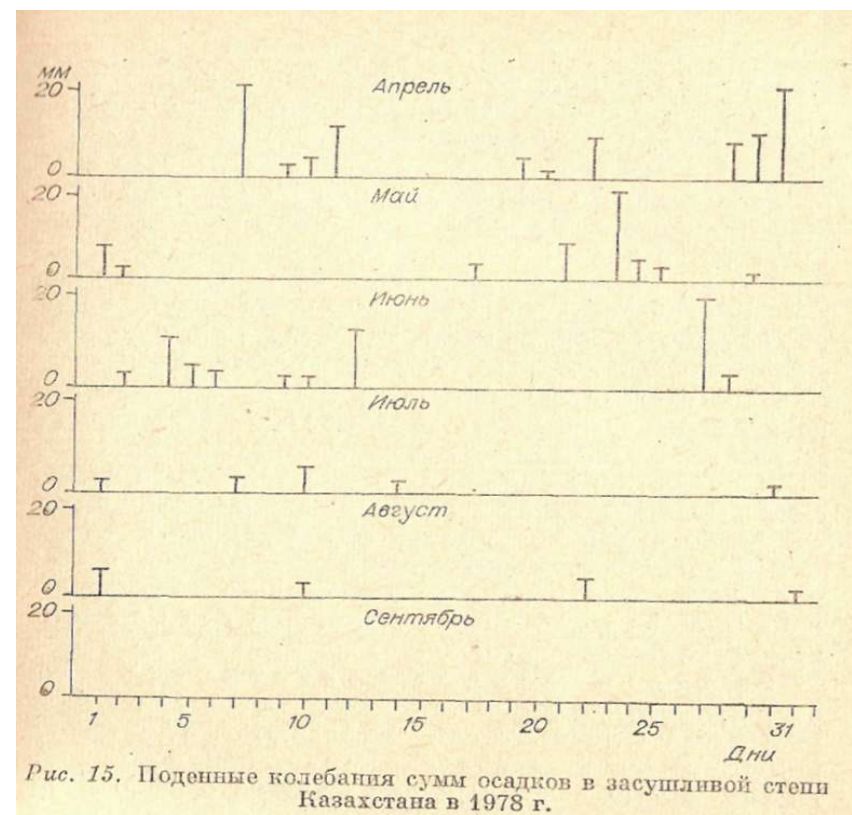


Рис. 15. Подневные колебания сумм осадков в засушливой степи Казахстана в 1978 г.

суточная температура воздуха с 22—23° понизилась до 13°. 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°.

На контрастность, кроме температуры и влажности, и 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, прозываю-

щаются суховеями, незванным 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° 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, «суховеинное 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 — 20³. Здесь не бывает устойчивой

³ Данные взяты из справочника «Западная Сибирь» (1963).

погоды более 2—3 дней. Это совсем не похоже на лесные экосистемы, где обложные дожди могут неделями убеждать неверующих в уравновешенности 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 погод 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 адаптации.

Экологическая аритмия — последнее из рассматриваемых в этой главе специфических 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 своей оси. Степные экосистемы — место, где сбой 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 (6 высоких пиков на кривой) по сравнению с последующим, тоже четырехлетним, периодом (2 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 экологический Вавилон вмещает кроме законных степных организмов еще и типично луговых, ярко выраженных лесных, отъявленных болотных и полупустынных представителей. Так, живые корни болотного тростника встречаются в почве луговой солонцеватой степи в Барабе. Лесные виды жуужелиц — 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 вёснами наведываются 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-галобиионты. 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, прежде всего, из отдельных видов, 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 цветочная 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 од-

но 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 цветное ревью 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) 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 забайкальских степях, 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 (байкальский ковыль, пижма сибирская) — 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, отрошенной в предыдущий влажный год, ковыли налаживают производство мелких сосущих корешков, способных скрупулезно собирать даже небольшие количества влаги из верхнего горизонта степных почв. В результате запас подземной массы растительного сообщества в сухие годы увеличивается.

В надземной сфере в это время между съезжившимися доминантами осмеливаются протиснуться побеги второстепенного разнотравья, прятаясь 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 пижма, — как бы «чувствую» 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. В Старобельской настоящей степи европейской части СССР запасы подземной фитомассы варьируют от 10 до 20 т/га (ПНУ равен 0.7)⁴. В Забайкалье амплитуда разногодичных колебаний подземного фитозапаса огромна. Он меняется от 52 до 160 т/га (ПНУ равен 1)⁵. 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. Например, 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, подвергнутое 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 сотен экземпляров. 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 особой 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. Даже суточная амплитуда активности степных беспозвоночных потрясюще велика: от десятков экземпляров

⁴ Данные Р. И. Злотина и др. (1979) и А. А. Горшковой (1965).

⁵ Данные Н. П. Дружининой (1976).

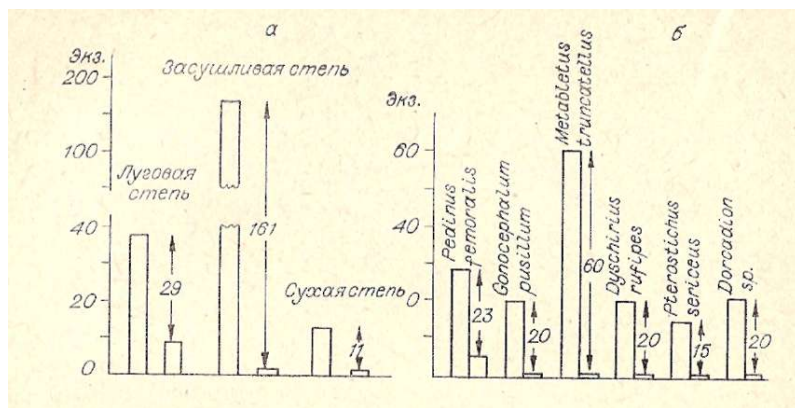


Рис. 16. Амплитуды разногодичных колебаний плотности населения песчаного медляка в зональных типах степей (а) и различных видов жуков в засушливой степи Казахстана (б).

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*, *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

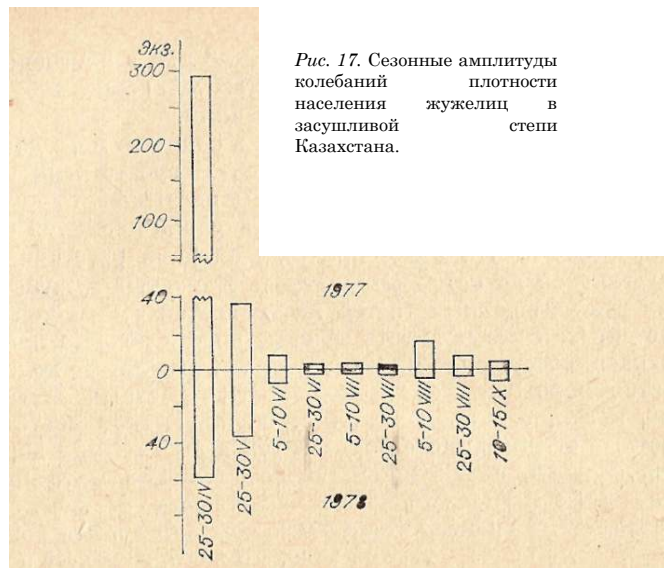
кратковременны. Там они длятся 6—8 лет, а изменения плотности популяций идут последовательными, добропорядочными, как в учебнике, волнами.

В степи контрастность перемен в большой мере диктуется непоседливостью животных. Скорости перемещения саранчовых армий могла бы позавидовать конница Чингизхана. 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 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).

Разумеется, затаенное 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 мно-



годневного 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 величина 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)⁶.

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. Герцук 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

• Данные и. Л. Клевенской и др. (1979),

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 сообразников углекислый кальций превращается в растворимый бикарбонат и может легко «дезертировать» 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 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, изощряются 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.

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 приступим к анализу 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 числен-

ности 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 не сладко. 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 «глубка», 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

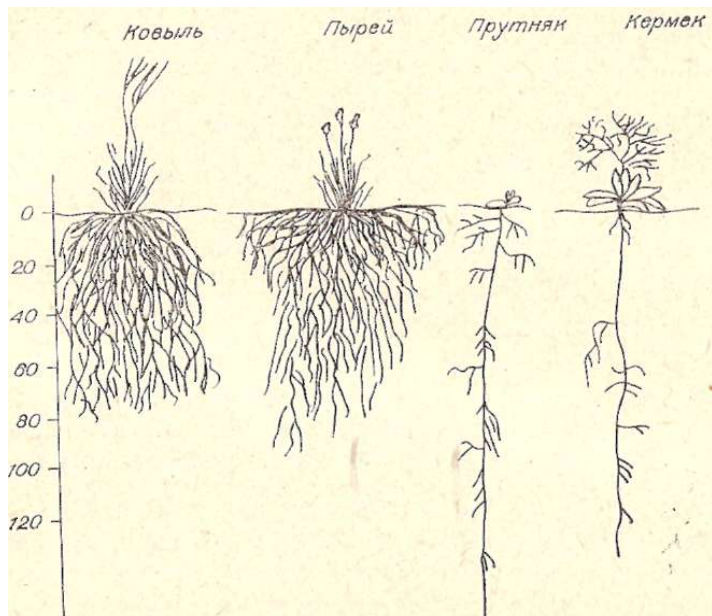


Рис. 18. Различные типы корневых систем у степных растений.

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 выглядит в виде широкой окладистой бороды с очень большим количеством мелких корешков и корневых волосков, имеющих огромную сосущую поверхность (рис. 18). Такой орган чрезвычайно мобилен. В сухие годы, выполняя главную задачу — улавливание влаги, корне-

вая система злаков развивает мелкие сосущие корешки; во влажные годы 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, как памятная ячейка компьютера, долго хранит информацию о растении. Дурная погода или весенние огневые палы могут полностью уничтожить надземные побеги, но они вновь отрастут при благоприятных обстоятельствах, за счет памятной и запасующей функции корневой системы.

Степные растения, относясь пристрастно к верхнему полуметровому слою почвы, значительно 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 ловкачи развивают длинный стержневой корень, который в тех горизонтах почвы, где аккумулируется влага, дает еще несколько этажей разветвлений более мелких корней. Например, так ведет себя в забайкальских степях пижма сибирская. Ее 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 дернин образуются небольшие линзочки относительно свободной от корней почвы (см. рис. 3). Здесь селятся весенние однодольные эфемеры со спрятанными под землей почками возобновления. Их совсем поверхностные корневые системы должны ухватить излишки влаги, не использованные доминантами. Сосущие корни эфемеров, постоянно живущих под угрозой быстрого иссушения почвы, способны развиваться в течение нескольких часов после увлажнения. Многие эфемеры запасают питательные вещества в луковице. Свой цикл

развития такие растения кончают рекордно быстро — за 1 — 1,5 месяца.

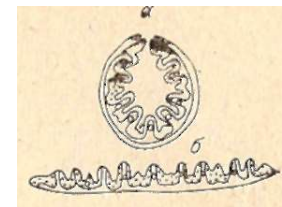
Во всех описанных случаях мощные и мобильные корневые системы в качестве органов-хранилищ питательных веществ являются великолепным адаптивным средством, имея которое можно безбедно пережить любые крайности характера степной экосистемы.

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.

Коротковетвирующие степняки «изобрели» очень гибкие адаптивные устройства для снижения транспирации. Идеальным примером могут служить листья ковылей. Нижняя их сторона гладкая, верхняя имеет характерные желобки или борозды. 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,

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



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 переменчивой 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 два ¹. 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» условий в степной экосистеме способствовала естественному отбору таких растений, размножение которых не зависит от отсутствия или наличия фактора, препятствующего ему. Переменчивая 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, то есть 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, зажатými меж двух чешуек) является наличие так называемой ости. Это очень длинный, коленчато согнутый придаток, сидящий на более крупной чешуйке

¹ Данные по Г. Вальтеру (1975).

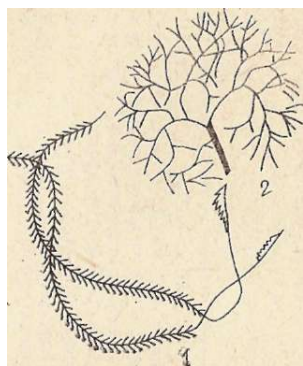


Рис. 20. Формы приспособлений к расселению у степных растений.
1 — ость ковыля, 2 — перекаати-поле.

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 плодики-зерновки на значительные расстояния. Когда ветер стихает, плод ковыля, имея центром тяжести тяжелую зерновку, приземляется. 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.

«Перекаати-поле» — еще одна характерная форма анемохории. У ряда степных трав стебель сильно и многократно ветвится, так что в целом получается довольно правильный шар (см. рис. 20). «Перекаати-поле» — собирательное название многих растений. (В русских степях это зопник, морковник и др.) Они заканчивают свое развитие к концу лета и засыхают на корню. Семена их, заключенные обычно в коробочки, не высыпаются. В нужный момент основание стебля становится хрупким. От сильного порыва ветра или от прикосновения стебель отламывается. Шаровидный, легкий, с большой парусной поверхностью природный

колобок, подхваченный ветром, перекатывается на десятки километров. 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,

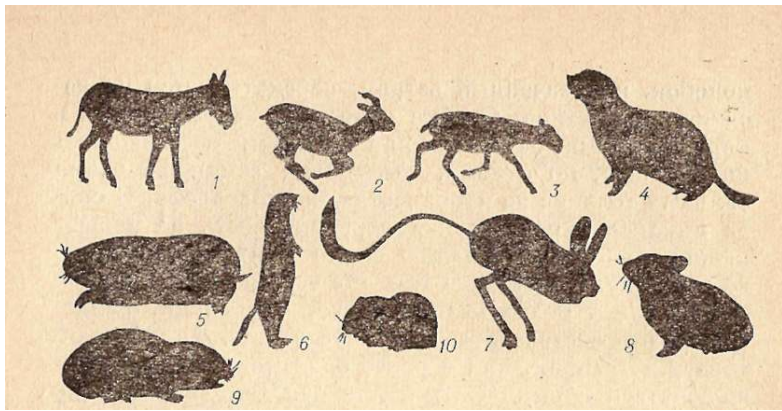


Рис. 21. Наиболее типичные представители степных млекопитающих.
1 — кулан, 2 — дзерен, 3 — сайгак, 4 — сунок, 5 — цокор, 6 — суслик, 7 — земляной заяц, 8 — степная пищуха, 9 — слепыш, 10 — джунгарский хомячок.

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. Подобные проявления экологической переменчивости — причина возникновения у степных млекопитающих таких адаптивных черт, как жизнь в норах, и связанных с этим особенностей морфологии, физиологии и образа жизни: маскирующей окраски и критического поведения, способности к быстрой и точной ориентации во времени и пространстве, особых суточных и сезонных ритмов 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,

Рис. 22. Передняя лапа цокора.



ни и не видящих белого света, недоразвиты уши и глаза. Такими отшельниками, не «желающими» видеть и слышать степные неурядицы, являются североамериканский гофер, евразийские слепушонка и слепыш (см. рис. 21). Земляные работы — очень тяжелое занятие даже для людей, поэтому морфологические адаптации к ним 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.

Большинство степных землероев отличаются редукцией или слабым развитием хвоста, только мешающего в подземной тесноте. Передние лапы, которыми производится рытье, широкие, плоские, с мощными когтями. Например, у цокора передняя лапа 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 и сильных 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. Ротовое отверстие практически исчезает. Его просвет 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 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 степ-

ного 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 — ласки, хорьки. Норные грызуны, чтобы иметь хороший обзор, специально предпочитают места с 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, внимательно, не хуже людей, держат их в поле зрения и всегда без промедления реагируют на их сигнал. Система наблюдения и оповещения настолько совершенна, что хищнику очень трудно подобраться к своей жертве незамеченным. О важности для степных зверьков «сарафанного радио» говорит простой пример. Сурки, оказавшиеся без соседей, например после обработки территории ядохимикатами, становятся пугливыми и подавленными, мало пасутся, и в итоге 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, очень схожую с цветом сухой травы (суслики, сурки) 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 домклов 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: полевков 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. Деятельность видов млекопитающих в степи владеет 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 находящегося в спячке травоядных резко ухудшает условия охоты лисиц, 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 к избеганию нечаянностей, реже — к кондиционированию среды обитания. Наземные жители по числу видов намного уступают норникам. Из парнокопытных здесь встречаются сайгак, дзерен и джейран, из непарнокопытных — кулан, вытесненный сейчас из степи, и лошадь Пржевальского. 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 водоемов, 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, джейраны — 60—65, куланы — 60—70 км/ч. Бегут эти животные долго и неутомимо. Ежесуточное перемещение стад сайгаков и джейранов на 150 км — обычное дело! Известны случаи нахождения самок сайгаков с месячными сайгачатами в нескольких сотнях километров от того места, где они родились.

Однако, как и полагается в условиях экологической аритмии, сайгаки вовсе не носятся непрерывно взад-вперед по степи, как угорелые. В их жизни бывают и

спокойные дни. Относительно оседлую жизнь сайгаки ведут в периоды деторождения. «Вероисповедание» этих животных неизвестно, но гарем они содержат. В ответственный период его формирования сайгаки тоже предпочитают оставаться на месте.

Как адаптация к экологической аритмии показательны весенние миграции беременных самок сайгаков и джейранов в богатые сочным кормом ровные районы степи. В таких местах, называемых зоологами «детными», собираются десятки тысяч самок, до 30 самок на гектар.

В ноябре — декабре у сайгаков происходит спаривание, тогда самки пасутся на очень ограниченном участке. Место спаривания занимает несколько сот метров. Самец в этот период ест только снег. Каждый сайгак удерживает около себя 5—10, а самые отважные — 40—50 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, образующих к тому же гигантские стада до 10 тысяч голов, волки тоже сбиваются в стаи по 15—20 голов и действуют сообща. Стада в 50—100 голов были характерны для куланов. Судя по описаниям натуралистов, в XIX в. встречались куланы косяки до 1000 голов. Сейчас этих животных в степи нет. Их содержат только в заповедниках острова Барса-Кельмес на Арале и в Бад-Хызе (Туркмения).

Стадность помогает спастись от степного ветра и морозов. Развернувшись 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 сочлены 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 грандиозные животные прыгают круто вверх, держа туловище почти вертикально, заметны издали. 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

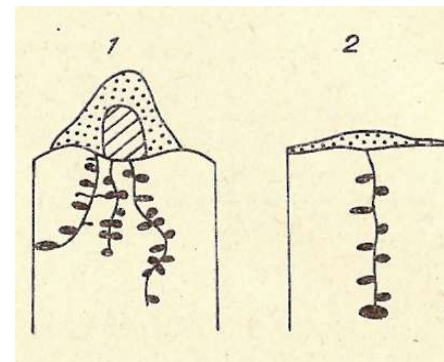
Разнообразие насекомых в степях достигает многих сотен видов. Тем не менее фоновых представителей, имеющих большую численность и потому наиболее заметных среди других, не так уж много. Поскольку они фоновые, да еще и немногие, им будет уделено повышенное внимание при анализе адаптации.

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.

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). Одна-

Рис. 23. Типы муравьиных гнезд.
1 — лесного рыжего муравья, 2 — степных муравьев.



ко, 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 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

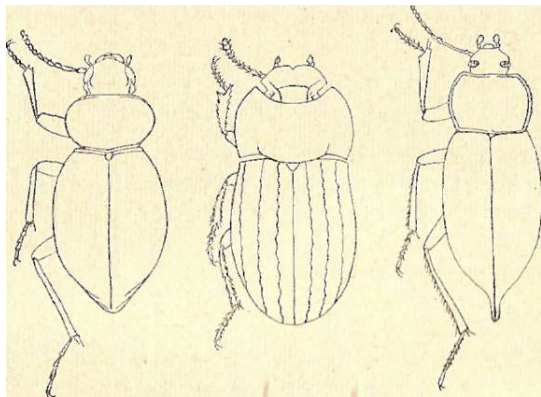


Рис. 24. Формы тела жуков-чернотелок.

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 обликом 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 голени 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 конечности 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 выскальзывает, как менаду пальцев. На внутреннем краю голеней описываемых чернотелок часто имеется плотная щеточка волосков и щетинок, необходимая в качестве «метель».

Тело и конечности обитателей нор имеют промежуточные формы между двумя, описанными выше. К ним относятся, например, крупные медляки 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 тяжелее 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 напочвенных 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. Семеновой 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 ни для воды, ни для многих химических растворов. Это ее свойство обеспечивается еще и многослойностью и сильным уплотнением тканей. Даже эпикутикула, состоящая из 4 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 высыхания.

Эпикутикула, как и многие другие адаптации, в условиях экологической переменчивости степных экосистем наделена свойством универсальности. Кроме

² Данные М. С. Гилярова (1949).

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 сухих 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» эпикуткулы.

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 эодоркадион, 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 средой степи и внутренней полостью 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. Роющий 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 адаптации 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-тинников и дисхириусов. Следовательно, и эта адаптивная особен-

ность 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, птеросхитус 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 накапливается 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 адаптации 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 адаптации степных организмов имеет колоссальный запас прочности в расчете

на предельные нагрузки, связанные с огромной амплитудой колебания экологических факторов в степи. Это вихревые до 80 км/ч скорости движения копытных. Это огромные пределы колебания численности насекомых. 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: способность листьев злаков сворачиваться и разворачиваться в зависимости от погоды; умение чернотелок кончиком брюшка открывать или закрывать субэлитральную полость; уникальная маневренность сайгаков, могущих остановиться на полном скаку и, повернув на 90°, вновь мгновенно развить скорость курьерского поезда.

В-четвертых, адаптации подавляющего множества степных организмов направлены на освоение подземного яруса экосистемы, единственного, где в условиях экологической аритмии можно удобно и безопасно переждать в неактивном состоянии неблагоприятные суточные, сезонные и многолетние степные ситуации.

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 корневой массе, млекопитающие — в подкожном жире, насекомые — в жировом теле.

Глава VI

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 корневой 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 по-

звоночного 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 изживении у автотрофов — растений, должны тоже 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 пухляк, 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, водяные пары 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 наземным 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 наземный 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 филлобий 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 — азилиды, теревиды, 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 наземным травостоем — основа их взаимовыгодного экологического сотрудничества.

Напочвенный ярус — наиболее узкое место степной экосистемы как в плане вертикальной протяженности, так и в смысле экологической переменчивости. Единственным буфером, смягчающим жуткие амплитудность, контрастность и аритмию температурных условий на грани контакта воздушной и почвенной сред, служит слой подстилки толщиной всего в несколько сантиметров. Она образуется постепенно в течение теплого сезона из засыхающих, отламывающихся и падающих на поверхность почвы наземных побегов растений. Неотъемлемым компонентом степной подстилки являются лишайники и семена выспих растений.

Подстилка в степи редко лежит сплошным ковром. Ее разреженное кружево 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 полукустарников. 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, коротконадкрылы, клопы, пауки. Быстроногие жужелицы легко шныряют в переплетении подстилки и по неровной, часто покрытой мелким щебнем поверхности степных почв. Узкотелые, 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 семяядные клопы. В гуще растительного опада живут специально-подстилочные, хорошо адаптированные к экологической переменчивости мельчайшие животные — клещи и низшие насекомые, 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. 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 Казахстана 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 отражает 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 корня¹.

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).

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 протисты (амебы, жгутиконосцы, инфузории). Их численность достигает миллионов особей на грамм почвы. Эту размерную категорию мельчайших животных именуют нанофауной. В мелких почвенных воздушных полостях 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 прозвищем мезофауна. Среди них наиболее заметны кольчатые черви (люмбрициды и энхитреиды), многоножки (косянки 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 кочают вверх и вниз по профилю почвы. Даже маленькие ногохвостки и клещи часто 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 жи-

¹ Данные Л. Х. Янгальчевой и П. З. Станкова (по А. А. Тигляной, 1977).

вотные 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 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, представляет 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 определяет доминирование среди геобионтов фито- и сапрофитофагов. В большинстве своем сапрофитофагами являются ногохвостки и панцирные клещи, осуществляющие первичную переработку мелких растительных остатков и экскрементов более крупных беспозвоночных. Фито- или сапрофитофаги — это 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 влияют на качество гумуса. Передвижение животных в определенных слоях почвы, ее разрыхление и перемешивание существенно меняют физические свойства обитаемого субстрата.

В результате дифференцированного ярусного воздействия корневых систем растений и массы животных

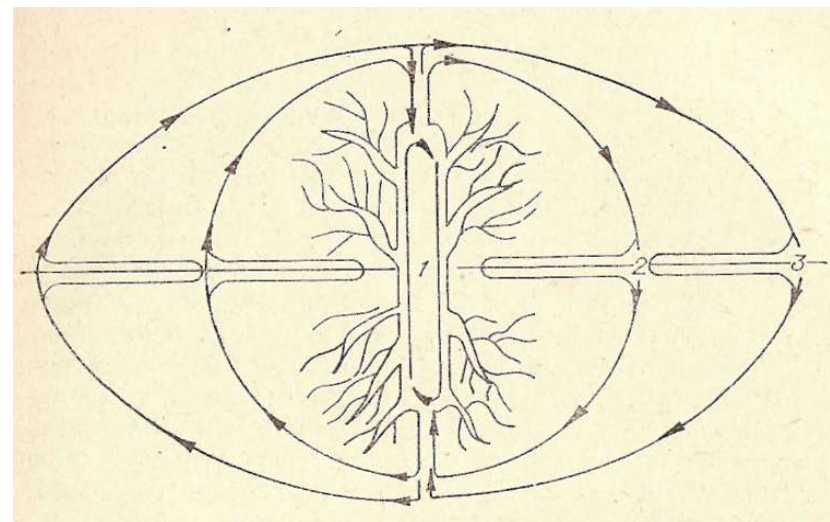


Рис. 25. Схема круговорота веществ в степной экосистеме.

1 - петля транслокации, 2 — петля роста и отмирания фитомассы, 3— петля роста и отмирания зоомассы.

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 вносимый 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 в степной экосистеме (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 фитомасс и усвоения растениями элементов минерального питания, получающихся при абиотическом и микробном эволюции степей число круговоротных петель разложении растительных остатков.

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-микробам для дальнейшей обработки на благо растений-продуцентов. Следующая петля круговорота— поток веществ и энергии, создаваемый хищниками, поедающими фито- и сапрофагов. В процессе миллионолетней возрастало. 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 стройматериалы для сооружения растительных тканей. Хотя «фабрики» стройматериалов 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 корнеобразование. 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 щедрa. Поток углеводов из корней в зеленые побеги составляет всего около 6% от потока из надземной массы в подземную.

Последовательность и интенсивность транслокаций органических веществ определяются характером ярусных отношений отдельных видов в растительном сообществе. 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 прижатым к земле растениям-эфемерам. 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 раститель-

ного 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 фотосинтезов 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. Секрет 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 также 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 одним надежным и полезнейшим хранилищем органических веществ, которые в начале вегетационного периода массированно поступают отсюда сначала на поверхность почвы, а чуть позднее в ее верхний горизонт.

Подстилка травяных экосистем поставляет в почву только 5% новообразованного гумуса², 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.

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 пропускания корней в некоторых степях может достигать 10 т/га.

Периоды интенсивного прироста подземных органов чередуются с периодами их отмирания. Корни верхних

² Данные П. А. Тихомировой (1977).

этажей почвы обновляются чаще, чем нижних. При этом; у многолетних растений ежегодно обновляется около 65% корней, а у однолетних — вся корневая система. Разложение корневых остатков 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 углекислого газа из почвы. 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 ра-

цион небольшого зверька — степной пеструшки — входят 107 видов растений: от лишайников до полыней и злаков³. Других гетеротрофов богатое меню степного ресторана, наоборот, толкает к разборчивости. Для саранчовых самое изысканное блюдо — дерновинные злаки, особенно типчаки⁴. 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. Слабый 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 острого минерального голодания у степных травоядных млекопитающих, столь обычное 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 92 видов 50 в степях Евразии хозяйственно запасают корм. Особенно развито это качество у степной пушухи, полевок. Близкие виды лесных млекопитающих накопительством не занимаются. Отмеченные свойства степного травостоя благоприятствуют естественному отбору

³ Здесь и далее по позвоночным данные А. Н. Формозова (1976), С. И. Огнева (1951), А. Г. Воронова (1973).

⁴ Данные И. В. Стебаева, Л. Б. Пшеницкой (1978).

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 фитомассы⁵. Суммарные потери первичной продукции за год могут достигнуть 14 %⁶. 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, проходя через кишечник транзитом и лишь теряя воду, 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 самые сочные и вкусные растения. Даже при таком деликатном отношении к травостойу нагрузка копытных на него весьма ощутима. Например, в прериях Северной Америки до прихода людей обитало 75 миллионов бизонов⁷ 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, 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. 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

⁵ Данные И. В. Стебаева (1968).

⁶ Данные Andzejewska, Wojcik (1970).

⁷ Данные К. Уатта (1971).

степной подстилки, которая при гепертрофированном 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 биологического 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 один экземпляр 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 травостой 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 сенокосовка ставит стожки из сена и засушенных веточек с листьями общим весом до 3 кг. В южных вариантах степей на одну особь сенокосовки 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/га⁸.

⁸ Данные Клементса и Голдсмита (по А. Г. Воронову, 1973).

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 год⁹. 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, где 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 пищи¹⁰. Не отстают от нее и другие копрофаги. Все вместе они за 2—3 суток расправляются с навозной лепешкой и передают эстафету разложения микроорганизмам.

Большое значение в жизни напочвенного яруса имеет механическое воздействие на подстилку надземных 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 круп-

ных 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 видовой 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 надземной 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 каж-

⁹ Данные И. В. Стебаева (1968).

¹⁰ Данные Б. Р. Стригановон (1979).

дые 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, наученных 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 закончить все наиболее энергоемкие процессы как можно скорее (откладка яиц, 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 экскретировать. 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 клеточек целлюлозоразрушающих микроорганизмов. Резервная армия 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 микробостимулирующей 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 весома 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 втрое¹¹.

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 мулля — 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, бактерио-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 и центру по градиентам широтно-зональному и континентальности дождевых червей, слишком чувствительных к влаге, замещают олигохеты-энхитреиды, которые гораздо основательнее справляются с мертвыми органическими остатками, содержащимися в почве. Им помогает дружественная симбиотическая микрофлора, прижившаяся в их кишечниках и состоящая в значительной мере 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 загонались 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 выбрасывают на поверхность за сезон до 0,5 т/га

¹¹ Данные Б. Р. Стригановой (1980).

почвы¹². Роющая деятельность муравьев существенно улучшает ее аэрацию. Суммарный объем 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, увлекаемая животными в свою орбиту, в конкретной экосистеме может колебаться от 3 до 30% общей продукции.

Ярусность и направленный ею биологический круговорот являются главным механизмом экосистемы, определяющим ее долгую жизнь и эволюцию. Другая не менее важная система органов — 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 судьбы. Причудливая пестрая по цвету, форме и содержанию мозаика оспинок, диаметром несколько метров каждая, не уродует, а, скорее, красит степь. Выразительность каждого участка определяется его особым микрорельефом, своеобразием растительного покрова, отличиями в животном населении, специфичными 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 диктуется 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

¹² Данные З. А. Жигульской (1969).

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 освобожденных 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 почти к полному уничтожению растительности на 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 сред-

нем 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 сусликовинах. Отверстия нор сусликов, накапливающие снег, быстро размываются тальми 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 тальми и дождевыми водами по поверхности почвы на расстояние до 6 м¹³. На последующих этапах разрушающиеся сусликовины заселяются более мелкими, но и более многочисленными грызунами, которые, разрыхляя почву, готовят ее для растений, способных мелиори-

¹³ Данные Л. Г. Динесмана (1977).

ровать засоленный субстрат до полного возврата в типичное степное состояние.

Медальоны степной мозаики, каким бы образом они не возникли, всегда оказываются в степи чрезвычайно полезным качеством. Мечущаяся в переменчивости степная натура давно покончила бы счеты с жизнью, если бы не имела всегда «под рукой» запасные части для перестройки своего гуттаперчового механизма применительно к любой экологической ситуации. Хранилищами запчастей служат медальоны степной мозаики. В годы великих засух степь всегда найдет поддержку в лице организмов-суперсерофилов, приспособленных на всякий случай в микрорезервуарах 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 мытьем, так катаньем» — с урожаем!

Пятна степной мозаики возникают и исчезают, но остается неизменной основа степных экосистем — дерновинные злаки, а в петрофитных и песчаных вариантах — кустарнички 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 полу-

кустарничкам и кустарничкам из полыней, спирей, караган.

Под такими центровыми растениями с большой фитомассой складывается микроклимат более мягкий, чем между ними. Освещенность под пологом «куста» ковыля, чия, священной полыни, караганы в 2 раза ниже, чем на участках с разреженным и более низкорослым растительным покровом. Зонтик «куста» обеспечивает затенение. В результате на глубине 5 см температура почвы па 4—8° ниже, чем вне зонтика (ср. 20—24° и 24—32°). 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 спад, 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 рас-

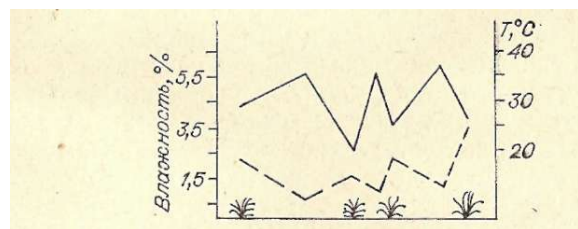


Рис. 26. Микроклиматическая характеристика узлов сгущения в Куйской степи на Алтае.

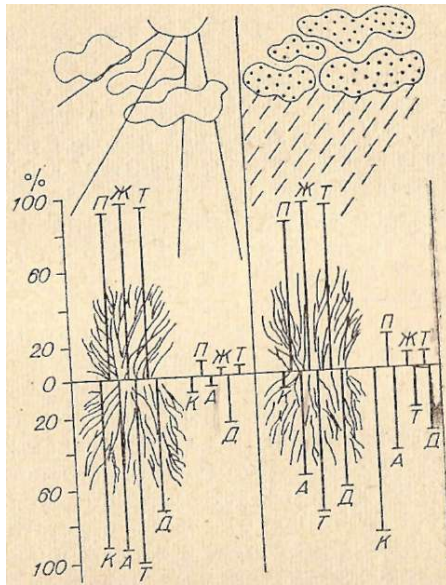


Рис. 27. Динамика плотности населения беспозвоночных подстилки и почвы в системе «куст — межкуст» Курайской степи на Алтае при различных типах погоды.

Хищники: П — пауки, Ж — жуужелицы, К — личинки жуков-кардиофорусов, А — личинки мух азилид и теревид сапрофаги; Ч — чернотелки; фитофаги: Д — личинки долгоносиков.

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

Герпетобионты, живущие в самом неистовом 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 горных суровых степях могут оставаться под одним

«кустом» в течение недели и больше. Между «кустами» они появляются лишь при вынужденных обстоятельствах. Когда плотность населения на один «куст» превышает допустимую объемом среды норму. Такое удивительное домоседство, 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 нескольку 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 герпетобионтами. Численность подземных жителей под крупными полынями, караганами, ковылями 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 герпетобионтов, изобилие опада под кустами, слугающего 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 растительноядных 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 меж-

ду узлами сгущения представляют собой корм более сочный, калорийный и вкусный, чем одревесневшие части корневых систем полукустарничков.

Увеличение численности личинок долгоносиков в «межкусть» происходит столь моментально, что объясняется, вероятнее всего, их миграциями туда из-под «кустов». За ними, как нитка за иголкой, следуют личинки-хищники. Личинки мух-азилид, теревид, жуков-щелкунов (кардиофорусов) в сухие периоды отчетливо жмутся под развесистой сенью кустарников. В это время их плотность под «кустами» может быть в десяток раз выше, чем в «межкусть». С выпадением осадков численность хищных личинок в «межкусть» 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, ковыллей, служащие локальными естественными резервациями хищников, как бы извергают их избыток в межкустовое пространство, где в это время резко увеличивается число потенциальных жертв, сбежавших 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 узловое сгущения биоты являются естественным генератором этих импульсов.

Каждый «куст» влияет на вполне определенную открытую территорию вокруг него. Известно 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. Титляповой

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 степи, являются фокусами совместной биогеохимической деятельности всех функциональных частей экосистемы. 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, умень-

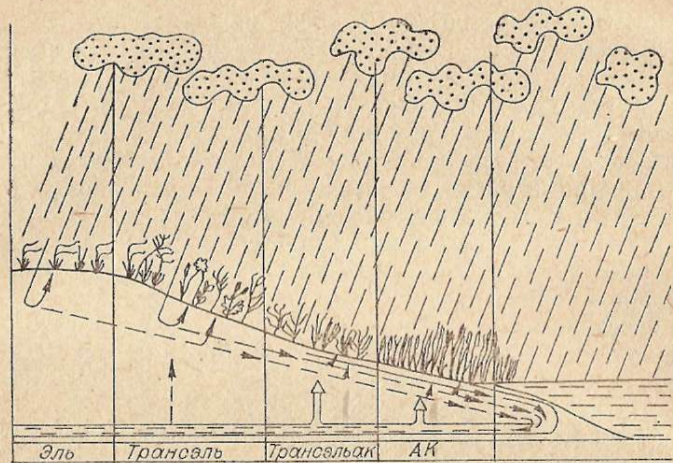


Рис. 28. Схема организации степной катены.

шается количество тепла, в почвенном поглощающем комплексе кальций постепенно замещается натрием, растения и животные ксерофилы уступают место мезо-, а затем и гигрофилам и т. д.

Самая верхняя экосистема катены называется элювиальной. 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. Это самые сухие участки катены. Здесь развиваются наиболее типичные степи. выпадающие 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).

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 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 трансэльаки. 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 солонцевой 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 гибнущих 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.

Трансэляки солонцов 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 явного 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 мор-

фологически, 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 — ксерофитом. 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 узловые 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.

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, казалось, с невинной 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 дзерефов, 20 миллионов сурков, несчетные орды мелких грызунов и крупных степных птиц: дроф и стрепетов.

Существование 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 история очистки североамериканских прерий от засилья бизонов. 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)¹. 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!

То же самое творилось и в других районах прерий. Судя по числу шкур, перевозимых по железным дорогам, число убитых бизонов равнялось 1,5 миллионам — в 1868, 7 миллионам — в 1872, 3 миллионам — 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 троплодитам. Большая часть изъятых у прерии бизоновых ресурсов, по мнению специалистов, просто выбрасывалась. Что это? Бессмысленная акция озверевших от степной свободы людей? Такая трактовка бизоновой 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! И как объект охоты медлительные, мирные и на редкость глупые бизоны совсем неинтересны. 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. Каж-

дый 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. 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 штук 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 исключительно мирных доверчивых 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 триумвирата «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, занятые в этом трагическом спектакле. Первыми сошли со степной сцены туры. Последняя дикая турица

¹ Данные по К. Уатту (1971).

пала в 1627 г. Последние тарпаны на юге Украины были убиты в 1879 г.² 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 малолодных 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 травоядные 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 и увлечения экстенсивным хозяйством. Когда человек видит 6—7 крупных диких животных, пасущихся на 1 км², 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, постепенно 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, ономы, морковники). Долше держатся стойкие типчаки и осоки. Зато виды, более свойственные полупустыням (молочай, прутняк, кустарниковые полыни и

т. д.), бурно 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. Помет и моча овец содержат в среднем 0,85% чистого азота, 0,33%

² Данные А. Г. Банникова и А. К. Рустамова (1977).

фосфорной кислоты, 0,6% солей калия и 0,8% соединений кальция³. Повышенное количество азота оказывает на растения токсическое действие.

В конечном итоге степи, подвергшиеся перевыпасу, сильно деградируют. Снижаются кормовые качества растительного покрова. Общая продуктивность таких степей падает в 2—4 раза⁴.

Распашка — была и остается наиболее серьезной операцией, которую человек когда-либо производил со степью. Происходит полная смена фитоценоза, очень сильная — зооценоза, существенная перестройка микробоценоза, 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. Прimitивность 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,

³ Данные И. Грулиха (1979).

⁴ Данные А. А. Горшковой (1973),

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 для степной экосистемы. Целинная степная экосистема стремится к удержанию в биологическом круговороте тех химических элементов, которые однажды были в него вовлечены. В агроценозе 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 в 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 год⁵.

В качестве меры борьбы с ветровой эрозией степных почв существует плоскорезная система ее обработки. В СССР честь создания этой системы принадлежит академику А. И. Бараеву и возглавляемому им Институту зернового хозяйства (ВНИИЗХ). При плоскорезной системе пласт почвы с помощью специальных орудий

⁵ Данные М. И. Долгилович (1978).

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 непредсказуемых услуг 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.

В области инженерной экологии человечество уже добилось 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/м² в сутки была получе-

на в специальных вегетационных шкафах — «светлицах» — при строго определенном режиме облучения. Его дозы варьировали от 450 до 1300 Вт/м² в зависимости от физиологических потребностей растения на разных этапах развития. Густота стояния стеблей пшеницы спецсорта с прямостоячими листьями достигала 4000 экз./м². Очень строго были подобраны и другие параметры, обеспечивающие высокую продуктивность. Корневая зона растений дополнительно охлаждалась; уровень минерального питания превышал обычный в три раза; частота поливов достигала восьми раз в сутки; атмосфера дополнительно обогащалась углекислым газом и т. д. Вот в таких суперидеальных условиях величина урожая зерна и составила 3,26 кг/м² в абсолютно сухом весе. Для получения этой массы потребовалось всего 65 суток (от всходов до созревания). Значит, за год 1 м² «светлицы» производит 18,3 кг/м² сухого зерна⁶.

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.

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 высокопро-

⁶ Данные В. И. Полонского (1978).

дуктивных 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 Института географии СО АН СССР) дают пример, достойный подражания.

Будущее степного ландшафта, каким бы отдаленным оно ни казалось и как бы ни были важны теперешние заботы, должно волновать людей уже сейчас. 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.

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. 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. — В кн.: 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. XXXI, 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. — В кн.: 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 Ю. Моравии. — Зоол. журн., 1979, т. VIII, 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*). — В кн.: 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.: Гостеографиздат, 1963. 222 с.

Лавренко Е. М. Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история.— В кн.: 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. XLIV, 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.— В кн.: Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. И.: Наука, 1976, с. 19—41.

Монин А. С., Шишков Ю. А. История климата. Л.: Гидрометео-издат, 1979. 407 с.

Мордкович Г. Д. Простейшие различных подтипов каштановых почв.— В кн.: 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. LII, вып. 10, с. 1490—1497.

Мордкович В. Г. Использование ресурсов биосферы человеческим обществом на разных этапах его развития.— В кн.: Проблемы развития современной науки. Новосибирск: Наука, 1978, с. 263—276.

Мордкович В. Г. Устойчивость и динамика агрегаций педобиионтов под крупными растениями Курайской степи.— В кн.: Вопросы экологии. Новосибирск: ИГУ, 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.— В кн.: 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.— В кн.: 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. XLVII, 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 морфо-функциональная структура биогеоценозов горно-котловинных степей юга Сибири.— Зоол. журн., 1968, т. XLVII, вып. 11, с. 1603—1619.

Стебаев И. В., Пшеницына Л. Б. Избирательность питания доминантных видов саранчовых приригтышских степей и пойменных лугов, определяемая методом диагностики ботанического состава экскрементов.— В кн.: Вопросы экологии. Новосибирск: ИГУ, 1978, с. 18—59.

Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов и их роль в пищевых цепях наземных экосистем. Автореф. докт. дис. М., 1979. 53 с.

Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука, т. 1, 1974. 306 с; т. 2, 1976.

Тепшер Е. З. Микроорганизмы р. *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., Охилько 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.

СЛОВАРЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

- Флинт В. Е., Чугунов Ю. Д., Спиринов 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.— В кн.: Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1976, с. 341—347.
- Экология** и структура населения почвообитающих животных Алтая. Новосибирск, НГУ, 1973. 223 с.

Автотрофы — организмы, строящие массу своих тел из первичных минеральных продуктов с помощью реакций фотосинтеза.

Агроценоз — экосистема, находящаяся в сельскохозяйственном использовании.

Биота — совокупность живых организмов экосистемы.

Вторичная продукция — масса гетеротрофов, нарастающая за определенный срок.

Гетеротрофы — организмы, строящие массу своего тела за счет продукции автотрофов.

Гигрофилы — организмы, способные переносить условия переувлажнения.

Гуматы, фульваты — соли гумусовых кислот.

Гумусовые кислоты — высокомолекулярные органические кислоты (гуминовые и фульвокислоты), входящие в состав гумуса.

Гумификация — процесс превращения растительных и животных остатков в специфические гумусовые вещества: гуминовые, фульвокислоты и гумины; гумификаторы — организмы, способствующие гумификации.

Дерновый почвообразовательный процесс — образование в верхней части почвенного профиля густо переплетенного корнями, хорошо оструктуренного, богатого гумусом горизонта.

Жизненная форма — характерное строение и образ жизни животного или растения.

Запасы фито- или зоомассы — масса растений или животных на момент времени.

Зоофаги — гетеротрофы, поедающие живых гетеротрофов (см. фитофаги).

Зооценоз — формальная часть экосистемы, охватывающая ее животное население.

КАА — крахмалоаммиачный агар — питательная среда с минеральными источниками азота для культивирования микроорганизмов.

Кальцификация — отложение в почве кальция.

Кора выветривания — верхние слои литосферы, преобразованные на месте под воздействием физического, химического и биологического выветривания в мелкодисперсный субстрат, служащий базой почвообразования.

Ксерофилы — организмы, способные переносить засушливые условия.

Мезофилы — организмы, адаптированные к устойчивому среднему увлажнению.

Микробоценоз — часть экосистемы, объединяющая совокупность микроорганизмов.

Минерализация органического вещества — процесс распада органических соединений до углекислоты, воды и простых солей; минерализаторы — организмы, способствующие этому процессу.

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 (кембрий, ордовик, силур, девон, карбон, пермь); мезозой (триас, юра, мел); кайнозой (палеоген, неоген, антропоген).

Сапрофаги — гетеротрофы, поедающие мертвые органические остатки.

Первичная продукция — масса, производимая фитоценозом за определенный срок (месяц, год и т. д.).

Фитоценоз — часть экосистемы, охватывающая совокупность растений.

Фитофаги — гетеротрофы, питающиеся частями живого растения.

Экосистема — участок биосферы, в пределах которого сохраняется один тип микроклимата, почвы, растительного покрова, населения животных и микроорганизмов и совершается однотипный биологический круговорот веществ; экосистема-биогеоценоз.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ, УПОМЯНУТЫХ В ТЕКСТЕ

Адонис —	<i>Adonis</i>
Бизинова трава —	<i>Buchloë dactyloides</i>
Биоргуз —	<i>Nanophyton</i>
Бородач —	<i>Andropogon</i>
Волдушка розлецоволистная —	<i>Bupleurum scorconerifolium</i> Willd.
Вероника —	<i>Veronica</i>
Ветреница —	<i>Anemone</i>
Гвоздика —	<i>Dianthus</i>
Гиацинт —	<i>Hyacinthus</i>
Грама трава —	<i>Bouteloua gracilis</i>
Грудница —	<i>Linosyris</i>
Змеёвка растопыренная —	<i>Cleistogenes squarrosa</i> Maxim.
Зонник —	<i>Phlomis</i>
Ирис —	<i>Iris</i>
Карагана —	<i>Caragana</i>
К. мелколистная —	<i>C. microphylla</i> Pall.
Кермек —	<i>Statice</i>
Ковыль —	<i>Stipa</i>
К. байкальский —	<i>S. baicalensis</i> Roch.
К. Коржинского —	<i>S. korshinskyi</i>
К. красный —	<i>S. rubens</i>
К. Крылова —	<i>S. krilovi</i>
К. Лессинга —	<i>S. lessingiana</i>
К. тырса —	<i>S. capillata</i> L.
К. украинский —	<i>S. ucrainica</i>
Клевер —	<i>Trifolium</i>
Козлобородник —	<i>Tragopogon</i>
Колокольчик	<i>Campanula</i>
Костёр —	<i>Bromus</i>
Крестовник —	<i>Senecio</i>
Крокус —	<i>Crocus</i>

Лапчатка —	<i>Potentilla</i>
Л. бесстебельная —	<i>P. acaulis</i> L.
Лишайник —	<i>Lichenes</i>
Лютик —	<i>Ranunculus</i>
Морковник —	<i>Peucedanum</i>
Мятлик —	<i>Poa</i>
Нивяник —	<i>Chrysanthemum</i>
Носток —	<i>Noctoc</i>
Оносма —	<i>Onosma</i>
Нижма сибирская —	<i>Tanacetum sibiricum</i> L.
Полынь —	<i>Artemisia</i>
П. холодная —	<i>A. frigida</i> Willd.
Прострел Турчанинова —	<i>Pulsatilla turczaninovi</i> Kryl.
Прутьяк —	<i>Kochia</i>
Пырей —	<i>Agropyrum</i>
Смолёвка енисейская —	<i>Silene jensiseensis</i> Willd.
Спирей —	<i>Spiraea</i>
Таволга —	<i>Filipendula</i>
Тимьян обыкновенный —	<i>Thymus cserpyllum</i> L.
Тизгак —	<i>Festuca</i>
Тонконог —	<i>Koeleria</i>
Тростник —	<i>Phragmites</i>
Тюльпан —	<i>Tulipa</i>
Чемерица —	<i>Veratrum</i>
Чий —	<i>Lasiagrostis splendens</i> Künth.
Чина —	<i>Orobus</i>
Шалфей —	<i>Salvia</i>
Шлемник байкальский —	<i>Scutellaria baicalensis</i> Georg.
Эспарцет —	<i>Onobrychis</i>
Эфедра —	<i>Ephedra</i>

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Азиатская саранча —	<i>Locusta migratoria</i> L.
Амёбы —	<i>Sarcodina</i>
Анатолика —	<i>Anatolica</i>
Азилиды —	<i>Asilidae</i>
Блапс —	<i>Blaps</i>
Верблюдки —	<i>Raphidioptera</i>
Вертячки —	<i>Gyrinidae</i>
Водолюбы —	<i>Hydrophilidae</i>

Гамазовые клещи —	<i>Gamasoidea</i>
Геофилы —	<i>Geophilidae</i>
Дисхириус —	<i>Dyschirius</i>
Дождевые черви —	<i>Lumbricidae</i>
Долгоносики —	<i>Curculionidae</i>
Доркадион —	<i>Dorcadion</i>
Жгутиконосы —	<i>Mastigophora</i>
Жужелицы —	<i>Carabidae</i>
Жуки —	<i>Coleoptera</i>
Инфузории —	<i>Infusoria</i>
Итальянский прус —	<i>Calliptamus italicus</i> L.
Кардиофорус —	<i>Cardiophorus</i>
Клоны —	<i>Heteroptera</i>
Костянки —	<i>Lithobiidae</i>
Лимнастис —	<i>Limnastis</i>
Листоеды —	<i>Chrysomelidae</i>
Луговой мотылек —	<i>Loxostege sticticalis</i> L.
Мертведы —	<i>Silphidae</i>
Микродера —	<i>Microdera</i>
Многоножки —	<i>Myriapoda</i>
Молдавская огнёвка —	<i>Cledeobia moldavica</i> Esp.
Муравьи —	<i>Formicidae</i>
Мухи —	<i>Diptera</i>
Навозники —	<i>Coprinae</i>
Нарывники —	<i>Meloidae</i>
Нематоды —	<i>Nematoda</i>
Ногохвостки —	<i>Collembola</i>
Озимая совка —	<i>Agrotis segetis</i> Hb.
Паццирные клещи —	<i>Oribatei</i>
Пауки —	<i>Aranei</i>
Педипус —	<i>Pedinus</i>
Пентикус —	<i>Penthiacus</i>
Песчаный медляк —	<i>Opatrum sabulosum</i> L.
Перепончатокрылые —	<i>Hymenoptera</i>
Плавунцы —	<i>Dytiscidae</i>
Платиносцелис —	<i>Platynoscelis</i>
Прямокрылые —	<i>Orthoptera</i>
Саранчовые —	<i>Acrididae</i>
Совки —	<i>Noctuidae</i>
Сосновый коконопряд —	<i>Dendrolimus pini</i> L.
Стафилины —	<i>Staphylinidae</i>
Стрекозы —	<i>Odonata</i>

Тентирья —	<i>Tentyria</i>
Тереvidы —	<i>Therevidae</i>
Тли —	<i>Aphididae</i>
Усачи —	<i>Cerambycidae</i>
Хрущи —	<i>Melolonthinae</i>
Чернотелки —	<i>Tenebrionidae</i>
Щелкуны —	<i>Elateridae</i>
Энхитреиды —	<i>Enchytraeidae</i>
Эодоркадион —	<i>Eodorcadion</i>

ПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Бизон —	<i>Bison bison</i>
Большой тушканчик —	<i>Allactaga jaculus</i>
Видорогая антилопа —	<i>Antilocapra americana</i>
Гоферы —	<i>Geomyidae</i>
Джейран —	<i>Gazella subgutturosa</i> Güld.
Джунгарский хомячок —	<i>Phodopus sungorus</i>
Дзерен —	<i>Procapra gutturosa</i> Pallas
Дрофа —	<i>Otis tarda</i>
Крайчатый суслик —	<i>Citellus suslicus</i> Güld.
Кулан —	<i>Equus hemionus</i> Pall.
Лошадь Пржевальского —	<i>Equus przewalskii</i>
Малый суслик —	<i>Citellus pygmaeus</i> Pall.
Обыкновенная полевка —	<i>Microtus arvalis</i> Pall.
Полевка Брандта —	<i>Microtus brandti</i> Radde.
Сайгак —	<i>Saiga tatarica</i> L.
Слепушонка —	<i>Ellobius talpinus</i> Pall.
Слепыш обыкновенный —	<i>Spalax microphthalmus</i> Güld.
Степная неструшка —	<i>Lagurus lagurus</i>
Степная пищуха —	<i>Ochotona pusillia</i>
Степной сурок —	<i>Marmota bobac</i> Müller.
Стрепет —	<i>Otis tetrix</i>
Тарпан —	<i>Equus gmelini</i>
Тур —	<i>Capra</i>
Цокор —	<i>Myospalax</i>

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); Гвоздец кий 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., Хмелев В. А., Волковинцер В. И. (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., Кочуров Б. И., Хакимзянова Ф. И. (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., Наплекова Н. Н., Гантимурова П. И. (1970); Микрофлора почв южной части СССР (1966); Мишустин Е. Н. (1976).
- Рис. И. Монин А. С, Шишков И. А. (1979).
- Рис. 12. Синицын В. М. (1962).
- 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., Чугунов Ю. Д., Смирин В. М. (1970). Рис. 22. Огнев С. И. (1951). Рис. 23. Захаров А. А. (1978). Рис. 24. Медведев Г. С. (1965).
- Рис. 26. Стебаев И. В., Титлянова А. А., Мордкович В. Г. и др. (1968).
- Рис. 27. Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая (1973).

ОГЛАВЛЕНИЕ

От редактора.....	3
Предисловие.....	5
Глава I. Что толку со степи?	7
Глава II. Смотр степных экосистем	17
Что называть степью?.....	—
Изменчивость степных экосистем по широтно-зо- нальному географическому градиенту.....	25
Изменчивость степных экосистем по градиенту континентальности.....	48
Изменчивость степных экосистем по высотно-пояс- ному градиенту	65
Прочие степные экосистемы	71
Глава III. Таинство происхождения степей	76
Архитектоника планеты и климатические предпосылки возникновения степей	—
Эволюция флоры и флористические предпосылки возникновения степей.....	79
Фаунистические предпосылки возникновения степей.....	85
Почвенные предпосылки возникновения степей.....	87
Эволюция степей.....	90
Глава IV. Ландшафт с холерическим темпераментом	94
Образное восприятие степи.....	95
Климатическая неуравновешенность степных экосистем	98
Биота и дестабилизация экологической обстановки в степи.....	107
Степные почвы во времени.....	115
Глава V. Приспособления на все случаи жизни	118
Своеобразие адаптации у степных растений	119
Млекопитающие в степи.....	125
Насекомые в степных экосистемах.....	134
Глава VI. Конструкция степной экосистемы	145
Ярусная организация.....	146
Мозаичные структуры.....	168
Узловые сгущения биоты.....	172
Значение катенной структуры для степных экосистем	177
Глава VII. Человек в степи	183
Литература.....	194
Словарь экологических терминов	199
Латинские названия растений и животных, упомянутых в тексте.....	201
Источники, использованные при составлении таблиц и рисунков.....	205

Вячеслав Генрихович Мордкович СТЕПНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Ответственный редактор Аргента Антониновна Титлянова

Утверждено к печати редколлегией серии научно-популярных изданий
Сибирского отделения Академии наук СССР

Редакторы издательства С. Л. Розина, С. А. Садко
Художественный редактор В. И. Желнин Художник Ю. Л.
Сокольников Технический редактор А. В. Семкова
Корректоры Г. Д. Смоляк, В. К. Чичельник

ИБ № 23009

Сдано в набор 12.01.82. Подписано к печати 20.09.82. МН-0S237. Формат 84X108 1/32. Бумага
типографская № 2. Обыкновенная гарнитура. Высокая печать. Усл. печ. л. 10,9. Усл. кр.-отт.
11,2. Уч.-изд. л. 10,1. Тираж 16 500 экз. Заказ № 16. Цена 30 коп.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.