

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ,
ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ И ТЕХНИЧЕСКОЙ ПОЛИТИКИ РФ
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

И. В. СТЕБАЕВ Ж. Ф. ПИВОВАРОВА
Б. С. СМОЛЯКОВ С. В. НЕДЕЛЬКИНА

БИОГЕОСИСТЕМЫ ЛЕСОВ И ВОД РОССИИ



ВО «НАУКА»
НОВОСИБИРСК
1993

ВВЕДЕНИЕ

Все сказанное в первой книге о биогеоценотическом покрове — это общие соображения, необходимые для понимания тех биосистем, с которыми сталкиваемся мы, в которых протекала жизнь наших предков и будет течь у наших потомков. Суть каждой из этих систем в особых сочетаниях их некоторых общих свойств, поэтому необходима специальная картина, для которой первая книга — это в лучшем случае палитра и «графические наброски», и если первая как бы рассуждение о мореходстве, то вторая книга — это уже «лоция» по заливам реально окружающей нас природы.

Между тем Отечество наше столь обширно (по определению императрицы Екатерины Великой, это даже не государство, а Вселенная), что, с одной стороны, без планетарного экологического подхода и подступиться к нему невозможно, а с другой — его рассмотрение во многом уже оказывается достаточным для понимания общей архитектуры биogeосистем всей планеты. Начнем же с самого общего и подойдем к рассмотрению внутреннего строения лесов, степей, озер и морей — конкретных колыбелей этносов Земли нашей, а в достаточно большой мере и существенной части всего человечества, особенно если иметь в виду упомянутые окрестности, в том числе и морские.

ПЛАНЕТАРНЫЕ ЗОНЫ ПРИРОДЫ И МЕСТО СРЕДИ НИХ НАШИХ ЗЕМЕЛЬ

Нужно сознаться, что все сказанное в первой книге вполне применимо к некой плоской Земле или, говоря другими словами, не требует представления о ее шарообразности (которое тоже, как мы увидим, достаточно приближенно)*. Между тем, если для мухи, дуба или слона учет шарообразности, не считая смены дня и ночи, не так уж важен, то для понимания протяженных биogeосистем, особенно в плане их энерго- и массообмена и для человека, перемещающегося и перемещающего за сутки быстрее течения рек, это чрезвычайно важно. Итак, Земля — шар с диаметром около 6367 км и площадью поверхности суши и морей — 510 млн км², из которых более 24 % прихо-

* Тестирование достаточного количества вполне образованных, но далеких непосредственно от земли людей, в том числе журналистов, показало, что в суждениях по конкретным вопросам они незаметно оперируют землей как блином. Что же можно подумать о представлениях «землепромышленников»?

АВТОРЫ

И. В. Стебаев, Ж. Ф. Пивоварова, Б. С. Смоляков, С. В. Неделькина

Биогеосистемы лесов и вод России / И. В. Стебаев, Ж. Ф. Пивоварова, Б. С. Смоляков, С. В. Неделькина. — Новосибирск: ВО «Наука». Сибирская издательская фирма, 1993. — 348 с.

ISBN 5—02—030587—1.

В монографии логически развиваются теоретические положения об основах организации и функционирования биосферы, изложенные в книге «Общая биогеосистемная экология». С этих позиций подробно рассмотрены вертикально-ярусные, геохимические стоково-обменные системы, биогеоценотические системы лесов, рек, озер. Прослежена тесная связь их развития с жизнью в природе народов России.

Книга предназначена для экологов-теоретиков, экологов производственного профиля, преподавателей вузов, учителей, студентов.

Ил. 88. Библиогр.: 119 назв.

Р е ц е н з е н т ы

кандидат биологических наук А. Г. Бугров
доктор биологических наук В. Г. Мордкович

Утверждено к печати

Новосибирским государственным университетом
и Редколлегией серии экологических изданий СО РАН

Б 1903040000—174—326—93 И полугодие
042(02)—93

ISBN 5—02—030587—1

© И. В. Стебаев, Ж. Ф. Пивоварова, Б. С. Смоляков, С. В. Неделькина, 1993

© Российская
Академия наук, 1993

дится на нашу Родину с ее акваториями. Если же учитывать протяженность, то окажется, что с севера на юг наша страна занимает в этом направлении более 55 % поверхности всего северного полушария. Особенно велик охват ею полушария с запада на восток — 92 %. И это на широте самой большой континентальности планеты — здесь вдвое большей, чем, например, на южном тропике. Воистину арена природных и исторических градиентов всемирного масштаба. Здесь уже не обойтись без широтных зон и меридиональных секторов.

ГИДРОТЕРМИЧЕСКАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ И ЦИРКУЛЯЦИЯ ВОЗДУХА И ВОД ВСЕЙ ПЛАНЕТЫ

Если бы Земля не имела атмосферы, то на ней были бы сильно различающиеся термические пояса. Так, у экватора температура составляла бы около 74 °С летом и 40 °С зимой, а в умеренном поясе в среднем соответственно 67 и —27 °С. Теперь представим Землю с атмосферой, но еще неподвижной и для начала прозрачной. В этом случае количество тепла, полученное на экваторе, при переходе к полюсу постепенно уменьшалось бы всего только на 20 %, против 150 % в предыдущем случае. Если допустить появление в ней облаков, то за счет разности условий испарения и конденсации это уменьшение составит уже около 50 %. Но вот что интересно — самое прогреваемое место, на 45 °С более теплое, чем на экваторе (где образование облаков сильнее), будет севернее последнего. Так что зональность сложна и не просто термична, а гидротермична.

МОДЕЛЬ ТЕПЛОВОЙ МАШИНЫ ПЕРВОГО РОДА

Еще более все осложняется, если оставляя Землю мысленно неподвижной, «разрешить» атмосфере быть текучей. Это и есть состояние так называемой «тепловой машины первого рода» (по создателю физики океана академику В. В. Шулейкину [1953]) (рис. 1, а). В этом случае воздух будет сильно прогреваться, у экватора подниматься вверх (до 18 км) и отсюда, снижаясь, быстро течь к полюсам (как в комнате от печки к окну, именно печки, а не батареи, устанавливаемой чаще всего под окном). Здесь же, охладившись, он по низу будет оттекать опять к экватору (ногам в нагретой комнате может быть и прохладно), пополняя разряжение, образовавшееся там. Такие, по В. В. Шулейкину, вертикальные «колеса» циркуляции были открыты в 1735 г. чиновником английского адмиралтейства Гадлеем, занимавшимся планированием движения парусников. Вслед за ячейками Гадлея были установлены еще и ячейки Форелля (1856), однако общая картина циркуляции и образования гидротермической зональности планеты сложилась значительно позже.

Путь к модели тепловой машины второго рода. Начало научной климатологии было положено А. Ф. Гумбольдтом [1834], впервые

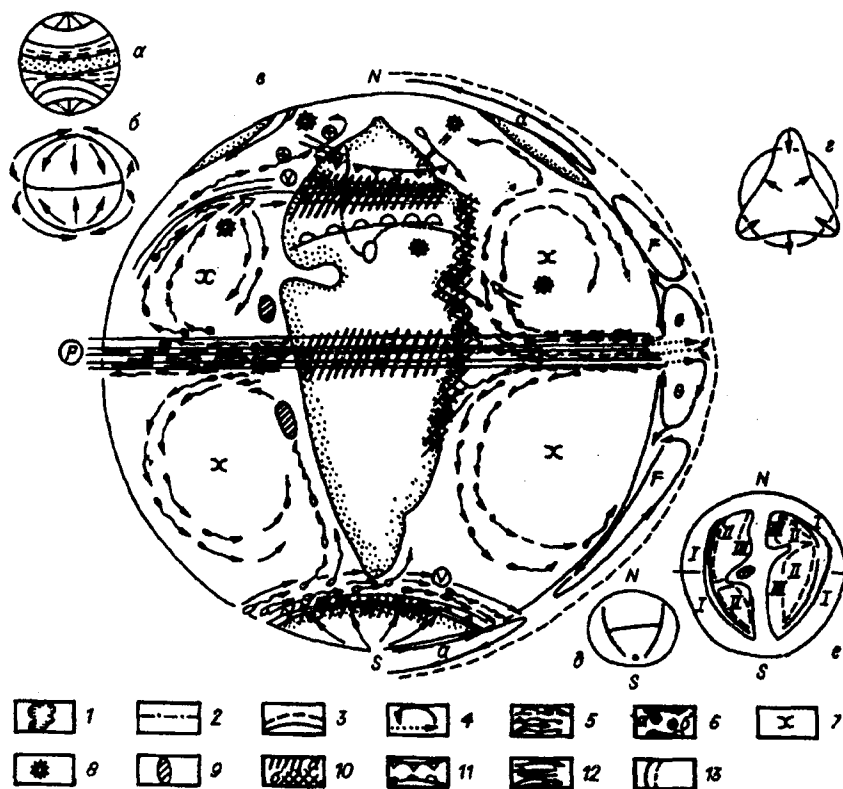


Рис. 1. Циркуляция тепла и влажности на Земле.

а — теоретическая модель Земли как тепловой машины первого рода (по: [Шулейкин, 1968]); *б* — модель второго рода; *в* — на схеме объединенного континента и океанов (с упрощениями); *г* — схема геоида с обозначениями поднятий и опусканий земной коры; *д* — обобщенная схема главных горных цепей Земли; *е* — схема движения континентов с обозначением гор и меридиональных секторов: I — океанических, II — континентальных, III — морских. 1 — берега объединенного континента с его главными заливами; 2 — граница рассматриваемого континентального региона; 3 — тропосфера в разрезе; 4 — восходящие, испарительные движения воздушных масс у экватора и далее в циркуляционных ячейках (G — Гаддея, F — Форелля, α — высокоширотных); 5 — вызванные ветром морские течения (P — пассатные, V — западного переноса); 6 — теплые течения, так называемые ловушки тепла, места его разрядки (*а*) и холодные течения (*б*); 7 — центры холостаза; 8 — центры действия атмосферы и их направления; 9 — зоны апвеллинга; 10 — полосы осадков на суше, связанные с переносами (*а*), и приморские муссоны (*б*); 11 — воздушные фронты; 12 — воздушные переносы (V — западные, P — восточные, или пассатные); 13 — оси горных систем и границы меридиональных секторов.

применившим метод изотерм, а следовательно, вообще количественный метод, особенно важный для карт, легче всего составляемых по данным стационарных метеопостов на суше. Такие посты были заложены по всей Сибири еще Великой Северной экспедицией В. Беринга. Может быть, именно поэтому (но не нужно при этом забывать и о русских научных кругосветных плаваниях в 1804—1829 гг.), теория общей планетарной циркуляции тепла и влаги появляется и быстро развивается именно на нашей родине трудами классика в познании атмосферы А. И. Воейкова [1874, 1914]¹, как видим, одновременно с творчеством В. В. Докучаева о климатозависимой педосфере.

Специальная теория образования и переноса циклонов и антициклонов А. И. Воейкова [1884] и норвежцев — братьев Бьеркнес [1921]

совершенствует представления о потоках воздуха. В 1928 г. Бергерон выдвигает концепцию зависимости климата от смены воздушных масс, которую в 1936—1950 годы превращает в общую теорию и глобальную классификацию климатов профессор Московского университета Борис Петрович Алисов [1956]. В наиболее обобщенной форме все это предстает в схеме «Идеального континента и Мирового океана» Х. Флона [1950] и К. Виссмана [1962] (цит. по: [Бютчен, 1973]), которой с некоторыми упрощениями мы и будем далее пользоваться (рис. 1, б).

**МОДЕЛЬ ТЕПЛОЙ МАШИНЫ
ВТОРОГО РОДА
(ПО В. В. ШУЛЕЙКИНУ)
И ОБЩАЯ ЦИРКУЛЯЦИЯ АТМОСФЕРЫ**

Названная модель строится на эффектах, связанных с вращением Земли.

Пассаты и восточный перенос теплового влажного воздуха. Напомним вначале ячейки Гадлея. У экватора за счет подъема разогретого воздуха у земли создается его разрежение, куда устремляются ветры с северо-востока и с юго-востока, идущие далее в общем с востока к западу. Это и есть устойчивое «ветротечение» со скоростями около 18 км/ч, получившее название пассатного (исп. *passata* — переезд), перенесшего Колумба в 1492 г. в Новый Свет.

Будучи усилены летними тропическими муссонами и (араб. мауссим — времена года)*, пассаты создают в диапазоне 20° северной и южной широт полосу теплого климата, охваченную более или менее постоянным переносом влаги с океана на материки, вызывающим к жизни тропические леса, а где этот приток сезонно прерывист — влажные саванны. На море в каждом океане создается свое пассатное морское течение**.

Возникновение и действие западных переносов. Под совместным действием трения о поверхность океана и сил Кориолиса пассаты, двигаясь к западу, все более разворачиваются, к северо-западу в северном полушарии и к юго-западу в южном. Чем дальше от экватора, тем больше они принимают северное и даже северо-восточное (и, соответственно, южное и юго-восточное) направления.

Здесь в общем проявляется закон уже известного нам эмбриолога академика Карла Максимовича Бэра, объяснившего в 1857 г. подмыв в северном полушарии правых, а в южном левых берегов рек. Еще далее к северу (и к югу) наступает так называемое геострофическое равновесие этих сил и сил движения воздуха в «колесах Гадлея» и Форея к полюсам, и воздух начинает двигаться уже с запада на восток,

* Тропические муссоны связаны с сезонным изменением положения термического экватора и с сезонным контрастом температур над сушей и над океаном. Они создают не ветры, а как бы влажные «воздухонаплывы», особенно в Южной Азии.

** В геологическом прошлом, например, в меловом периоде, вследствие иного положения материков, обусловливавшего открытость Средиземного моря к востоку и разобщенность Северной и Южной Америк, в так называемом средиземном океане Тетис существовало циркумпланетарное морское течение.

как бы скользя вдоль изобар, лежащих здесь более параллельно и сближению друг к другу. Так, наиболее полно на высоте около 5 км образуются две «воздушные реки» западного переноса на восток в полосах около 45—60° с. ш. и ю. ш. в обоих полушариях. К тому же они как бы подталкиваются пульсацией областей высокого давления (так называемых центров действия атмосферы), лежащих в океанах чуть севернее и южнее тропиков. Таков, например, знаменитый максимум давления у Азорских островов Северной Атлантики.

Для стабилизации и модификаций течения каждой из этих воздушных рек западного переноса большое значение (наподобие берегов) имеют фронты раздела разных воздушных масс — арктический (слева) и полярный (справа), по сезонам, особенно в северном полушарии, они то сближаются, то расходятся, заметно меняя режим переноса.

Особенно хорошо выражен западный циркумпланетарный перенос в южном полушарии, отмеченный в океане могучим течением так называемых ревуших сороковых широт, имеющих большое значение для гидротермики Антарктиды и лишь местное воздействие на другие континенты*. Полоса западного переноса в северном полушарии, напротив, так сказать, континентальна. Она орошает и (отчасти) обогревает тундры, тайгу и степи Америки и Евразии.

Муссоны. Картина влагопереноса была бы не полна, если бы мы не упомянули еще раз и о муссонах, на этот раз уже в умеренных широтах. Здесь их полоса особенно хорошо выделена не по широте, как у тропических, а по меридиану от юга Австралии до Камчатки, а также по северо-западу Северной Америки. Наиболее теплые и влажные условия складываются у стыка двух муссонных (и пассатной) полос на юго-востоке Азии (рис. 1, в). В то же время муссонные полосы меридиональной ориентации есть и в Индии, и в Восточной Африке. Весь влагоперенос, таким образом, полосы, омываемые по воздуху влагой океанов, образуют как бы обратно ориентированную Е-образную фигуру (см. рис. 1) с укороченным нижним отростком, что связано только с малой континентальностью этих южно-океанических широт. Что касается площадей между «отростками», особенно расширенных внутри всей фигуры, то они представляют области, отчужденные от океана и уже потому сухие и большей частью пустынные. В океане им соответствуют тоже бедные жизнью застойные области, обходимые стороной и течениями, и ветрами. Это и есть холистатические области биостромы. Так в целом и образуется на Земле система чередующихся климатических зон, или, точнее выражаясь, трех влажных поясов: одного теплого и двух прохладных (дополненных муссонами), и двух сухих и, во всяком случае в летний период, жарких. К ним нужно прибавить два постоянно холодных: арктический и антарктический. Все семь — продукты функционирования воздушных циркуляций в рамках модели тепловой машины второго рода.

* Циркумпланетарность такого водного течения стала возможной, пожалуй, только в третичное время, когда произошло значительное расхождение Антарктиды с Южной Америкой и Австралией.

МЕГАРЕЛЬЕФ ЗЕМЛИ И МЕРИДИОНАЛЬНЫЕ СЕКТОРЫ ПРИРОДЫ

У читателя, видимо, давно напрашивается вопрос о странности силуэта идеализированного континента*. И вот здесь нам самое время вспомнить, что шарообразность Земли это лишь полуправда. То же можно сказать и об эллипсоиде, а остановиться стоит на грушевидном или обратно-сердцевидном геоиде (рис. 1, 2). Он соответствует представлению о происхождении тела Земли из слипшихся астероидов, напоминает неправильность форм многих холодных тел Вселенной и указывает на все более шарообразное будущее Земли, в которое Земля вписывалась и все еще вписывается со скрипом ее коры. Понятно, что в выпирающих местах схемы, помеченных стрелками, направленными к центру, происходит погружение земной коры. Это объясняет океаничность южного полушария и приантарктической округи. В местах же, где земная кора по отношению к поверхности сфероида погружена, преобладает ее восходящее движение — в Антарктиде, а также на широтах Канады и Северной Азии. Таким образом, на нашей схеме «стручок перца» нынешних континентов над блюдом Антарктиды есть как бы обратное отражение грушевидности всей конфигурации Земли, представляющей неизжитую еще комкообразность ее далекого прошлого. Именно оно и определяет уменьшение протяженности широтных зон по суше к югу от полосы западного переноса.

Это прошлое никак нельзя упускать из вида в наши дни, так как обширность (и повторяемость) континентальных массивов, с одной стороны, ограничивает ветровой обмен в океане, а с другой — определяет степень и глубину проникновения столь важной для жизни на суше океанической влаги. Здесь большое значение имеет и расположение горных цепей, оконтуривающих берега Тихого океана и очень мало заметных у берегов более молодого Атлантического, а также наличие «поперечной» альпийской складчатости на месте геологически недавно исчезнувшего средиземноморского океана Тетис (рис. 1, 3).

Альпийская складчатость как бы усиливает роль полярного фронта, отделяя западный перенос от областей притропических муссонно-пассатных циркуляций, в основном противоположной ориентации движения (с востока на запад). Особенно это относится к Северной Азии, а, следовательно, и к нашему отечеству, представляющему обособленный климатический мир в основном геострафических перемещений воздуха и особенно вытянутых с запада на восток широтных климатических зон.

Меридиональные секторы. Асимметрия краевых горных цепей означает, что проникновение циклонических масс морского воздуха далеко в глубь континентов возможно по преимуществу из Атлантики. Это делает сходными по воздушным массам восток Северной Америки и запад Европы. Тихоокеанские же берега, подверженные наступлению муссонов, оказываются севернее 45-й параллели огражденными

* Он может быть назван и объединенным и представляет собой как бы лежащую диаграмму долей, приходящихся на сушу от длины каждой из широт. Существует и обменно-графическая модель идеализированного океана, которой мы займемся позже.

от них крепостными стенами хребтов, допускающими проникновение влаги лишь недалеко от берега.

Все это позволяет помимо широтных зон природы выделять еще и ее меридиональные секторы в зонах (рис. 1, е):

1) довольно широкие атлантические, или, как их называют, морские (для Евразии западные), находящиеся под сильным воздействием западного переноса (в южном же полушарии и пассатного);

2) тихоокеанские (для Евразии восточные), находящиеся под действием муссонов, но большей частью узкие, за исключением Китая и Юго-Восточной Азии;

3) внутриконтинентальные — между областями окончания влияния первых и вторых или вовсе без него. Такие секторы представлены всюду, но в южном полушарии наиболее сжато, а в северном, особенно в России, наиболее развернуто, впрочем, как и широтная зональность. Так что Россия — страна классического проявления и широтных, и меридиональных климатических градиентов обширнейшей суши.

ПОЗНАНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ РАЙОНОВ И БИОГЕОСИСТЕМЫ

Очевидно, что за зонами и секторами следует видеть еще режимы и стоки, разные типы выветривания и биопродукции, сопровождающие их виды деструкции и почвообразования, а также ведения сельского хозяйства и, наконец, самого образа жизни людей. Эти особенности среды естественно, но в суете повседневной незаметно для нас перекрывают роль режимов политико-экономических.

Нужно сказать, что климатология не стояла в стороне от этой в общем-то экологической проблематики. И мы поэтому не можем не уделить внимания этому аспекту. Уже А. Ф. Гумбольдт [1834] выдвинул представление о зонах природы как о климатически обусловленных растительных поясах, оценив их по набору жизненных форм, архитектонике растительных сообществ и даже их продуктивности. Подобным вопросам после 1874 г. постоянно уделял внимание и А. И. Воейков, немецкий исследователь Гризебах [1872], а особенно русский академик Владимир Кеппен [1884—1936]. В общегеографическом, а точнее в ландшафтном плане это направление с упором на фитоиндикаторы развивалось президентом нашего географического общества и знаменитым эволюционистом, академиком Л. С. Бергом в период с 1926 по 1947 г. Однако наиболее радикальное значение имели общие, а затем и специальные работы В. В. Докучаева, уже с 1874 г. связавшего свойства почв со свойствами климата. В 1897 г. и окончательно в 1900 г. В. В. Докучаев кратко, но вполне законченно излагает учение о зонах природы. В нем мы находим обширные корреляционные таблицы взаимосвязанных свойств климата, в том числе и его сезонных аспектов, материнских пород, увязанных с палеоклиматологией, процессов выветривания, развития рельефа, продукционной и деструкционной специфики флоры и фауны, а в итоге и почвообразования. Более того, им рассматриваются и зонально обусловлен-

ные особенности не только сельского хозяйства и некоторые черты уклада жизни, но даже, например, и традиционной диеты этнических групп. При этом он обращал внимание на то, что «вековые» взаимодействия живого и мертвого, регламентируемые по зонам, находясь в корне наиболее существенных этнографических, исторических, бытовых и даже экономических, социальных и всевозможных культурных человеческих особенностей и проявлений, всегда от века тяготели над мнимым господином.

Эта 206-я из 218 прижизненных исследовательских работ В. В. Докучаева (в окончательном виде изданная лишь в 1948 г. и, обратим внимание,— экономгеографами Московского университета) была осознанным апофеозом его творчества. Человек, всегда очень сдержанный в выражениях, он сказал об этом так: «Впервые почвенные зоны сливались и совпадали с зонами природы, зонами естественно-историческими до такой степени тесно и дружно, что большей любви трудно ожидать, даже от самых верных супругов, от самых примерных детей и родителей. В этих зонах мы видим высшее проявление мирового закона любви» (разрядка В. В. Докучаева). Это, несомненно, концепция зонального строения биогеоценотического покрова, в том числе и в горных высотных поясах всей планеты, построенная, заметим, на наблюдениях в пределах России и создающая как бы картографический базис для образа биосферы, созданного любимым учеником Василия Васильевича — В. И. Вернадским через четверть века. Нужно подчеркнуть и нестатическую, и процессуальную биогеохимическую направленность этой тоненькой книжечки В. В. Докучева (объемом всего в 34 страницы) о зонах природы, которая, по всемирному признанию, томов премногих тяжелей, была дополнена в этом плане работой «О зональности в минеральном царстве» [1899]. Принципы зональности в минеральном царстве в 1934 г. развиваются первейшим учеником В. И. Вернадского А. Е. Ферсманом, а в плане почвенных процессов, в том числе и вторичного минералообразования, автором научного направления экологии почв В. Р. Волобуевым [1953]. Это направление отличают статистический подход и применение графов. Тот же подход характерен и для работ академика А. А. Григорьева, отмеченных анализом энергетики процессов, продолженных М. И. Будыко с 1948 г. и их капитальными совместными работами в период с 1956 по 1962 г., в частности, «О периодическом законе географической зональности». Это направление было развито в общэкологическом плане последним из авторов в ряде монографий [1971, 1977], а также в соавторстве с академиком А. Л. Яншиным — [История..., 1985].

Весь этот пласт имеющих глобальное значение работ, заложенный А. И. Воейковым и разработанный В. Кеппеном, Л. С. Бергом, а в биогеосистемном плане В. В. Докучаевым, а затем продолженный его учениками и последователями, является плодом трудов, измерений и наблюдений всего народа, можно сказать, на ставшем величайшим естественно-научным полигоном просторе нашего отечества. Так приступим теперь, опираясь на весь этот интеллектуальный базис, к умственному и духовному погружению в строй биогеосистем нашей страны и ее окрестностей, хотелось бы — со вниманием и даже с опреде-

ленным благоговением и воодушевлением, ибо по словам Е. Баратынского, сказанным еще в 1834 г.:

Век шествует путем своим железным,
В сердцах корысть и общая мечта
Час от часу насущным и полезным
Отчетливей, бесстыдней занята.
Исчезнули при свете просвещенья
Поэзии младенческие сны
И не о ней хлопочут поколенья,
Промышленным заботам преданы...

Но по словам В. В. Докучаева, сказанным в 1899 г. по случаю составленного им проекта об учреждении в университетах двух тесно связанных кафедр — почвоведения и бактериологии как о новой дисциплине, которая «Находясь... в самом центре всех важнейших отделов современного естествознания, геологии, орографии, климатологии, ботаники и зоологии, а, наконец, и учения о человеке... связывает их, исполненная чрезвычайного, высшего научного интереса... приобретает себе страстно любящих свою науку работников и адептов... Уже недалеко то время, когда она по праву и великому для судеб человека значению займет почетное место...» (разрядка В. В. Докучева).

По словам же Д. И. Менделеева из отзыва на этот проект В. В. Докучаева: «Итак, земля — труп в сказаниях, а у нас она кормилица — живая. Научить этому думать очень полезно начинать в университетах пора». Приступим вместе с вами, читатель, к такой попытке! Тем более, что она дает нам прекрасный повод, чтобы испытать, отобрать и синтезировать наши собственные знания и представления, полученные в разных университетах, в конце концов, конечно, на благо нашей русской земли.

ЛЕСНЫЕ БИОГЕОСИСТЕМЫ

На уже известной нам схеме (см. рис. 1) можно заметить, что территории, занятые лесными биogeосистемами, образуют как бы спинной хребет идеальной фигуры континента, его «выю» на севере, руки в приэкваториальном поясе и короткие ступни на крайнем юге. В общем эти биogeосистемы как бы охватывают сушу.

Даже теперь, когда их площадь сокращена человеком минимум вдвое, леса занимают 40—50 млн км², что составляет около 27 % площади суши и даже 16 % океана. На нашу страну приходится 26 % лесных площадей мира, в то время как на Южную Америку с ее Амазонией — 22 %, а на Северную даже 16 %. На западную же Европу — всего 2 %.

Самая лесная страна, это, конечно, Финляндия — 70 % ее территории занимают леса. Но и Россия занимает в этом отношении ныне второе место (37 %). Условное число гектаров леса на душу населения в Канаде 14, а в нашей стране всего 4,7 га. Это значит, что нам необходимо буквально цепляться за сохранение каждой рощицы и сажать их в 5 раз упорнее, чем канадцам, так как у нас они уже отсутствуют примерно на 1/5 территории, на которой по естественным причинам должны были бы расти.

ЗНАЧЕНИЕ ЛЕСОВ

Роль лесов в связывании солнечной энергии. Для ее оценки нужно иметь в виду, что сомкнутые леса занимают лишь 4/5 всей лесопокрывтой площади планеты. Однако здесь самое время вспомнить о колоссальной площади листьев каждой многослойной кроны. В итоге получается, что в один слой листьев деревья покрывают в 7,3 раза большую площадь, чем все современные леса и подставляют Солнцу ассимилирующую поверхность в 2,2 раза большую, чем вся площадь суши, т. е. даже примерно в 1,5 раза большую, чем поверхность всей планеты*.

При такой гигантской фотосинтезирующей поверхности и даже несмотря на то, что более 50 % лесов половину года (сухую или хо-

* Такое положение в плане эксплуатации лесов могло бы нас утешить лишь только в том случае, если бы мы для своей надобности срывали в них только листочки, как, например, это делают гусеницы, а не губили бы их сразу миллионами гектар. Нужно помнить, что срубая даже одно только дерево, мы губим его в лучшем случае на 50 лет, до тех пор, пока не вырастет новое.

лодную) не активны, не удивительно, что леса образуют 1650 млрд т фитомассы (а по некоторым авторам она на 1—2 порядка более), что составляет 90 % всей биомассы суши и в 4 раза больше биомассы океана.

Лес и человек. Человек имеет прямой интерес лишь менее чем к 1/5 этой биомассы — к ее древесине, но расправляется с нею так, как будто ее в десятки тысяч раз больше. Действительно, масса ежегодно добываемой древесины составляет 1/5 часть ее запаса, масса же изготавливаемых из древесины изделий составляет не более как 1/20000 от добываемой. Здесь сказывается не только топорность столлярно-плотницких работ, но и топор дровосека, особенно в густонаселенных и голодающих южных странах, где по заключению ЮНЕСКО, «наполнить кастрюлю пищей легче, чем сварить ее». Так как во многих странах допустимая нагрузка древодобычи превышает в 7—10 раз, здесь сжигаются леса, причем без всякого интереса к их биомассе и при древнем подсечно-огневом земледелии, и при сооружении новейших форм для пастбищного хозяйства. В тропиках на сельскохозяйственные нужды леса изводятся на 7,5 млн га/год, а используется под пашню 5,4 млн га. Это означает, что вместе с прочими влажно-тропическими лесами в среднем ежегодно исчезает приблизительно 500 км² и исчезает, как мы увидим, безвозвратно. И в то же время там, где есть трудовые резервы, например, в Индии и в Китае, используя быстрорастущие породы, завезенные из южного полушария, за последние годы удалось засадить лесами миллионы гектаров ранее обезлесенных территорий. Итак, все дело в воле и в уважении к жизни, а не в обстоятельствах.

Продуктивность лесов в отношении к круговороту веществ. В ходе повседневной фотосинтетической деятельности деревьев только за счет 4—5 % их фитомассы (точнее, ее зеленой части) производится около 60 % кислорода, ежегодно поступающего в атмосферу*.

Понятно, что ежегодный прирост, или продукция лесной фитомассы, в абсолютном выражении весьма внушительна — около 74 млрд т — это 40 % фитопродукции мира. Она в 7 раз больше фитопродукции обширного океана и составляет 64 % продукции всей суши, в то время как на сельскохозяйственные угодья, всюду теснящие леса, приходится вместе с ботвой и соломой едва 10 %. В среднем, в лесах это 130 т/(га·год), т. е. в 20—25 раз больше, чем прирост всей зеленой массы посевов.

Между тем, соотношение продукции и биомассы составляет в лесах в среднем менее 4—5 %, что в 14—16 раз меньше, чем на упомянутых посевах или в степях, или даже в пустыне и в 240—250 раз меньше, чем в океане. Значит, леса — это огромная, но медленно работающая машина круговорота веществ, скорее это даже хранилище биомассы и связанной в ней энергии, сообразно с обычным возрастом деревьев рассчитанная более чем на 100 лет. Следовательно, разру-

* Однако в отдельных районах ситуация с «прекрасным» лесным воздухом, что возможно замечали некоторые, может быть и не столь вдохновляющей. Так, становится известным, что во влажно-тропических лесах весь образованный местными деревьями кислород (если не более того) тут же потребляется растениями на дыхание и без ветра в таком лесу трудно продохнуть.

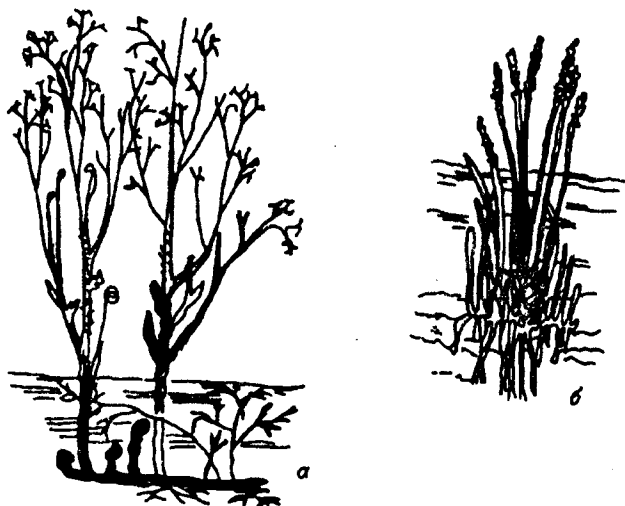


Рис. 2. Древние псилофиты (по: [Крумбигель, 1980]).

а — астероксилон, плаунообразный псилофит из среднего девона; *б* — эостерофиллум.

шение лесов, к несчастью, малоопасно для лесорубов сегодняшнего дня, но весьма угрожающе для 5—6-го их поколения, т. е. для правнуков, которые нас, конечно, никак вразумить не могут. Но и мы в свою очередь зависим от прапрапращуров обитателей нынешней природы, так как лесные биогеосистемы — старейшие на Земле и деятельность их в биосфере оценима лишь в огромном объеме соединенных пространства и времени. Взглянем в них. История очень давняя и доныне не закончившаяся.

Первые листостебельные растения суши (произошедшие, видимо, от зеленых разноритчатых водорослей) отмечены на границе силура и девонского периода (400 млн лет тому назад). Это были уже как бы невысокие деревца, густо толпившиеся на подтопляемых участках суши — близкие к мхам, так называемые псилофиты* (риниофиты по современной классификации) (рис. 2). Главную часть их фитомассы составляли распластанные в илу корневищеобразные части, по отмирании сразу оторфовывавшиеся. От них часто восходили вертикальные зеленые побеги. Затеняя друг друга, они должны были, обгоняя соседей, тянуться вверх, но не могли преуспеть в этом, так как, не имея еще листьев, вынуждены были рано начинать ветвить стебель (дихотомически расщеплять), образуя фотосинтезирующую шевелюру веточек со спорангиями. В связи с этим они могли довольствоваться одним тоненьким пучком водовозводящих трахеидных клеток, которые как бы тянули океан за постепенно выраставшими из него растениями. Как не вспом-

* В настоящее время в тропической флоре сохранилось около десятка взаимоудаленных родов этого таксономического отдела предпобеговых растений, одни из которых могут рассматриваться как предки уже обладающих побегами плаунов, а другие — папоротников, а среди некоторых из них даже просматривают далеких родственников отдела голосеменных.

Рис. 3. Каменноугольная флора лепидофитов — лепидодендрон.

а — внешний вид с колоннообразным стволом и корневыми поддержками — стигмариями; б — схематический поперечный разрез ствола: 1 — сердцевина, 2 — древесина (ксилема), 3 — флоэма, 4 — внутренняя первичная кора, 5 — внешняя кора, 6 — сидячая листовая подушечка.

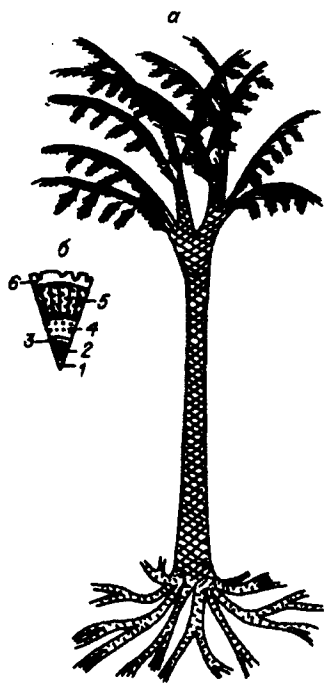
нить слова великого испанского поэта Мигеля де Унамуно: «Уже зеленый пламень долгими глотками из неба пьет гремучую жару». Хотя до «зеленого пламени» было еще далеко.

Во весь рост между солнцем и водой. Главнейшие растения каменноугольного периода сильно преуспели в водоподъеме, породив древовидные плауны, хвощи, лепидодендроны и др. (рис. 3). Они тоже имели поверхностно ветвящиеся корнеобразные стигмарины, расстилавшиеся на 25 м в стороны, но дававшие и вертикальные побеги, однако уже снабженные мощной корой, а, главное, центральной сифоностелой и даже еще несколькими кольцами, содержащими водопроводящие клетки. Главное же в них — это появление новых ростовых клеток, или вторичного камбия, который в отличие от первичного локализовывался не только на кончиках стебля и стигмариев, а уже окутывал собой весь стебель вокруг. Этим создавалась возможность роста не только вверх, но и в толщину и превращения его уже в настоящий древесный ствол, способный не только возводить большое количество воды до уровня 10—12 этажа, но и накапливать в своей толще (диаметром более 1 м) питательные вещества.

Родился ствол, «где под набухшими узлами, как брага, бродит солнечное пламя». Но конструкция ствола (особенно с шершавой корой) оказалась удобной для восприятия и радиационного излучения, и радиоактивных аэрозолей, а подповерхностное положение вторичного камбия как растущей ткани — для восприятия радиационного поражения. Вот почему леса под Чернобылем стали погибать первыми, превращаясь во вторичный источник поражения окружающего.

Рост до высоты более 40 м, дававший возможность обойти своих соседей и полностью воспользоваться всем солнечным потоком, обеспечивался тем, что разветвление наступало только на 20—25-й год жизни дерева, обретавшего таким образом зонтикообразную крону. К тому же уже с листьями, причем часто длиной до 1 м.

Водовозводящая сила растений имеет исключительно капиллярную природу в ситовидных трубках ствола и зависит от интенсивности испарения в листьях, но поддерживается и упругостью толстого ствола. У современных деревьев обнаруживается утоньшение ствола при интенсивном внутреннем водотоке и его разбухание от воды при



существенном ослаблении последнего. Значит, возможно запасание в стволе и воды. Так можно объяснять бутылковидность стволов некоторых деревьев периодически сухой саванны.

Итак, деревья эволюционно выходят густыми зарослями из воды. Затая друг друга, они быстро устремляются вертикально вверх навстречу солнцу. Однако при этом они тянут туда за собой и водный поток, поначалу не очень зарываясь корнями в глубину земли в поисках влаги, так как живут все еще у воды. Необходимость усиления этой работы и механического укрепления ствола с помощью вторичного камбия стимулирует его рост в толщину и тем превращает его в хранителя питательных веществ, что в свою очередь обеспечивает долготелее существование с многократным плодоношением и, конечно, огромное накопление фитомассы.

Леса — создатели каустобиолитов. Специальные подсчеты [Плотников, 1979] показывают, что запас одной только подземной древесины в лесах каменноугольного периода мог составлять около 15 тыс. м³/га, что означает массу значительно большую, чем в тропическом лесу.

По данным палеозоологов, в этих лесах разрушителей мормассы было еще очень мало. Главное же то, что почвы их были заболочены, а следовательно, бескислородны. Поэтому деструкция мормассы шла очень слабо, и она в основном фоссилизировалась, т. е. подвергалась процессу, при котором энергии теряется в 10 раз меньше, чем при поедании растений животными и аэробными бактериями. За миллион лет это привело к огромному накоплению в углях энергии, которой мы теперь и пользуемся. Так стародавние лесные биогеосистемы создали главную предпосылку расцвета индустриального общества. В исторической геологии вырисовывается, что первый пояс угленакопления окаймлял края тогда более или менее единой континентальной массы Земли, т. е. проходил в северном полушарии среди прочего и по местам современного западного воздушного переноса. В каменноугольном периоде образовался второй пояс по берегам средиземного океана Тетис, в общем соответствующий поясу восточного пассатно-муссонного переноса. Наконец, в юре (180 млн лет) образуется и третий пояс в области концов тогда только начавших распадаться южных континентов, расположенных в то время в менее полярных широтах, соответствующих западному переносу южного полушария. В уже образующихся болотах с большим количеством H₂S интенсивно шел процесс восстановления окисного и выноса закисного железа, т. е. шло так называемое отбеливание, признаки которого широко прослеживаются в древних породах нынешней таежной полосы.

Позже угленакопление сильно сократилось по причинам, о которых мы скажем ниже. Ныне оно сохранилось в виде торфонакопления в тропических болотах и в таких слабодренированных массивах, как Васюганье в Западной Сибири (1,5 млн км²). Однако здесь ксилемасса составляет лишь 0,2 т/га, т. е. в несколько раз меньше, чем в древних лесах — углеобразователях.

О лесах как о почвообразователях можно говорить, по-видимому, уже после их выхода из болот на более промываемые участки суши,

т. е. на трансальвиальные части катен, в основном лишь с триаса (ко времени менее 250 млн лет тому назад). Здесь представляет интерес биогеохимическая концепция А. И. Перельмана [1961]. По его мнению, за счет стоковой миграции элементов и их оседания в местной щелочной среде в основном по краям морских побережий и внутри континентальных котловин существовали, как он выражается, солончаки с избыточным скоплением многих элементов, в том числе и тяжелых металлов, принесенных водостоком. Избавляясь от них, деревья вырабатывали способность поддерживать внутри себя кислотную среду, а затем, уже после отмирания своих частей, создавать из них кислый гумус. Соответственно сдвигалась реакция и в первопочвах под лесами, наступавшими на сушу. Это способствовало выносу из них многих элементов, а следовательно, и расширению площадей промытых, кислых (по органике фульватных) именно лесных почв типа элювиально-подзолистых под тайгой и различных ферралитных под влажно-тропическими лесами.

По-видимому, именно так леса, особенно из появившихся в это время хвойных, и ныне наиболее бедных минеральным содержанием, создали в полосах приноса влаги с океана, а вслед за тем и скатывания ее обратно, промывные биогеосистемы с преобладанием элювиального режима. В них особую роль получила в отличие от листьев длительно живущая древесина стволов как удерживатель ставших дефицитными элементов-органогенов (N, P, K), так как почва оказывалась обеднена уже и ими. Все это вместе с иными не столь желанными веществами в далеком прошлом определило общую специфику функционирования всех лесных биогеосистем, превалирующую в них и ныне.

ЛЕСНЫЕ БИОГЕОСИСТЕМЫ И ИХ СВОЕОБРАЗИЕ, ОТРАЖАЮЩЕЕСЯ В БИОМАССОВОЙ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЙ МОДЕЛЯХ

Указанные модели лесных биогеоценозов могут показаться не соответствующими обычным представлениям, но все же после разбора их исторического генезиса вполне естественными.

Биомассовые пирамиды, например, тайги отличаются огромным преобладанием многолетней массы надземной древесины, в первую очередь стволов. Лишь $1/5$ — $1/6$ ее составляют ветви, многие из которых живут не так долго, как стволы. В то же время многолетней является и хвоя — обычно 3—6-летняя. Все другие части, включая фотосинтезирующую массу, массу корней и почвенного гумуса по сравнению с древесиной играют существенно меньшую роль, чем во всех других биогеоценозах суши, что, как мы видим, складывалось геологически давно и, вероятно, неизменно. То же касается и биомассы животных за вычетом разве что тундр, где ее доля в 25 раз меньше, чем в тайге. От этой пирамиды по соотношению ее ступеней мало отличается пирамида и для влажно-тропических лесов, правда, с суммарной биомассой вдвое большей. Обращает на себя внимание лишь в 8 раз большая доля гетеротрофов, которая, однако, остается почти в 7 раз меньшей, чем в степях и лугах.

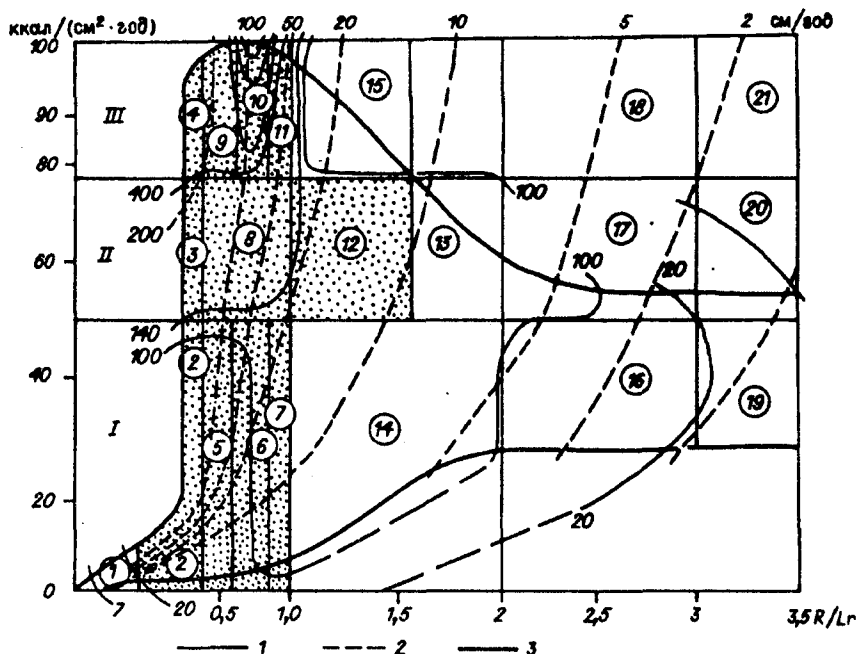


Рис. 5. Типы растительности и изолинии их первичной продукции (C в $\text{г}/(\text{га} \cdot \text{год})$) в координатах прихода солнечного тепла (R , $\text{ккал}/(\text{см}^2 \cdot \text{год})$) — по оси ординат и величин индекса сухости R/Lr , где R — радиационный баланс, L — выделение тепла при испарении, r — годовое количество осадков (см), а также среди изолиний модуля стока ($\text{см}/(\text{га} \cdot \text{год})$).

I — субарктические и средние широты; II — субтропические широты; III — тропические широты. Цифры в кружках: 1 — арктическая пустыня, 2 — тундра, 3 — заболоченные субтропические леса, 4 — экваториальные болота, 5 — северная и средняя тайга, 6 — южная тайга и смешанные леса, 7 — широколиственные леса; 8 — дождевые леса, 9 — заболоченный экваториальный лес, 10 — экваториальный лес, 11 — светлый тропический лес, 12 — сухие леса, 13 — субтропическая степь, 14 — степи, 15 — сухая саванна, 16 — полупустыня, 17 — субтропическая полупустыня, 18 — опустыненная саванна, 19 — пустыня, 20 — субтропическая пустыня, 21 — тропическая пустыня (по: [Будыко, 1971], с учетом обобщений А. А. Григорьева).

Где и какие растут леса. Мы уже отмечали, что лесные биогеоценозы складываются в широком диапазоне ФАР. Как показывает таблица периодического закона зональности А. А. Григорьева и М. И. Будыко [1956] (рис. 5), из всего диапазона суммарного солнечного тепла (от $180 \text{ ккал}/(\text{см}^2 \cdot \text{год})$ до 70 и даже только $60 \text{ ккал}/(\text{см}^2 \cdot \text{год})$), леса растут только при очень большой влажности воздуха, а до определенного предела и почв, определяемой не только приходом осадков, но и испаряемостью, в сумме измеряемой показателем, названным авторами коэффициентом сухости. Независимо от уровня теплообеспеченности, коэффициент сухости для лесов, кроме саваноидных, которые вегетируют только во влажный период года, должен быть всегда почти предельно низок, оставляя лишь очень малое поле сочетаний тепла и влажности для тундр (см. рис. 3). С этим совпадает большая водянистость (в древесине воды 60 %) и «водогонность» деревьев. Отметим здесь не только прямую, но и обратную

связь. Лесной покров так энергично поднимает из земли и испаряет воду, что всюду способен обеспечивать конденсацию, равную по объему 50 % выпадающих в том или ином районе дождей. Яркое проявляется и еще одна важнейшая связь, а именно с модулем стока, на одном или близком значении которого леса селятся при очень разной теплообеспеченности, а в некоторых ситуациях и сухости. Сильный же сток — это главнейший фактор обеспечения элювиальности режима лесного почвообразования, поддерживаемого, конечно, и постоянным возобновлением кислотности среды с помощью древесного опада.

Ведущая роль связи со стоком подтверждается еще и произрастанием дремучих тугайных и галерейных лесов в поймах рек среди жарких пустынь и, наоборот, почти полным отсутствием леса среди таежной зоны на сильно переувлажненных, но плоских бессточных водоразделах, как, например, на равнине Западной Сибири.

Сделаем для себя практический вывод: лес можно сохранить и даже вырастить почти всюду — был бы (конечно, при подборе пород) обеспечен энергичный и постоянный почвенный сток воды, в свою очередь поддерживаемый и водоохранной ролью самого леса. Это делает (для нас) необходимым, прежде чем вступить под полог леса, рассмотреть в общем виде влияние леса на его собственный внутренний климат и водный режим почв.

ОСОБЫЙ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИЙ И ХИМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ВОЗДУШНОЙ МАССЫ И ПОЧВЕННЫХ ВОД ВОКРУГ ЛЕСА И ОСОБЕННО ВНУТРИ НЕГО

Можно считать установленным, что воздействие леса, создающего тот особый климат, который вообще называют фитоклиматом, распространяется над пологом леса на две высоты роста его деревьев. У земли по горизонтали его действие простирается на 3—8 высот с теневой и заветренной стороны и примерно на 1—2 этих высот со стороны солнечной и наветренной. В глубь почвы, пронизанной корнями, действие сказывается всего на 0,1—0,2 высоты, т. е. на 2—3 м. Таков, можно сказать, микроклиматический «кокон» околосных воздушных масс, сотканный себе самим лесом.

Масса же воздуха внутри самого лесного массива, окруженная названными зонами, нередко оказывается почти вовсе автономной, так как проникновение ветра в лес через опушку в основном ограничивается первыми десятками метров и полностью прекращается уже через сотню. Проникновение же внешнего воздуха сверху через полог леса ограничивается десятками процентов, а под кронами падает до их единиц. Границы этих и околосных масс ощутимы. Так, над лесом они ощущаются в виде повышенной «тряски» самолетов над опушками на высоте даже около 100 м. С наветренной стороны это чувствуется по раскаленности сухого воздуха, а с теневой и заветренной — по влаголюбивости травяного покрова в тени деревьев и повышенной влажности почв, связанной с накоплением снега с заветренной стороны.

Воздух над лесом. Лес снижает силу ветра на 40 %. Поверхность леса рыхла и темна, поэтому процент поглощенного им, особенно

хвойным, света в 2—3 раза больше, чем в среднем по планете и в 5 раз — чем, например, в степи. Нагрев этой поверхности возбуждает тут же турбулентный возврат около трети поступившего тепла. Это вызывает интенсивное испарение с крон. В первую очередь через устьица, но и с самой гладкой поверхности листьев, где задерживается вода дождей в количестве от 5 % выпавших осадков в сухих районах, где эта влага нужна корням и потому, видимо, не очень здесь задерживается листьями местных видов деревьев, до 25 % там, где она может оказаться и избыточной. Соответственно устроены кроны, например, у лиственниц с ветвями, направленными более вверх, как бы призывая дожди, у елей же, а особенно у пихт — с лапами, опущенными dolu, как покатоности зонта.

Общие траты тепла на испарение составляют около 60 % прихода тепла. Что последняя величина так велика, не мудрено, ибо даже в хвойных лесах около четверти воды, проникающей под кроны в почву, а в лиственных лесах и вдвое больше, оттуда уже почти не вытекает. В целом же все леса испаряют через кроны 500—700 мм осадков в год, что больше, чем с поверхности озер, несмотря на торможение вершинами крон скорости ветра, что над водной гладью минимально. Величина испарения зависит и от эколого-физиологических свойств пород: влаголюбивая береза испаряет за год 250—400 мм осадков, а водоэкономная сосна всего 120—270 мм. Это объясняется, наряду с прочим, высокой «корнеобеспеченностью» листьев, в целом в 3 раза большей массой корней на единицу массы листьев. Что же касается соотношения площади поверхностей водопоступления из почвы и испарения в воздух, то у активно растущих в условиях умеренного увлажнения широколиственных пород оно равно 185, а у обитателей сырых мест — елей — всего 1.

Интенсивность испарения имеет отношение и к поступлению в воздух фитонцидов, и к образованию аэрозолей в лесах, как мы отмечали, подчас имеющих отношение к загрязнению надлесного воздуха даже тяжелыми металлами. Здесь же упомянем о появившихся недавно сообщениях о выпадении над лесами Амазонии ими же генерируемых серно-кислотных дождей, что естественно служит и общебиогеоценотическим приспособлением леса в целом при его заболоченности и восстановительном (H_2S) геохимическом режиме в корнеобитаемом горизонте местных почв.

Обстановка по сторонам леса, особенно с заветренно теневой стороны, обеспечивается снижением здесь испаряемости и турбулентности, а также большей конденсацией рос. Мало сюда проникает и пыль, оттеживаемая лесом. В умеренных же широтах главное — это накопление снега (причем, большее, чем в самом лесу) и при этом тающего весной замедленно, а следовательно, лучше впитывающегося и создающего весеннюю влагозарядку почв. С противоположной стороны массива при ветре с упором на опущенную стенку создается воздушная подушка, распространяющаяся на «крышу леса», но главное — ограждение внутреннего пространства леса от вторжения стороннего воздуха. Создается здесь и узкое, быстро тающее весной скопление снега. Важно, что это смежное образование служит накопителем пыли. В районе Чернобыля это приводит к тому, что радио-

активных частиц здесь в 2—3 раза больше, чем на подходе переноса к лесу и в 5—6 раз больше, чем в 50 м в его глубине [Криволуцкий, 1990].

В основании леса создается особый водный режим. Ведь оно задерживает на 25 % больше осадков, чем на открытых участках! Деревья сокращают поступление воды на поверхность почвы на 15—20 %, но поступление это ими же и дифференцируется. Все замечали, что в сухом сосновом бору после легкого дождя под ногами сухо, а стволы черны от влаги. Дело в том, что ветви сосны растут, как вздетые руки. Они собирают задержанные ими капли к стволу, к тому же вертикально морщинистому. По нему, концентрируясь, микроструйки стекают прямо к корням, увлажняя ризосферу в несколько раз больше, чем она получала бы по небесной норме. Под елями же и особенно под пихтами, обитателями мест с избыточным увлажнением, в зоне их стволов даже после затяжных дождей остается сухо, так как лапы у них опущены и отбрасывают дождь в стороны. Так самими деревьями сильно разнообразится гидроэкологическая обстановка и в смешанном лесу.

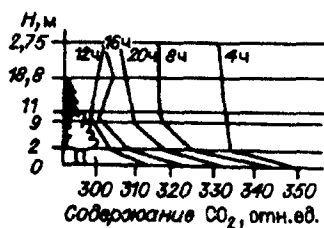
Главное же то, что вся попавшая на дно леса вода как губкой впитывается и удерживается подстилкой. Отсюда (например, в дубраве) в почву впитывается около $4/5$, но ниже корнеобитаемого слоя уходит лишь $1/5$ часть, которая, омыв корни, образует внутрипочвенный горизонтальный сток по кровле уплотненного железом глубокого иллювиального горизонта почв на окружающие лес пространства. Поверхностный же сток, гасимый подстилкой, составляет лишь сотые части от прихода дождей влаги. Так что лес, даже в не очень дождливых местностях, создает под собою сочащуюся реку, орошающую корни растений, в том числе и на окружающих пространствах. Химизм этих вод имеет своеобразные черты. В них присутствуют вещества, смытые с листьев и стволов, как созданные самими деревьями, так и накопившиеся там в виде пыли, ибо леса, будучи отличным фильтром, накапливают за год до 50 т пыли на 1 га.

Вышеописанный режим циркуляции воды препятствует ее потере с бурным поверхностным стоком и образованию водороев, осушающих уже и глубины почв. В этом и состоит водоохранная деятельность леса и его влияние на незалесенные биогеоценозы стоковых катен лесных областей. При этом, однако, не нужно упускать из виду, что именно поэтому подстилка и почва под лесом оказываются накопителями и ловушками радионуклеотидов, выпавших с неба, в том числе и с дождем [Криволуцкий, 1990].

Лесоокружение в целом образует вокруг леса видоизмененные им в свою пользу буферные зоны, превращая внутреннюю воздушную среду леса в относительно автономную. С другой стороны, лесоокружение защищается лесом. Достаточно сказать, что при лесистости обширных пространств, равной 60 %, коэффициент стока по сравнению с совершенно безлесными территориями падает в 3 раза для области еловых лесов, и в 9 — для области дубовых.

Внутрилесная воздушная масса обогащается из воздушного положения не только дождями, но и особенно аэрозолями вследствие снижения скорости ветра вершинами крон (более всего хвойных). Это отно-

Рис. 6. Динамика содержания CO_2 в воздухе леса на разных высотах над поверхностью почвы (по: [Сукачев, 1964]).



сится и к радиоактивным частицам [Кри-волуцкий, 1990], вместе с тем внутренняя воздушная масса отражена от вторжения ветровых волн воздуха с боков подушками уплотненного воздуха, а от опускания холодных масс воздуха при ночной инверсии температур — пологом крон. Вследствие этого пыль (что подсчитано в районе Чернобыля) надолго сохраняется на листьях (особенно на хвое), а затем опадает в подстилку или перетекает с дождевыми каплями на ветви и стволы и в конечном итоге остается во внутреннем пространстве леса как внутри большой губки. Постоянство внутрилесной массы воздуха поддерживается в основном именно собственно лесными факторами — это кислород и углекислота, которых на 1 га смешанного леса за сутки производится соответственно 200 и 250 кг или более 35 м³ воздуха.

Углекислота образуется при дыхании и листьев, и почвы. В профиле леса днем ее содержания более неравномерно, чем ночью (рис. 6). Общая же концентрация остается постоянной, так как при ее повышении более чем на 3 % интенсивность фотосинтеза падает почти до нуля, а далее листья способны за сутки поглотить 1/4 CO_2 из столба воздуха высотой до 50 м. Так что здесь работает своеобразный фитогаомеостат местной и биокосной воздушной массы.

Повышенное содержание CO_2 , а также значения относительной влажности воздуха создают в лесном воздухе дополнительный парниковый эффект, способствующий ровному росту и деревьев, и особенно их подроста. Так лес сам создает режим самоподдержания, близкий к тому, который был создан им при завоевании суши еще в конце палеозоя.

Все сказанное само собою приводит к нескольким общим правилам нашего соживания с лесом: необходимо сохранять весь набор ярусов и жизненных форм деревьев, только тогда лесной массив сможет сам поддерживать свой гидротермический режим. Для этого, однако, необходимы и его достаточные собственные размеры. Как показано В. Н. Сукачевым и его сотрудниками, протяженность цельного леса от опушки до опушки (даже от просеки до просеки) должна быть не менее 1 км, а желательно больше*.

Необходимы особые меры по сохранению буферных зон леса: опушек с их кустарниковыми шлейфами, поверхности крон без суховершинных деревьев и потоков почвенных вод без опускания их уровня и уменьшения скоростей ее обмена. Межлесные пространства в лесной зоне не должны иметь протяженность (от опушки до опушки) более 0,5 км, в крайнем случае 0,8 км; общая лесистость в лесной зоне должна быть около 60 %, желательно 80 и никак не ниже 30 %.

* Ширина лесозащитных полос обычно измеряется парой десятков метров, но в лесной зоне она лишь дополнение к лесным массивам, а сеть их густа. Сами же они требуют постоянных трудозатрат на их поддержание в должной форме.

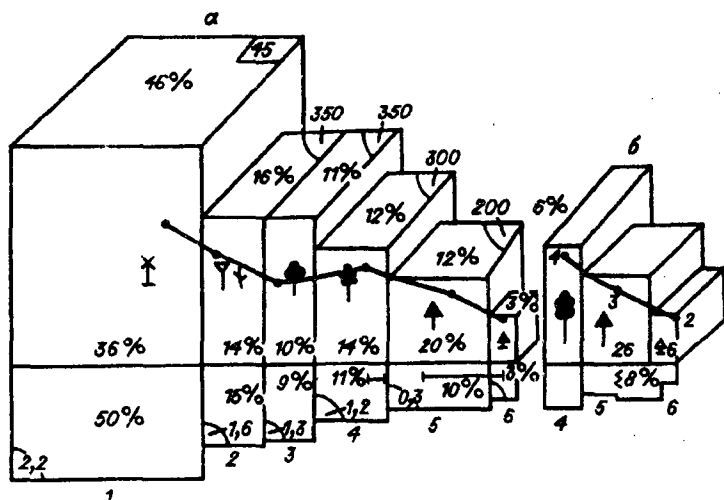


Рис. 7. Основные биомассовые и продукционные показатели главных типов лесов.

a — в мире; *б* — в России. Леса: 1 — тропические, 2 — субтропические листопадные, 3 — субтропические вечнозеленые, 4 — широколиственные, 5 — южная и средняя тайга, 6 — северная тайга. Кривые — соотношения Р/В.

Учитывая интенсивную постоянную связь леса с водой, он требует и особых мер охраны в местах питания и протекания рек. Преступность нарушения единства вод и леса понималась давно, уже на уровне доисторических хозяйственных табу, а в истории лесной Европы документально с 1215 г., когда Людовик VI издал декрет «о водах и лесах» (заметим — тех и других вместе). Петр I за повреждение лесов у самых рек указом установил — рубить голову, а за порчу отдаленных лесов полагалось рубить руки.

КАКИЕ БЫВАЮТ ЛЕСА НА СВЕТЕ И КАКОВА ИХ ДОЛЯ

Как мы уже знаем, общая площадь всех лесов 40 млн км², т. е. 1/3 площади суши, что, однако, уже почти в 2 раза меньше, чем в те времена, когда человек появился на Земле с «огнем Прометея в руках».

Тропические и субтропические леса. Более трети этого пространства приходится на муссонно-влажные тропические леса. С учетом их выдающейся высоты можно сказать, что на них приходится более половины воздушного объема, контролируемого всеми лесами на земле. Того же порядка величины характеризуют и их вклад в общую лесную биомассу и продукцию. Отмечается также их относительно высокий показатель оборачиваемости фитомассы (Р/В). Показатели же, связанные с развитием почвообразовательных процессов, наоборот, минимальны (рис. 7).

Субтропические леса сезонно- и вечнозеленые по всем упомянутым объемам приближаются к 25 %. Однако кислорода они производят меньше не на 25, а уже на 35 %. В то же время первые из этих

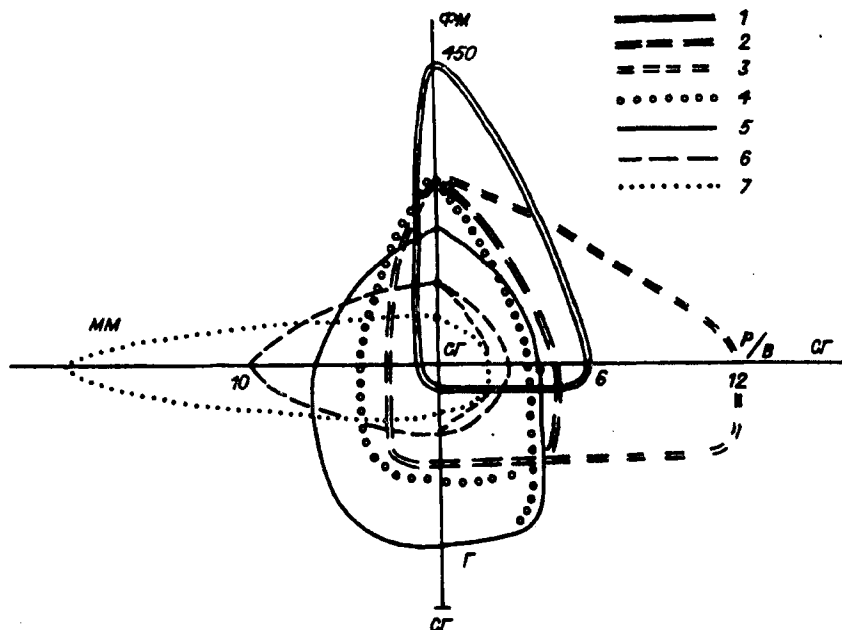


Рис. 8. Соотношения совокупностей основных показателей разных типов лесов мира.

ФМ — фитомасса; Р/В — соотношение продуктивности к биомассе; ММ — накопление мортотомассы, накопление гумуса в почве; Г — в тундре в 3 раза больше; ГГ — по горизонтали в степях в 5 раз больше; ГГ — по вертикали — в 2 раза больше. 1 — влажные тропические леса; 2 — летнелистопадные тропические; 3 — то же для Р/В средней для деревьев и трав; 4 — субтропические вечнозеленые леса; 5 — широколиственные леса умеренного пояса; 6 — тайга, 7 — северная тайга.

редкостойных лесов, в которых деревья стоят друг от друга часто на расстоянии пяти их ростов, т. е. около 50 м, при учете оборачиваемости мощного травостоя, отличаются более энергичным (правда, сезонно-импульсивным) круговоротом веществ, а главное (именно в связи с только что сказанным) — заметным накоплением гумуса в их почвах. Это есть уже приближение лесов к саваннам (рис. 8).

Леса умеренного пояса в целом, составляющие после тропических лесов четверть общей совокупности, приходятся на леса умеренной зоны, т. е. леса, связанные в большей своей части с западным воздушным переносом влаги.

Между тем различия внутри этого блока велики, что особенно выражено в лесах нашей страны. Синтез кислорода в местных лиственных лесах заметно меньше, чем в лиственных субтропических, в средней тайге даже в 2, а в северной почти в 4 раза. При доле от мировой площади лесов в 16 % в бывшем СССР производилось лишь 8 % ежегодной продукции всех лесов*. Зато все они отличаются большим, чем у рассмотренных выше лесов накоплением подстилки, что означает приближение биогеосистем северной тайги к системам

* На территории бывшего СССР растет более 570 видов деревьев, свыше 1050 видов кустарников и 53 вида лиан. За последние 250 лет акклиматизировано свыше 2000 видов деревьев и кустарников. Для сравнения в амазонской сельве Бразилии выявлено 4,5 тыс. видов только одних деревьев.

лесотундры и тундры, а вот широколиственных лесов через гумусонакопление — к степям.

Для России из всего этого мы должны сделать такие выводы: на севере степной и на юге таежной зон всюду, где возможно, следует способствовать распространению широколиственных пород; на севере средней тайги не допускать техногенного уменьшения дренажа и начала заболачивания, при которых лес приобретает облик северной тайги.

Секторальные различия четко выражены на нашем широтновытянутом континенте вдоль по постепенно иссякающей к востоку реке западного воздушного переноса. Если в европейской части нашей страны продуктивность северной тайги по сравнению со средней меньше на 40 %, то та же тайга в Средней Сибири в этом отношении ослаблена уже вдвое, а в восточной и более того. Это связано с тремя причинами: иссяканием влагопереноса с 600 до 400 мм, а дальше и до 200 мм осадков в год; кроме того, с укорачиванием вегетационного периода с 200 до 70—80 дней и, наконец, многовековой мерзлотой, продлевающей для работы корней зиму и ослабляющей проточность водного режима местных почв. Исходя из этого очевидно, что леса в континентальных секторах Сибири, имеющие пониженный потенциал возобновления и самоподдержания внутренних режимов, должны подвергаться только очень щадящему воздействию при сохранении именно коренных древесных пород. Несоблюдение этого, например, при широком зарастании хвойных выработок березняком, может привести и к резкому ухудшению условий жизни людей, так как показатель саморегулирования водообмена лесами в Западной Сибири на широте Перми такой же, как и в европейской части в районе Воркуты.

Два слова о ценнейшем для наших лесов западном муссонном секторе на Дальнем Востоке, который существует уже минимум с третичного периода. Именно с помощью муссонов наши трансконтинентальные леса издавна смыкались с муссонно-пассатными лесами Юго-Восточной Азии, и ныне наиболее процветающими. Именно муссонный сектор служил проводником в наши достаточно высокие широты (к тому же отделенные от теплых миров стенами альпийской складчатости) представителей притропической биоты. Отметим, что леса Европы такого «моста» не имеют (см. рис. 1). Это значит, что восточный океанический сектор лесов должен особо оберегаться в заповедных режимах, как рассчитанный на века рассадник особых видов, в том числе и для западного морского сектора отечественного зеленого шатра.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ГОРИЗОНТЫ ЛЕСА, ПОПУЛЯЦИОННО-ТРОФИЧЕСКИЕ И ПОЧВООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЛЕСУ

Здесь, опираясь на общий вид соответствующей весьма емкой биогеоценотической модели, будем в основном иметь в виду смешанные леса подзоны южной тайги и потому, что она сочетает в себе черты многих видов, и потому, что она протягивается вдоль всей средней линии нашего отечества, но главное потому, что именно по ней и прошел свой главный исторический путь и свою трудовую колумбиа-

ду XII—XV веков и благой, и грешный русский народ. Вся биомасса леса, будучи спрессованной, образует на 1 га всего лишь дощатый пол в 5,2 см толщиной, в то время как объем леса как многоярусной конструкции природы в 315 раз больше. Этот пример В. В. Плотникова [1979] показывает, насколько важна «этажерка» леса.

ГОРИЗОНТ НАДЛЕСНОГО ВОЗДУХА

Он имеет мощность около 50 м и был нами подробно охарактеризован несколькими страницами выше. Здесь же обратим внимание на его нижнюю часть, напоенную не только парами, но и фитонцидными ароматами, выдыхаемыми кронами, а временами наполняемую пылью деревьев, иногда поднимаемой восходящими токами до 2000 м. Несомненно, здесь много и животного аэропланктона и нектона, так как именно здесь насекомые, обитающие в кронах, могут легко расселиться на большие расстояния. Но этот аэропланктон изучен очень слабо, хотя он очень важен для возобновления всей лесной биоты. Видимо, для наземных исследований это слишком высоко, а для аэроисследователей — слишком низко.

Нейстонная прослойка сгущения жизни на грани раздела воздуха и поверхности крон по тем же причинам изучена мало, но она отмечена пеленой паутины пауков, отлавливающих аэропланктон. Но главное в ином.

Генеративные органы деревьев — главное в этой прослойке. Вообразим, читатель, на дальнем хребте розовые клубы крон цветущего кавказского каштанового леса. Поспешим войти под этот райский полог и ничего, кроме зеленой мглы, не увидим. Соцветия только по открытым частям крон, как ажурная кайма всего полога. То же, конечно, касается и плодов каштана. Впрочем, уже с детского сада мы знаем, что у елочки шишечки на макушечке, — там, куда идет напор всех соков ствола, где наибольшая часть ростовых тканей, где более всего света. Заметим, что особыми искусными рубками осветления можно увеличивать число плодов и количество семян в них и даже их всхожесть.

В возрасте так называемой возмужалости, с началом замедления прироста стволов (для пихты 60 лет, для дуба — 90, а вот для березы всего 15—20 лет), все силы деревьев направляются на семена и их образуется от десятков до сотен килограммов на гектар в год (у кедра, дуба и бука до нескольких тонн). Это означает, что на каждом гектаре в один год смогут образоваться сотни тысяч и даже миллионы новых потенциальных деревьев, когда взрослых растёт здесь всего 500—1000. Однако деревья набираются силы для плодоношения раз в несколько лет: сосны в 4 года, а дуб в 6—7, но не просто покоряясь диктату климатических условий года, но и проявляя, так сказать, собственную волю. Интересно, что на ухудшение условий роста, оказавшись близки к гибели, они часто отвечают как раз взрывом плодоношения, как бы завещанием потомкам, так что здесь, в леснейстоне, где концентрируется информация и о прошлом, и о будущем, проходит как бы временная регуляторная струна лесного биогеоценоза.

В эту регуляцию включаются и консументы лесоплейстона как потребители труднодоступного, но чрезвычайно калорийного корма.



Рис. 9. Тропическая нектарница, питающаяся нектаром и пыльцой тропических цветов, а заодно и насекомыми, оказывающимися на них.

Плодоядные насекомые — карпофаги способны преодолевать механическую и смолозащиту семян и даже жить внутри них (например, личинки жуков долгоносиков — смолевки и желудового, гусеницы бабочек некоторых огневков и пядениц, а также и лиственничной мухи — в шишках). Защитная система самого плода или семени защищает насекомых-карпофагов от паразитов и хищников (энтомофагов), поэтому в урожайный год они могут давать неконтролируемые вспышки массового размножения.

В этой ситуации деревья могут оказаться без очередного потомства, а карпофаги через обжорство погубить и собственное потомство голодом. Выход находится биогеоценотический — за счет игры диапауз. Карпофаги, уходя на зимовку в подстилку еще перед окукливанием, впадают на несколько лет в диапаузу* с остановкой развития и самоподавлением обмена. Так наступает «великий пост» во спасение и едока, и поедаемой жертвы. За период преднамеренного временного «ухода карпофагов из жизни» деревья могут, отдыхая от пресса, подготовить новую генерацию семян, в то же время обеспечить новую пищу карпофагам после их длительной диапаузы. Но и деревья имеют возможность подобным же путем уйти от этой судьбы и как бы провести карпофагов. После напасти последних часто наблюдается отлив питательных веществ из плодущих побегов и наступление бесплодия на несколько лет, т. е. своего рода генеративной диапаузы, видимо, в расчете на ограниченность диапаузы у карпофагов. В итоге с взаимоиндуцированными перерывами в большом отрезке времени

* Диапауза широко распространена у насекомых и для защиты от вымерзания, но наступает не от холода, а от косвенного сигнала его приближения в виде сокращения длины дня. Только при обратной ситуации, а не просто вследствие подъема температуры, она и снижается. У млекопитающих есть диапауза эмбрионов до конца кормления самкой детенышей предыдущего потомства.



Рис. 10. Абиссинская гвеча, длинными прыжками как бы перелетающая с одной вершины дерева субтропического леса на другую.

выживают и те, и другие. Эта игра взаимодействующих волн жизни отзывается и на семейных животных леса.

Птицы и звери лесонейстона представлены в тропиках* плотоядными голубями и близкими к синицам крохотными длинноклювыми цветососами и нектарницами, питающимися не только цветками, но и массой их насекомых-опылителей (рис. 9). Особенно характерны некоторые обезьяны, отличающиеся длинными, подчас парашютирующими, хвостами и особо цепкими руками, утратившими большие пальцы (рис. 10).

Значение плодов для жизни птиц и зверей в тайге еще больше в связи с сезонными аспектами природы. Если цветение и опыление идет в начале лета, когда лес, как говорят лесоводы, «сквозист», то созревание плодов наступает среди густолистья. Уже поэтому плоды остаются на ветвях на зиму до весны. Их разлет идет с помощью пропеллерных и парусных летучек (рис. 11). Но и здесь разлет в общем не велик, что может обуславливать куртинность роста разных пород в лесу. У ясеня 50 % семян улетает всего на 5 м, а совсем мало — на 25 м. У сосны соответственно 36 и 125 м, а у ели 25 и 150 м. Береза же, быстро заполняющая собою и прогалины, и вырубки, легко расселяется в лесу в основном на 150—200 м и более. В самом начале весны есть и еще один фактор облегчения расселения — скольжение по льдистому насту**.

* Под густой тенью крон тропических деревьев буквально процветает царство так называемой каулифлории, когда цветки и плоды развиваются непосредственно на стволах деревьев. Типичная каулифлория характерна для хлебного дерева, некоторых видов фикусов, кофейного дерева, хурмы, какао. Кстати, есть аналогичное явление и в умеренном поясе. Так, в частности, типичная каулифлория у хорошо известной облепихи, волчьего лыка.

** Эту пору летописец русской природы Михаил Михайлович Пришвин называл весной света (предваряющей в европейской части России весны воды и травы), когда среди облачного покрова появляются небесные разводы. Снег днем сверху подтаивает, а вечером подмерзает, встречая следующее утро алмазным сверканием льдистого наста.

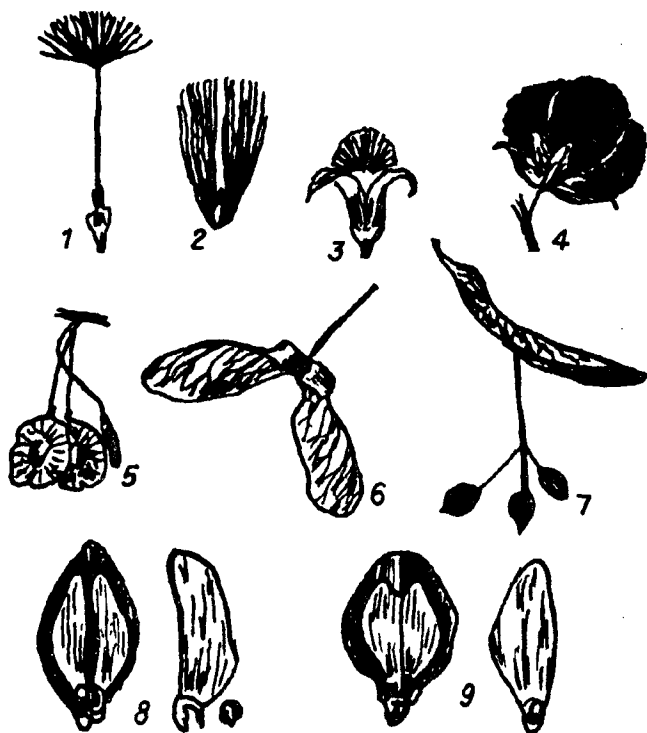


Рис. 11. Летающие семена и плоды

Летучки: 1 — одуванчика, 2 — пушицы, 3 — осины; 4 — волоски на семенах хлопчатника; 5 — крылатка вяза; 6 — крылатка клена; 7 — крыло (прицветный лист) липы; 8, 9 — крылатые семена хвойных.

Если бы не этот запас легкодоступных питательных семян, то зимняя жизнь в лесу была бы почти невозможна. Реализуется же она лишь благодаря казавшейся нам избыточной щедрости семяпроизводства деревьев.

Об энергетической ценности семян красноречиво свидетельствуют клесты, решающиеся выкармливать своих птенцов среди зимы, но при наличии созревших шишек. В поисках мест их обилия они совершают дальние перелеты. К сожалению, для клестов их работа по вылушиванию семян из шишек оказывается не такой уж совершенной. Около $1/5$ шишек, лишь полуопустошенных, они роняют в снег, к счастью для обитателей поверхности — грызунов-полевок, кормящихся за счет образующейся из-за неряшества клестов (а без этого им недоступной) так называемой кислой шишки. Она, правда, уже не даст проростков, а вот семена, запасаемые в укромных местах на земле сойками и кедровками, прорастают и дают до 2—3 тыс. стволиков кедровки на 1 га. Это происходит потому, что кедровка находит и потребляет зимой лишь $1/3$ своих запасов. К этим птицам присоединяется дятел, создающий специальные кузницы для разделки шишек. Переходят к поеданию семян и такие птички, как чижи,



Рис. 12. Места зарывания рябчиков в снег после их вылета.

Видны кучки помета.

ткачики и другие, а стволообитающая синица — поползень — делает и запасы семян в щелях. В общем птицы пускают в оборот около 60 % семян.

Остающегося хватает для белок и им подобных, создающих большие запасы пищи на ветвях и на земле*. Белка летяга и бурундук отличаются, как и уже упоминавшиеся обезьяны, хорошо рулящими хвостами и сильно изогнутыми, чрезвычайно цепкими когтями. Характерны движения телом вверх-вниз для прицеливания путем взятия параллакса расстояния и очень длинные вибриссы на мордочке, позволяющие уже в полете заранее ощутить приближение ветки. Запасами белка пользуется, когда не очень холодно. В мороз она впадает в своем шарообразном гнезде в сон. Сони же и летяги спят всю зиму, лишь временами просыпаясь для поедания своих запасов в гнезде. Их запасы часто в несколько раз больше необходимого. Именно сон, а не спячка, при использовании калорийных кормов позволяет пережить зиму. Здесь это настолько насущно, что в длительный сон впадают даже птицы. Тетерева и рябчики, наевшись шишек можжевельника и ягод рябины, выбирают поляну с глубокими сугробами (так как в лесу много снега остается в кронах) и с веток бухаются в снег целыми стайками. Если к одной из птиц подкрадывается лиса, то происходит то, что дай Бог увидеть читателю (оказавшись на ее месте) — взрывы сверкающего сугроба и взлет вверх ярких больших птиц. В снегу птицы находятся до 30—40 ч и оставляют большие кучи помета, и переварив все, отправляются вновь на не очень долгую кормежку (рис. 12).

Колебания численности названных и других зверей идут вслед за колебанием урожая шишек и зависят от поражения последних насекомыми. Белка впадать в диапаузу не может, но отличается массовыми и дальними выселениями из временно неурожайных районов или в

* Дятлы находят сук, где можно легко зажать шишку, и разбивают ее, поедая и личинок карпофагов, и семена, если они там обнаруживаются (рис. 13). При промысле кедрового ореха из нор бурундуков в старые времена брали только меньшую часть.



Рис. 13. Недогрызенная и брошенная белкой шишка, претерпевшая далее вылущивание семян синицами.

способные перебираться с дерева на дерево по ветвям, но все же с трудом настигающие добычу. Они оказываются, конечно, так называемыми слабыми хищниками, могущими энергетически выгодно охотиться лишь при большой плотности экземпляров добычи. Свидетельство этому — они много промышляют на земле и около 50 % содержимого их желудков составляют растительные корма. У соболя корм — те же кедровые орешки, при недостатке которых, как и животной добычи, он совершает дальние выселения, главным образом, молодых особей, что приводит к снижению эффективного размножения в центральных частях популяций. В общем образуется трофическая сеть, начинающаяся от шишки и идущая через взаимоиндуцирующиеся колебания численности разных консументов от долгоносика до соболя. Все это время — яркий пример формозовской биогеоценотической плеяды, связанной с лесонейстоном. Трудно здесь рассказать о всех хитростях, премудростях и прелестях жизни соответствующих животных леса и мы настоятельно рекомендуем читателям хотя бы взглянуть на точнейшие и полные жизни рисунки об этом в замечательной книге А. Н. Формозова «Звери, птицы и их взаимосвязь со средой обитания» [1976].

ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИЙ ГОРИЗОНТ КРОН И ДРЕВОСТОЯ

Верхний ярус выполняет более 90 % фитопродукционной работы всего леса. Суммарная поверхность листьев у всех лесов, включая тропические, около 8 га на 1 га поверхности почвы. С ростом леса она быстро увеличивается, достигая предела в первой четверти жизни деревьев, далее меняясь так, как это показано на рис. 14.

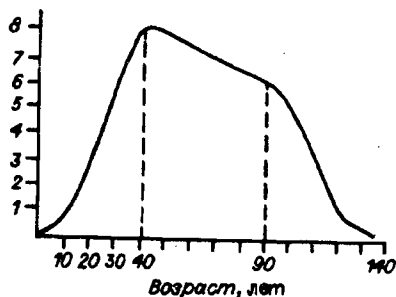


Рис. 14. Изменение кратности площади поверхности земли, занятой древостоем, и суммарной площади его листьев за 140-летний период.

По горизонтали — года, по вертикали — кратность площадей.

Лист и крона. Листья в кроне могут быть во много слоев, мешая друг другу. Между тем они достигают некоего компромисса, образуя слоисто построенную крону. Верхние листья могут испытывать избыток света. Они светлее, меньше, тоньше и их веточки торчат или опущены, следуя углам роста ветвей во всех известных вариантах лиственных и разных хвойных пород (рис. 15). Они пропускают лишний для них свет внутрь кроны. Нормальный лист около 10 % световой энергии отражает, 80 — усваивает (используя из нее 1—2 %) и около 10 % пропускает. Более всего отбрасываются синие и инфракрасные лучи, отчего кроны издали голубоваты. Больше всего они пропускают красные, отчего внутри крон начинает царить красновато-зеленый полумрак, фотосинтетически наименее активный.

В световой мгле развиваются теневые (с опусканием все более теневые) листья, во всем противоположные световым. Они могут синтезировать при все меньшем ФАР, но и максимум фотосинтеза у них меньше. Это как бы «листья терпения». Но терпению приходит конец. Десятый лист под первым листом будет получать в отличие от второго не 10 %, а 0,1 % падающей на кроны радиации (у некоторых пород такая судьба постигает уже 4-й лист). Он еще синтезирует, но и дышит, тратя всю получаемую энергию на дыхание. Он едва живет, не принося дереву ничего, находясь в так называемом компенсаторном состоянии. Но он же и последняя надежда дерева, которая мелькает уже давно при зеленом шуме ветвей на ветру*. Сгибаясь, они пропускают в глубь кроны вспышки света и компенсаторные листья пьют их глубокими, но короткими глотками. Но вот сломалась соседняя ветка того же дерева, а свет не минует крону, его перехватывают «листья терпения» и «надежды». Упало соседнее дерево и весь его свет схватывается ими же, но скоро заменяемыми в этом случае световыми. В общем, компенсаторные листья — это листья резерва и рачительного отлавливания света всем пологом. Как мы увидим чуть ниже, они резерв и для консументов.

Формирование кроны. Глубже компенсаторных листьев в кроне листья отмирают. И вот внутри кроны, даже вблизи вершины, листьев нет, особенно у кипарисов. Плотная зелень их сигаровидной кроны — это только кисточки на самых концах веточек. Тем же объясняется и облакообразность деревьев в нашем лесу с клубовидными очертаниями вверху и резкой срезанностью внизу, а также и зонтиковидность кроны (см. рис. 15).

По мере роста деревьев леса вверх компенсаторные листья на нижних ветвях опадают, а сами ветви усыхают. Если рост идет без затруднений, то эти ветки опадают скоро и лес, как говорят, характеризуется хорошим о ч и щ е н и е м. Это имеет два существенных следствия: подстилка, где возникает гумус, пополняется опадом, что способствует росту деревьев; уменьшаются помехи в формировании видоспецифических крон деревьев. Знаменательно, что в ответ на са-

* Это торжествующая игра двух стихий звучит в шуме леса вагнеровского «Тангейзера».

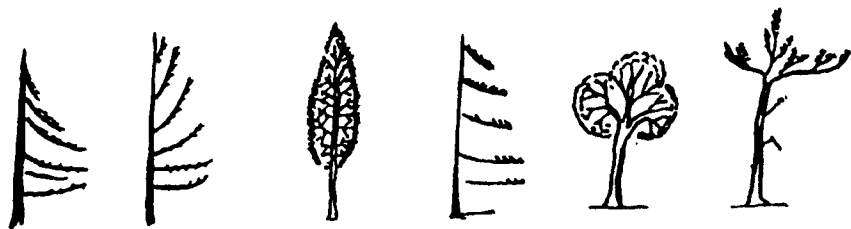


Рис. 15. Формирование крон деревьев в потоке света.

Пояснения в тексте.

мое слабое радиационное (а, видимо, и химическое) поражение лес отвечает ухудшением очищения [Криволуцкий, 1990].

Необходимо отметить, что световой минимум — явление динамичное и зависит от разных причин, в том числе и от возрастного состояния растения. Давно известно, что молодые деревца под пологом материнского леса более теневыносливы, чем их родители. Это частично может быть объяснено увеличением концентрации CO_2 в припочвенном слое воздуха практически в 2,5 раза (0,08 % против 0,03 % в окружающей среде), хотя бы за счет того, что интенсивно дышит почва, почвенные микроорганизмы, следовательно, увеличивается и интенсивность фотосинтеза. Теневые листья обладают более слабым дыханием, чем световые, а это значит, что и компенсаторная точка у них проявляется при более слабом освещении. У теневых растений, например, у крапивы двудомной, компенсаторная точка лежит в пределах $1/150$ — $1/175$ от полного освещения, а у такого предельно теневого растения, как аспидистра — даже порядка $1/330$. Поэтому для светолюбивых растений оборачивается целой трагедией даже слабое увеличение затенения. Они просто-напросто не могут увеличить концентрацию хлорофилла, чтобы увеличить поглотельную способность кванта света. Вот и получается, что у большинства растений этой группы компенсаторная точка наступает уже при $1/13$ — $1/75$ от полного освещения и как результат этого — интенсивный сучкопад внутри кроны как попытка снизить затенение. Не случайно, что у светолюбивых пород кроны ажурные, слабо облиственные, а у теневыносливых — загущенные, плотные. Как отмечает Т. К. Горышина [1978], у ели, пихты густое охвоевание связано с тем, что хвоя сохраняется в глубине кроны, у основания 10—12-летних ветвей, а у светолюбивой сосны — только на хорошо освещенных концевых ветвях 2—4-летнего возраста.

Крона, полог, древостой и рубки ухода. В лесах с преобладанием одной породы, конечно, не всем деревьям удастся расти и формировать крону одинаково успешно. Ведь с самого начала семена оказываются в разных условиях: одно семя попадает в землю, другое на камень, третье в воду. Часть из них обречены, но могут очень долго (особенно на бедных и заболоченных почвах, где

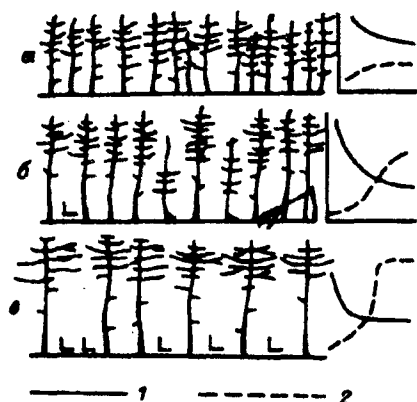


Рис. 16. Слабая дифференциация деревьев в плохих условиях произрастания.
а — дифференциация при благоприятных условиях года; б — действие рубок осветления, направленных на расширение крон деревьев; в — изменение характера кроны после рубок осветления. 1 — тенденция изменения темпов изреживания; 2 — то же темпов роста.

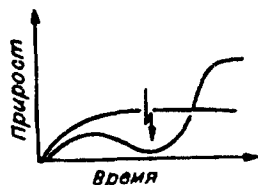


Рис. 17. Действие рубок ухода по господствующей группе деревьев, приводящих к усилению общего прироста за счет угнетенных до рубки деревьев.

всем одинаково плохо и отбор идет вяло) тормозить рост тех, кому повезло (рис. 16). Есть хирургия лесоводства, помогающая вырасти лесу. Это, в первую очередь, так называемые низовые рубки ухода, формирующие лес высоким, и далее верховые, создающие ширококронность. Выпадение, да и вырубка отдельных деревьев не только дает свободу оставшимся, но и создает возможность вселения иных пород. Об этом хорошо говорит опыт рубок осветления (сильного прореживания), когда световым раскрепощением успешно пользуются не господствовавшие до того экземпляры, а как раз полуугнетенные, сообщающие всему лесу дополнительный прирост (рис. 17). При этом естественное изреживание за счет взаимодавления деревьев идет куда медленнее и это дает возможность воспользоваться этим эффектом новым породам. Так начинает складываться смешанный лес.

Смешанный лес, особенно с участием широколиственных пород, обладающих разветвляющимися вторичными стволами и произвольно изгибающимися ветвями, формирует наиболее плотный, эффективный и биопродукционный полог, в котором, заметим, всем породам достаточно хорошо. И вот тому пример со светолюбивой лиственницей и с тенелюбивой елью. При 100%-й освещенности первая дает 100 % возможного для нее прироста, а вторая — только 20 %, в сумме 120 %. При 50 %-й освещенности соответственно 16 и 17 % = 33 %, а вот при 70 %-й — 67 и 80 %, т. е. 147 % — для леса в целом более всего!

Неэнергетические взаимодействия крон также включены в конкуренцию за свет. Они связаны с действием летучих метаболитов — фитонцидов, которые обладают не только бактерицидным, фунгицидным действием, но и могут играть роль во взаимоотношениях орга-

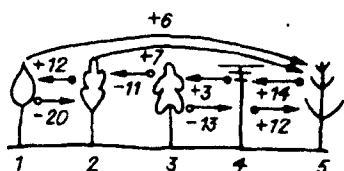


Рис. 18. Положительные и отрицательные взаимодействия лесных пород по условным показателям изменения прироста.

1 — липа; 2 — дуб; 3 — береза; 4 — сосна; 5 — лиственница.

низмов в биоценозах и подавлять развитие конкурирующих форм. Фитонциды выделяются в окружающую среду как здоровыми, так и поврежденными растениями, причем при повреждении их выделение сильно возрастает. Количество выделяемых в воздух фитонцидов весьма значительно. Так, было подсчитано, что с 1 га лиственного леса в сутки выделяется до 2 кг летучих органических веществ, с 1 га хвойного — до 5 кг, а можжевельного — до 30 кг. Есть и своего рода рекордсмены: так, если к кроне ясенца кавказского, называемого в народе неопалимой купиной, поднести зажженную спичку в достаточно жаркий безветренный день, то можно увидеть «бегущее» пламя (это горят его летучие метаболиты). Химический состав летучих выделений высших растений изучен пока мало. Часто они многокомпонентны, причем многие фитонциды быстро образуются при повреждении растительных тканей, а не находятся в них в готовом виде. Фитонцидными свойствами обладают различные фенолы, терпеноиды, алкалоиды и др. Однако воздействуют они не только как ингибиторы, но и как стимуляторы, причем с разным знаком при разной концентрации, что уже предполагает возможность системы не только взаимострадания (аллелопатия) но в то же время и взаимоподдержки. И вот тому примеры измерений, проведенных в лаборатории А. М. Гродзинского (рис. 18). Мы видим, что «царь» смешанных широколиственных лесов дуб, так сказать, добр ко многим породам, несмотря на неблагодарность некоторых. И взаимостимулируются, и хорошо произрастают (что известно особенно в суровых районах Сибири) лиственница и сосна. Они относительно благожелательны и к березе, а вот она, легко по ветру рассеявшаяся, как мы знаем, на прогалины не пускает с помощью фитонцидов эти «добрые» породы.

Действие листьев как продуцентов фитонцидов на этом не кончается, а продолжается еще и после их гибели и опадения. С началом их разложения бактериями вскрываются их оболочки и выпускаются биологически активные вещества, дотоле из листьев выхода не имевшие, и, видимо, отлагавшиеся внутри них именно для этого момента. Эти вновь появляющиеся вещества носят название *магасмов* (лат. *magasmos* — расслабляюсь) и способны образовать уже в подстилке вокруг дерева одной породы как бы магический круг, в котором прорастание семян большинства других пород биохимически исключается. Аллелопатические взаимодействия существуют и внутри одного вида: обнаружено ингибирующее действие опада кедра на кедровый подрост, причем с возрастом насаждения токсическое действие опада на жизнедеятельность корней подроста усиливается.

Неполносмешанный лес состоит из куртин разных пород, между которыми, как между колоннами стрелков разных армий, фитонцидные перепалки очень сильные и острые. Во вполне же смешанном ле-

су породы перемешаны поствольно и в этом случае перестрелка, перестав быть залповой, делается не столь губительной и может даже сменяться как бы братанием на уровне взаимодействия отдельных индивидов. Напомним, что недавно были зарегистрированы и сигнальные летучие вещества, в том числе и взаимопредупреждения, а также, что М. М. Пришвиным была давно высказана поэтическая гипотеза взаимообобщения деревьев запахами.

Значение для крон особых взаимодействий корней. Естественно, что подобные взаимодействия возникают и в следующей, после крон, разветвленной и физиологически активной сети деревьев — в корнях, кончики которых выделяют колины — водорастворимые метаболиты с тем же эффектом действия, как и у фитонцидов. Разница состоит в том, что эти вещества могут легко всасываться от корня в корень, при этом используя пленочные и капиллярные воды почвы. Все эти корневые взаимодействия относятся к сфере аллелопатии. Они касаются как стимулирующего, так и тормозящего действия метаболитов одних растений на рост и развитие других. Так, корневые выделения ели и осины взаимно стимулируют рост и развитие. А на прорастающую сосну угнетающе действует травянистая растительность.

Следует отметить, что многие ризогенные вещества имеют не только ингибиторное и стимуляционное, но и прямо трофическое действие. Так, даже подсчитывалось, что влажно-тропический лес на его до крайности бедных почвах может довольно долго прожить за счет корневого взаимоподкармливания его деревьев, в том числе за счет фосфорсодержащих веществ их выделений. И это распространено широко. Выясняется, что и в наших лесах не менее трети корней разных деревьев одной породы при их высоких регенерационных возможностях оказываются сросшимися друг с другом. Приведем высказывание В. В. Плотникова [1979] в чрезвычайно интересной и своеобразной книге последнего о лесе «Эволюция структуры растительных сообществ» о том, что, образно говоря, многие корни как бы забывают, какому именно индивидууму они принадлежат. Видимо, это дает возможность даже пням отращивать корневую поросль.

Таким образом, не исключено, что популяция деревьев одного вида в одном биогеоценозе — это образование колониального типа с общей трофической системой подобно кишечнорастворимым кораллового рифа. При этом, однако, с одним кардинальным различием: если в лесу это результат срастания протянутых друг другу рук (или, если читатель сторонник точности, то можно сказать — ног — особей с разной индивидуальной генетической основой), то в рифах это результат нерасхождения, в прошлом возможно и мучительного, при бесполом размножении индивидуальной генетической основы.

Естественно, что в сети такой популяционно-организменной системы одного вида могут селиться и создавать свои системы только определенные породы, особенно после исчерпания ими видоспецифических для них ресурсов роста в почве (и с наступлением некоторых форм почвоутомления). Так, а судя по всему — и с помощью межвидовых корневых взаимообменов — могут создаваться на базе первично однородного смешанные леса.

Известно, что дуб, как говорят лесоводы, любит расти с непокрытой головой (вследствие чего вокруг его вершины проводится прочистка), но в шубе, в том числе из приземистых и, как мы отмечали, на уровне крон враждебных ему лип. Установлено, что корни их срastaются, вследствие чего, как известно, позднераспускающийся царь лесов дуб влажной весной пользуется идущими и через корни незримыми подаяниями липы, а летом, купаясь в солнечных лучах, сам одаривает ее фосфорсодержащими соединениями, как бы путем прямого и обратного, но регулярного «кровопереливания».

Самовозобновление подроста и созревание древостоя. Оно наиболее зримо идет за счет корневой поросли, а исподволь за счет семенного прорастания.

Вегетативное размножение. На спиливание большинство деревьев отвечает ростом из адвентивных почек на них (лат. *adventicus* — пришлый, внешний). Этот порослевый напор бывает даже трудно остановить. Показателен прием подавления осины. За год-два до спиливания ее по коре кольцуют, на что она сразу отвечает массовой адвенцией вегетативного размножения отпрысков. Однако они вскоре гибнут из-за сильного затенения породившими их деревьями. Только после этого уже можно рубить без всякой опаски нового воскрешения через отпрыски.

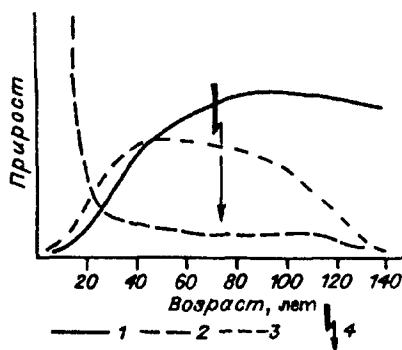
Подобная поросль в лесах и на лесосеках может радовать глаз, но только неискушенного человека. Дело в том, что такие внешне молодые деревца растут и вообще живут вдвое меньше, чем выросшие из семян. Да и неудивительно, так как их возраст — это прибавка к возрасту породившего их дерева или пня, а сами они подросткообразные старики, сильно страдающие от различных болезней. Понятно, что никакой перетасовки генетического фонда популяции в отличие от семенного возобновления здесь не происходит. Корневая поросль, конечно, сохраняет за породой ее позиции, но в целом она скорее беда леса, в том числе и потому, что не в состоянии обеспечить хорошее осеменение.

Семенное возобновление в «ногах» у леса развивается в смягченных (почти внутриутробных) условиях его пространства. И действительно, юные сеянцы многих пород на вырубках быстро засыхают, но лес это не только мать, но и мачеха нового поколения. Несмотря на развитие у подроста листьев с пониженной компенсаторной точкой — света не хватает и рост их крайне замедлен. Деревца в два десятка сантиметров высотой оказываются многолетними старичками-гномами. Но совсем не такими как «адвентисты». Вот упало взрослое дерево и в образовавшемся окне гномик может ускоренно превратиться в Голиафа, закрывая своей кроной окно бесполезного для всего древостоя пропуска солнечной энергии.

Но не только в свете дело, а и в питательных веществах почвы, маломощный плодородный горизонт которой весь оккупирован корнями родительского поколения. Вот почему безрассудные попытки минеральной подкормки подроста с воздуха не только ничего не дали подросту, но даже вели к его гибели, так как от подкормки в росте прибавляли почти только одни старики, окончательно глушившие молодь. И, напротив, без всякой подкормки, но при экспериментальной

Рис. 19. Ход созревания леса по годам и время рациональной промышленной выруб-ки небольшого массива с переходом к лесо-возобновлению.

1 — прирост стволов; 2 — естественное изреживание стволов; 3 — ход олистения дерева; 4 — рациональ-ные рубки.



подрезке корней у стариков, под-рост уже на третий год по абсолют-ному темпу прироста начинал их обгонять, а на шестой год уже и со-кращать их рост.

Это достижимо и разумно пла-нируемыми рубками ухода, но оптимально идет при естественном ветровом вывале отдельных деревьев с корнями, так как при нем по-являются и свет, и не используемые теперь вследствие естественного покрова корней питательные вещества.

Семенное возобновление на открытых пространствах в природе происходит лишь на пожарищах, но теперь, конечно, срабатывает и на обширных лесосеках, однако не без перебоев, как мы увидим далее.

Особенно показательно дерево пожарищ — сосна. Если случайно остались или продуманно оставлены деревья-семенники, площадь мо-жет покрываться ковром проростков в количестве многих сотен тысяч экземпляров на 1 га, даже у дуба до 1000. К 20 годам количество подростов убывает в 12—15 раз. К 120 остается лишь 400—500 стволов на 1 га. Замечательно, что при таком количестве «павших» бойцов их строй, как и зеленый полог в течение всего периода роста остается сомкнутым и перехватывающим более 90 % света. Гибель взрослых деревьев создает условия для оптимального роста подро-ста как целого. Более того, не бесполезна и сама гибель. За 50 лет соседки дают опада 50 т/га, из которых 35 т/га поставляют погибшие деревца, в том числе и своими стволиками. У других пород сумма может достигать и 150 т/га. Это ведет к ускорению накопления подстилки и гумуса, обеспечивающих рост корней и стволов, оставшихся в живых, в том числе самых сильных, нуждающихся в подкормке на благо будуще-го всего леса. Так что кажущееся перепроизводство семян и пророст-ков — это не несовершенство видов, а совершенство механизма вос-становления и развития лесного биогеоценоза в системе круговорота веществ, а не только представление материала для отбора.

Такое положение не должно нас смущать, так как подобные алго-ритмы совершенствования мы обнаруживаем даже и внутри одного организма, где это никак невозможно называть варварством. Таковы гроздья поначалу эволюционно равноправных генеративных клеток, каждая из которых способна производить яйцеклетки, но далее в эво-люции эту привилегию сохраняют отдельные объединяющиеся клет-ки. Остальные же начинают продуцировать лишь желток, облепляю-щий яйцеклетки. Так впервые появляется яйцо как особый микро-косм зародыша, обеспечивающий великий экологический прогресс.

Созревание леса наиболее энергично идет до 25—40 лет (рис. 19). За это время происходит уменьшение числа стволов и рост в высоту оставшихся, а также рост массы листьев. К 60—70 годам, реже к 100, все эти процессы замедляются, а быстрые породы отстают и окончательно переходят во второй ярус крон. Завершается этот период ростом стволов в толщину. Вслед за тем число стволов первооснователей начинает особенно уменьшаться — в 10—15 раз по сравнению с 20-летним возрастом, после чего начинается интенсивный рост молодняка.

Далее возможно восстановление леса из новых поколений. Весь цикл занимает в наших условиях 120—140 лет, т. е. время жизни трех-четырех поколений людей — срок вполне исторический.

Использование древостоя. Естественные формы лесопользования складывались издавна в ходе жизни наших предков в лесах и сохраняются до сих пор. Во-первых, это **подневольно-выборочные рубки**, при которых без учета нужд и возможностей леса (его воли, как говорят лесоводы) срубались отдельные деревья, которые годились для той или иной хозяйственной надобности. Но нужно учитывать, что тогда человек действовал на лес не сильнее ветра. Образовывались одnodеревные разбросанные окна, в которых лес быстро регенерировал с помощью подкроновых семян. В представлении людей время в лесу почти не текло. Лес стоял таким, каким был вчера.

Во-вторых, может быть, исходя из такого представления при необходимости заготовок уже целых партий древесины, в том числе и на вывоз, человек стал вырубать (как говорят в лесоведении, приисковывать) рядом с подходящими деревьями целые делянки их собратьев, постоянно создавая окна, подобные изредка оставляемым уже не просто ветром, а бурей. Это **приисковые рубки**, ведущие к возникновению центров разрушения леса через дезинтеграцию его фитоклиматического поля. Вот тогда-то, а точнее в XIV—XV столетиях в центральных районах России и зародились **добровольно-выборочные рубки**, усовершенствовавшиеся при сооружении знаменитых тульских и других оборонительных засек, т. е. в ходе зеленого строительства с использованием сил самого леса при сохранении всех его самозащит и резервов. Эта система рубок, учитывающая интересы не только человека, но и его дома — леса, всегда нацелена только на отдельные деревья (или, в крайнем случае, микроделянки), причем такие, которые могут стимулировать подрост именно коренной породы. Эта система рубок и легла в основу концепции непрерывного лесопользования, разрабатывавшейся Г. Ф. Морозовым как общенациональная. Но, заметим, эта система была рассчитана на вывозок бревен по одному к дорогам лошадьми и вывоза тоже на лошадях малыми партиями. В этом виде она и поныне совершенствуется в Финляндии, Польше и в некоторых других странах*. Может быть именно потому, что они тре-

* Для обеспечения вывоза в Европе существуют фермы, выводящие специально тренируемые для этой работы породы тяжеловозов. Для вывоза (вернее, выноса) широчайшим образом используются вообще не трогающие земли воздушно-подвесные дороги.

буют высокой (хотя бы только наследственной) образованности не только лесничих, но и лесорубов.

Промышленные формы лесозексплуатации. Естественно, что поскольку система Г. Ф. Морозова соответствовала идеям повальной индустриализации, в лес двинулись «роты» лесоповала, механические и трелевочные тракторы, а лесничества в основном были перестроены в леспромхозы. На учение же Г. Ф. Морозова, как мы уже об этом говорили, ринулись спецгруппы будущих лысенковцев во главе с философом покорения природы Исаком Израилевичем Презентом, аромата леса, конечно, никогда не нюхавших. Начались так называемые сплошные лесосечные и концентрированные рубки с делянами до 2 км, а на практике и более. Правда, правила предусматривают и ряд любезностей лесу. Это рубки кулисами, ориентировка рукотворных опушек по господствующему ветру для разноса семян и оставление посередине отдельных деревьев-семенников и т. д. Однако безоглядное растрепывание целостности леса именно как биогеоценоза и в особенности его воздушной и почвенной составляющей делает все это не более важным, чем вентилятор у постели больного при отсутствии всего прочего (к этому мы еще вернемся).

Между тем ситуация почти стихийно ужесточается. Направление дорог, ориентация и форма лесосек все более определяются удобством для устаревающей техники, экономией горючего, а, главное, твердой убежденностью в том, что лесоповальщики в места лесосек никогда не вернутся и перед природой и жителями ее никогда отвечать не будут. Эта мародерская норма закреплена пока и законодательно в виде раздельного осуществления лесорастящих лесничеств и лесопожаряющих леспромхозов. Последние распоряжаются на лесопромышленной площади всем, в то время как в иных странах они допускаются лишь до погрузочных площадок на немногих специальных лесовозных дорогах, заготовку же ведут только бригады лесхоза — хозяина леса на все времена.

Биотехнологическое лесоиспользование и лесовосстановление. Может быть и иная зависимость леса от труда, в частности установленная Петром Великим при учреждении уральских заводов, 200 лет тому назад еще среди моря тайги. Определялась годовичная потребность завода в дровах и давалось ему 40 таких квадратов для того, чтобы вырубив последний, можно было возвращаться вновь на первый, все 39 лет заботясь о восстановлении на нем леса, в том числе и лесопосадкой, и это, заметим, какому-то заводу, который, по-видимому, вынужден был обзаводиться своим «лесхозом» или зеленым цехом.

В малых по сравнению с Россией странах Европы, видимо, похожая лесопромышленная ситуация повлекла за собой преобладание, можно сказать, радикальной стратегии лесопользования и лесовозобновления. Лесу помогают расти до 60—70 лет, после чего древостой, уже мало что могущий прибавить к своим достоинствам и к биогеоценотическим силам, целиком вырубается. Но все дело в том, что помощь лесу в регенерации оказывается неотложная, очень большая, квалифицированная и весьма трудоемкая, подобная реанимационной, а, главное, как бы с учетом посмертной воли леса. Тут же проводится посадка уже сильно подросших в питомниках сеянцев. Причем сажа-

ется сразу смешанный лес со сменой пород в одном ряду через 5—6 деревьев и с привязкой пород по пенькам. Понятно, какой грамотности и прочувствованности, а также и затрат требует такая хирургически-реанимационная биотехнология, рассчитанная по воле природы на время историческое и вынуждающая человека учитывать волю потомков и опыт предков. И результаты налицо: в мягких климатических условиях Европы такие леса вырастают быстро и хорошо, так что трудно даже подумать, глядя на них (а не на документы их родословных), что они не первичны, а на 98 % вторичны или даже третичны.

Нам давно необходимо переходить к подобной стратегии, во всяком случае в обжитых районах, причем не только путем реанимации, но уже и полного воскрешения на площадях, где леса были погублены бесследно. Время нужно большое. Чего же нам не хватает для этого — любви к родине и к потомкам, образования или если не трудолюбия, но хотя бы терпения. Пусть об этом судит читатель.

А между тем памятник утонченной лесокультуры в России, в частности в Подмоскovie, есть. Так, в имении Поречье есть отдельная могила, на камне которой читаем: «Ты памятник себе воздвиг в лесах великих». В ней похоронен Карл Францевич Тюрмер (1824—1900), отдавший русскому лесу 47 лет жизни. В Поречье К. Ф. Тюрмер поступал «управляющим охотой» к владельцу имения графу Сергею Семеновичу Уварову (1786—1855), относившемуся к нему с полнейшим доверием. Граф не останавливался ни перед какими издержками «на пользу науки и русского просвещения», в том числе и для археологических раскопок, которые он вел под Суздалем и в Таврии, и для создания знаменитого исторического музея в Москве, да и всей русской научной археологии с ее многочисленными печатными трудами, им начатыми. Вокруг же и в более отдаленных местах до сих пор сохранился живой памятник его трудов: 750 участков около 3000 га, куда более чем 100-летних лесов с запасами древесины 1250 м³/га, с высотой стволов в 42 м и с диаметром их более 50 см. Карл Францевич называл свою работу в о с п и т а н и е м л е с а и начинал ее всегда не с посева, а с посадки довольно крупных саженцев из особых своих питомников на специально приготавливавшуюся почву, путем дренирования и золообогащения ее. Причем, в отличие от традиции этого дела в Германии, он создавал главным образом не однопородные, а именно русские смешанные леса путем применения разнообразных форм рубок ухода, попеременно потворствовавших разным породам. В частности, он следил за тем, чтобы кроны разных пород могли в таком лесу свободно разрастаться по своим законам и избегал состояния запущенных молодняков и обострения борьбы за существование. Им даже разработан и своеобразный лесополеоборот. Вырубки отдавались на 5—7 лет под сельхозкультуры, а затем служили прекрасным поприщем для «воспитания леса».

Насекомые и птицы в листовой массе крон. Вспомним, что значительная часть листьев и хвоинок кроны являются ее резервом, будучи или компенсаторными, или легко ими заменяемыми. Это обозначает, что 15—20 % своего зеленого наряда деревья наших лесов могут почти безболезненно отдавать из этого резерва на прокорм лис-

тоядных насекомых, а те, в свою очередь, как мы увидим, могут приносить пользу лесу, стимулируя деструкцию лесной фитомассы, обычным путем разлагающуюся медленно.

Питательность листьев довольно велика. Достаточно сказать, что только за счет них в тропиках живут многие обезьяны. В наших же лесах, например, на одном листе клена в среднем обнаруживается 15 видов насекомых. Они же в свою очередь представляют собой массовый и калорийный корм для птиц, в том числе и зимой (вместе с семенами) в виде своих покоящихся стадий.

Благоприятны и общие условия в кронах, особенно для перелетающих с ветки на ветку форм. За счет испарений листьев здесь и влажновато, и прохладно, но доступны и солнечные лучи. Кроме того, пространство здесь скрыто для прямого наблюдения и особенно для проникновения с земли, а также для нападения с воздуха, что особенно важно для нелетающих личинок насекомых и птенцов. Пожалуй, главная забота постоянных обитателей крон состоит в том, чтобы научиться избегать выпадения из этого комфортного, но высокого этажа леса. Не нужно торопиться с определением филлофагов как вредителей леса — они приносят ему и некоторую пользу. Определение же Всесоюзного съезда лесных энтомологов (сформулированное более 10 лет тому назад) гласит — вредителей в лесу нет.

Трофическая цепь насекомых филлофагов (гр. *phylon* — лист; *phagos* — пожирающий) и связанных с ними консументов разных порядков. Естественно, что наиболее многочисленными и типичными филлофагами деревьев оказываются чешуекрылые (*Lepidoptera*). Их куколки перезимовывают в подстилке, а вышедшие из них бабочки (большей частью ночные) взлетают в кроны и откладывают там яички.

Из яичек выходят гусеницы,двигающиеся при растяжении очень мускулистого тела, снабженного восьмью парами ног, оснащенных кольцевыми прицепками (рис. 20, а, б). Тело их наполнено жировой массой — постоянно наращиваемым резервом энергии, необходимой для превращения в бабочку путем глубокой перестройки всей организации на стадии куколки. Отметим еще одно — наличие желез, производящих паутину, которая служит для страховочного прикрепления гусеницы к ветке и дает возможность произвольного самосбрасывания с нее (например, при преследовании птицами) с тем однако, чтобы не долететь до земли, а повиснуть на паутине и по ней же вернуться на место. Некоторые виды с помощью той же паутины сооружают из листьев трубочки, служащие им замаскированным убежищем.

Тот же тип организации в эволюции приобрели и ложные гусеницы низших перепончатокрылых (*Hemiptera*) без стебельковидной талии, свойственной пчелам и осам — пилильщиков (*Tenthredinidae*). Такой гусеничезидный, т. е. червеобразный тип организации личинок, овладевших кронами — результат удивительного эволюционного процесса, дезэмбрионизации, т. е. выхода в жизнь из плена яйца до образования взрослого насекомого, приобретая вид далекого эволюционного предка — кольчатого червя. Экологический прогресс достигим через использование достояния предков и отказ от многих недавних приобретений.

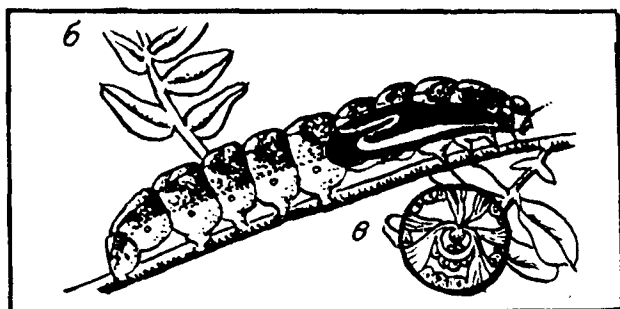
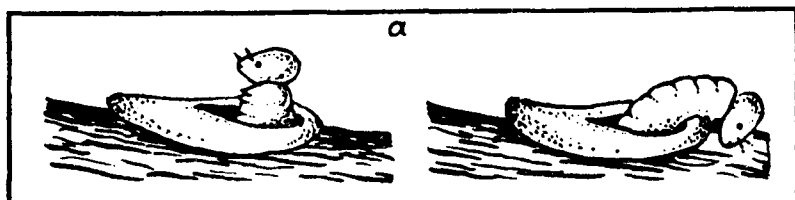


Рис. 20. Филлофаги.

a — выдупление свободноживущего зародыша и переход его к самостоятельному питанию; *б* — основные черты приспособления филлофагических гусениц бабочек (видны цепкие брюшные ножки, а внутри большая слюнная железа, выделяющая паутинку); *в* — поперечный разрез тела с выходной трубкой этой железы, а в ней формирующая паутинку железа с присоединенными к ней мощными мышцами.

Динамика численности популяций филлофагов основывается на полной возможности реализации биологического потенциала Чепмена при малейшем улучшении общих условий, что приводит к типичным волнам жизни (по С. С. Четверикову). Однако реализуются они по-разному.

И н д и ф ф е р е н т н ы е в и д ы — представлены большей частью полифагами, потребляющими среди прочего и травы, и поэтому их появление может производить первое впечатление напасти, но только на ограниченном пространстве определенных местообитаний. Они олиготопны и поэтому не склонны к расселению. Конечно, они не заслуживают применения усиленных мер истребления. Это некоторые бабочки белянки и бархатницы.

П р о д р о м а л ь н ы е в и д ы — уже олигофаги, могущие сильно поражать одну породу, проникая при этом в разные биотопы, тем более, что, обладая большой плодовитостью, они при улучшении условий в начале лета за счет сокращения обычной для них ранней «детской смертности» личинок часто сразу и очень быстро наращивают свою численность, как бы начиная траекторию большой вспышки. Однако вскоре и столь же стремительно их численность падает, что чаще всего связано с вспышками видоспецифических бактериальных эпидемий (эпизоотий). Таковы некоторые бабочки голубянки, но главным образом упоминавшиеся пилильщики и некоторые жуки-листоеды. Очевидно, что и в этом случае не следует торопиться с приме-

нением ядохимикатов, особенно авиационным методом. Поражение леса от обеих групп филофагов незначительно, кратковременно. Для амортизационной системы леса оно мало существенно и может быть даже и полезно, например, образованием временного его осветления. Совсем другое дело взрывные — э р у п т и в н ы е в и д ы.

Эруптивные виды дают массовые вспышки размножения, подобные извержениям с разливом лавы (лат. *eruptos* — букв. взломанный, в геологии — изверженный). Это сложный процесс, который затягивается на 3—7 лет, что описано в классическом произведении всей жизни С. С. Четверикова. Его демонстрируют некоторые пильщики и немногие виды бабочек: многоцветницы и шелкопряды, точнее волнянки коконопряды. Из них лучше всего изучен сибирский коконопряд (*Dendrolimus sibiricus* Tsehtw), потребляющий хвою сосен, пихт, елей, но особенно лиственниц, его мы и будем рассматривать как модельный объект, используя при этом содержащую большое количество математических моделей интереснейшую книгу А. С. Исаева и Р. Г. Хлебопруса «Динамика численности лесных насекомых» [1984].

Возникновение вспышки может быть связано с солнечной активностью, просто с засухой, повышающей концентрацию питательных веществ в листьях и ослабляющих смоловой барьер, с предшествующим обильным налетом на листья пыльцы, имеющей повышенную питательную ценность, в частности, в связи с большим содержанием витамина В и, наконец, с уменьшением числа паразитов. Последнее может оказаться связанным с низовыми пожарами и с уменьшением числа цветков-медоносов, на которых они кормятся во взрослом состоянии, что особенно свойственно рекреационным лесам.

Связь возникновения волн жизни с недостатком паразитов была отмечена еще С. С. Четвериковым. Вследствие этого вспышки часто начинаются в краевых частях области распространения филофага, где его мало, а паразитов еще меньше, так как большую часть времени здесь их жертв бывает недостаточно для поддержания популяции (рис. 21)*. Малое (хотя бы на время) количество паразитов приводит к тому, что они просто не в состоянии заразить большинство яиц гусениц и численность жертв поэтому быстро растет. Рост численности паразитов идет несколько медленнее, чем жертв, так что первые в этой фазе могут быть названы «слабыми» хищниками (рис. 22). Появляющиеся в массе бабочки начинают совершать так называемые п у л ь с и р у ю щ и е м и г р а ц и и в поисках типов леса, наиболее удобных для развития потомства, где и концентрируют свои кладки.

Продромальная фаза начала вспышки уже характеризуется проявлением действия перепончатокрылых насекомых-паразитов, одни из которых откладывают свои яички в яйца бабочек (например, огромное число видов рода *Telenomus* из *Proktotrupidae*, эволюционные предки которых, возможно, откладывали свои яички в ягоды) и их гусениц. Общее число зараженных организмов может уже

* Небольшие по площади, но значительные по плотности особей очаги отмечаются у различных насекомых и, будучи связанными еще с рядом экологических причин, по-видимому, представляют собой общеэкологическое явление [Стебаев, 1982].

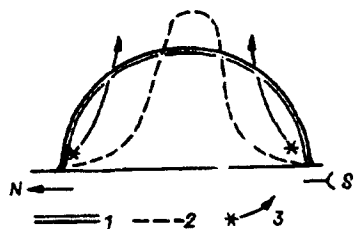


Рис. 21. Изменение численности в северо-южном градиенте условий фитофага-хозяина и его паразита и роль краевых положений мест начала всплеска массового размножения хозяина.

1 — тенденция изменения численности фитофага-хозяина; 2 — то же его паразита; 3 — места всплеска и тенденции нарастания численности в них.

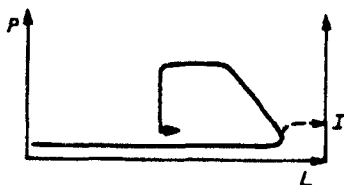


Рис. 22. Схема фазового портрета взаимодействия численностей гусениц и наездников при инициированности эффектом группы ускорения развития и перехода в фазу имаго.

P — паразиты-наездники; L — личинки бабочек; I — их куколки и имаго.

составлять около 30 %. А заражение гусениц, которое может происходить в любой момент, означает смерть. Может быть, это одна из причин стремления к скорейшему прохождению развития до куколки. Механизм этот, видимо, зиждется на описанном нами стрессе одиночества. Во всяком случае, начинаются конденсационные миграции гусениц на расстояние до 10 км. Гусеницы сползаются в одно место, где их плотность оказывается куда больше обычной. Здесь вступает в действие первая часть эффекта группы насекомых, являющегося антиподом драматическому популяционному стрессу с массовой гибелью у млекопитающих [Шилов, 1977]. У гусениц же в скученном состоянии возрастает интенсивность питания, формирования жирового тела и иммунитета, а главное, скорость такого «коллективного онтогенеза» от гусеницы к бабочке*.

Продромальная фаза характеризуется ростом численности и началом дисперсных миграций разлета бабочек, образующих не очень дальние вторичные, третичные и т. д. очаги. При этом резко возрастает индивидуальная изменчивость бабочек, не только по массе, но и по окраске. Она настолько велика, что птицы перестают многих из них узнавать как пригодную пищу и пресс хищника в этом плане делается менее эффективным.

Возможно, что здесь проявляется еще одна особенность эффекта группы, не так давно установленная для южно-африканских саранчовых. Оказалось, что в их скоплениях эндогормоны выдыхаются насекомыми так сильно, что образуют в воздухе облако теперь уже как бы коллективных экзогормонов, проникающих в трахеи друг друга. В результате у саранчовых наряду с усиленной миграцией регистрируется и увеличение числа хиазм в хромосомах, которые, как оказалось, являются основной силой, движущей эволюцию всего надсемейства [Стебаев и др., 1984], и обуславливают резкое увеличение генотипической изменчивости.

* Для гусениц это было впервые показано еще в 1954 г. замечательным эмбриологом и палеонтологом насекомых Александром Григорьевичем Шаровым, к несчастью преждевременно скончавшимся.

В конце затягивающейся на годы продромальной фазы начинают проявляться механизмы самоограничения все нарастающей численности популяции. Первый из них, и фундаментальный, связан с тем же эффектом группы, в полной мере открытым для саранчовых Б. П. Уваровым. Существенно, что при переселении начинает сокращаться количество откладываемых яиц, причем для полной гаммы сигнала служит и собственная подвижность, а в особенности учащающиеся встречи с собратьями. Очевидно, что и у бабочек есть для этого все предпосылки.

Проявляются такие эффекты и на простейшем поведенческом уровне. Такова интерференция у гусениц, установленная старейшим лесным энтомологом из лаборатории В. Н. Сукачева П. М. Рафесом [1964]. Оказалось, что при столкновении друг с другом гусеницы принимают S-образные позы и в течение минут, не нанося друг другу вреда, выясняют свои отношения. В это время они не едят, а время накопления жиров уходит. Поэтому при частых встречах в плотных популяциях гусеницы достоверно начинают худеть и легче погибать от невзгод и болезней.

Намечаются сокращения численности на уровне трофической цепочки — архитектура дерева-прокормителя и программа поведения консумента. Так как яички откладываются у основания ветвей, то вышедшая из них гусеница движется, состригая хвою, к ее концу. Возврат назад по голой ветке не привлекателен и гусеница с конца ветки, допустим, самой нижней, падает или опускается на паутинке на землю. Здесь она быстро определяет направление к ближайшему стволу и, поднявшись по нему до нижайшей ветки, обнаруживает, что она уже лишена хвои. Ей приходится идти выше и повторять всю петлю уже в большем диапазоне высот, раз от разу во все большем, пока пища, собранная на одной ветви, не оказывается недостаточной для возвращения на следующую по высоте. Это также ведет к истощению гусениц.

Так с помощью растопыренных ветвей да еще с компенсаторной хвоей дерево изматывает колонны мигрирующих гусениц. Во всяком случае, математические модели подобных процессов выглядят достаточно убедительно и показывают, что девятой снизу ветви достигают лишь 2 % гусениц.

Еще отчетливее проявляются подобные биогенетические механизмы в цепочке филлофаги — хищники. Они включаются уже в предыдущей модели в виде специализированных хищников-преследователей — пауков, жуков-жужелиц (Crabidae), действующих на грани раздела воздух — подстилка (рис. 23), которые реагируют на увеличение количества потенциальных жертв, к сожалению, возрастая своей численности замедленно лишь в ряду ежегодных поколений. Совсем иное дело муравьи (Formicidae), особей которых в одном гнезде насчитывается в тысячи раз больше, чем жужелиц на 1 га леса. Обычно в роли охотников-фуражиров выступает не более 10 % из них, но...! Как только почвывается массовая и доступная пища, эти 10 % призывают на работу еще 60 и фазовый портрет модели за несколько часов приобретает совсем иной вид (см. рис. 23), причем спад пресса хищника связан не с его гибелью или эмиграцией, а лишь с

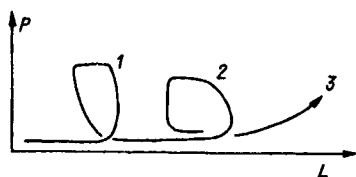


Рис. 23. Схема фазовых портретов взаимодействия листогрызущих гусениц (L) с их хищниками (P).

1 — муравьями; 2 — наездниками; 3 — наземными жуками-жужелицами.

временным резервированием на том же муравейнике. Так общественная информатика через поведение обеспечивает экспрессию и обратный процесс без потерь жизней консумента 2-го порядка и в целом работу системы прямой и обратной связи в трофической цепи.

Эффективность общественного поведения этим не ограничивается: мобилизованные муравьи-охотники разделяются на два эшелона. Одни действуют на ветвях, не столько хватая гусениц, сколько вспугивая и сбрасывая их на землю. Второй же действует как жужелица. Вот почему и культивируют муравьев-энтомофагов в лесах и садах. Известно, что рыжие лесные муравьи одного гнезда даже вне вспышек массового размножения их жертв собирают с 1 га до 10 млн насекомых, среди которых 0,7 млн опасны для деревьев.

Собственно эруптивная стадия носит характер пандемии (гр. *pandemia* — весь народ) или повальной эпидемии леса с повсеместным его поражением филлофагами. В эту фазу особенно сильно проявляются оборонительные возможности обратной связи листва — филлофаг, причем не только в форме взаимоодоления. Так, опыты старейшего исследователя сибирского коконопряда А. С. Рожкова [1965] показали, что хвоя, начисто обрезанная гусеницами, отрастает куда быстрее, чем точно так же срезанная ножницами. Видимо, здесь не обходится без биостимуляторов, производимых и подаваемых поедателями прямо в огрызок, однако не просто в виде компенсации для восстановления своего корма, но также и во благо поедаемого (хвои дерева), а в конечном счете устойчивости всей трофической цепи и биогеоценоза. Чаше же равновесие достигается через оборонительную реакцию дерева, скорость проявления которой может еще и увеличиваться с помощью упомянутых стимуляторов. Известно, что листья деревьев содержат в виде вторичных метаболитов алкалоиды, флавоноиды, терпены и особенно танины.

Танины имеют вяжущий вкус, что обеспечивает их репеллентность для многих животных. Они широко используются для дубления кож при выделке шкур животных, так как обладают способностью связываться с функциональными группами белков, как правило, необратимо. В результате такого связывания белки становятся недоступными действию пищеварительных ферментов, в частности, трипсина. Эти свойства танинов как раз и используются многими растениями для защиты их от повреждения. Оказалось, что именно танины контролируют питание гусениц пяденицы зимней на листьях дуба. Эти гусеницы охотно поедают листья дуба весной, но в середине лета прекращают питаться ими и уходят на другие виды деревьев. Выяснилось, что прекращение поедания листьев совпадает с повышением содержания в них танинов. При этом питательная ценность листьев сильно снижается, так как при отгрызании листа фитофагом стано-

вится возможным взаимодействие танинов с белками с образованием комплексов и при увеличении содержания танинов связывается все большее количество белков. В результате способность белков гидролизываться пищеварительными ферментами пяденицы падает и уменьшается, соответственно, питательная ценность белков. Несомненно, «таниновая» защита используется и против других насекомых, кормящихся на дубе (а на нем кормится более 110 видов *Lepidoptera*).

Есть и еще более изощренные средства защиты от повреждения. Так, растения используют даже гормональную защиту от насекомых. Известно, что метаморфоз насекомых находится под контролем ювенильного гормона и вещества с ювенильной активностью могут значительно задерживать эмбриональное развитие насекомых и даже оказывать летальное действие. Оказалось, что некоторые растения специально синтезируют такие вещества для самозащиты от фитофагов. Так, у пихты *Abies grandis* в ответ на заселение хермесом пихтовым образуется структурный аналог ювенильного гормона — ювабион.

Показано, что при повреждении фитофагами концентрация и других вторичных метаболитов в листьях увеличивается, возможно и по сигналу фитонцидной природы от деревьев уже пострадавших. Особенно это характерно для вновь отрастающей в тот же год хвои на месте съеденной. Так что такая пища усваивается, а затем и поедается меньше, тем самым вынуждая гусениц искать другие пищевые ресурсы, не доводя первый трофический объект до уничтожения. Заметим здесь еще раз, что так как у консумента есть совершенные органы чувств и возможность поведенческого маневра, то и в этом случае биотические отношения направлены не на уничтожение, а как бы на «отваживание» покусавшегося.

Повсеместность и одновременность начинающегося разряжения перенапряженной популяции обеспечивается вновь особенностями поведения, связанными с тем же эффектом группы. Во-первых, это начинающийся разлет до 75 % бабочек на сотни километров, а также и младших возрастов гусениц на паутинках (подобно паутинам бабьего лета) с использованием циклонических потоков воздуха, получивших название адвентивных миграций (фр. *advection* — горизонтальный перенос воздуха), создающих новые серии дальних очагов. В то же время на путях этих миграций, особенно в лесной зоне, их очень эффективно отлавливают тенета пауков. Во-вторых, ту же направленность имеют и дальние пешие расселения великовозрастных гусениц. Они часто перемещаются колоннами, особенно по поваленным стволам, как по мостам, через неровности почвы и опада. Интересно, что замечена концентрация птиц в таких местах, где они склевывают гусениц «пачками». Все это способствует снижению численности филофагов в изначальных очагах, но финал вспышки решается все же паразитами.

Финал шторма волн жизни филофагов и их паразитарных спутников знаменует включением в игру волн всех местных паразитов — до 150 видов на один вид филофага при зараженности яиц и гусениц, переваливающей за 90 % (см. рис. 23). Гребень волны массового размножения близится к обрушиванию. В то же время само

начинающееся уменьшение числа жертв требует увеличения энергозатрат взрослых паразитов на поиски. Это создает для жертв возможность ускользания от преследователей, остающихся с «пустыми руками». Между тем ситуация и хитрее, и драматичнее. Дело в том, что наездники не только не могут найти жертв, но и начинают их, как это ни странно, избегать. Их потомству угрожает перезаражение, ведущее к гибели их личинок. Это происходит вследствие заражения личинок другими особями наездников, не нашедших свою жертву. В связи с этим некоторые яйцееды уже на всем участке поиска яиц хозяина оставляют на субстрате запаховый след. Натолкнувшись на него, другой наездник того же вида сразу отворачивает в сторону и когда количество следов велико, напор паразитов вообще слабеет. Другие яйцееды оставляют более определенную метку на самом зараженном хозяине, так называемый коном. Однако, как ни странно, это может оказаться особенно опасным для потомков этих наездников, так как есть на свете паразиты, которые сами не могут преодолеть иммунный барьер хозяина и заинтересованы в заселении объекта уже ослабленного, который они находят прямо по коному как сигналу уже зараженного яйца. В одном случае личинки таких с в е р х п а р а з и т о в убивают личинку паразита и используют хозяина, в других — они паразитируют именно на личинке паразита. Как бы то ни было, а пользуясь осмотрительностью паразитов (по отношению к собратьям по виду), сверхпаразиты способствуют тому, что вслед за спадом численности филлофагов с помощью консументов второго порядка сокращается и обилие регуляторов их численности. Вся волна жизни филлофагов и их энтомологической свиты круто спадает, а выжившие губители листьев и хвои получают возможность как бы ускользнуть в будущее.

Всю эту иерархию паразитизма и сверхпаразитизма великолепно описал Джонатан Свифт:

Под микроскопом он открыл, что на блохе
Живет блоху кусающая блошка;
На блошке той — блошинка-крошка,
В блошинку же вонзает «зуб» сердито
Блошиночка... и так ad infinitum (бесконечно).

Ускользание в будущее осуществляется в буквальном смысле слова с помощью впадения в диапаузы, причем часто в многолетние, более того, разнолетние по продолжительности даже у особей одной популяции вида, особенно у некоторых пилильщиков, так что потомки как бы теряются в будущем, из которого они появляются, так сказать, по своему усмотрению, когда захотят. Происходит рассеивание в пространстве с помощью дисперсных миграций, которые приводят к тому, что разрозненные популяционные группы филлофагов оседают в биотопах не очень для них благоприятных, но часто совсем неблагоприятных для их паразитов и как бы затаиваются до нового стечения обстоятельств, счастливого для проявления их биотического потенциала. Остается лишь заметить, что сдержанности в последнем отношении служит и малый уровень плодовитости самок этого периода многолетнего цикла жизни популяции. Однако среди них есть и от-

дельные, склонные к весьма высокой плодовитости. Возможно, они призваны при таком стечении обстоятельств сыграть роль запала нового взрыва размножения. Между тем это состояние популяции, кажущееся проявлением упадка и разброда, часто оказывается формой переживания самой губительной напасти, возникающей в условиях загущенных поселений и излишне частого контакта гусениц друг с другом. Это грибковые, вирусные, но и особенно бактериальные пандемические поветрия, например сибирского коконопряда из рода *Dendrolimus* посредством *Bacillus dendrolimus*.

У читателя, конечно, давно напрашивается вопрос о борьбе с вторжением филофагов. Применение опрыскиваний и опыливания на больших площадях, особенно с самолетов — все это средства, которые лечат на один год, а калечат на многие, так как оказываются более губительными к естественным регуляторам численности энтомофагам, в частности, к насекомым-паразитам, чем к филофагам. Особенно безрассудно применение этих средств в период наибольшей численности вредителей, когда ретивый начальник настаивает на истреблении, а энтомологически образованный эколог видит признаки начала ее спада под действием паразитов, что, надо сказать, не опасно для карьеры специалиста. За исключением чрезвычайных ситуаций допустимо применение ядов лишь в узкие промежутки времени, например, после выхода гусениц, но до появления паразитов или на малых участках (конденсационных миграций), которые могут вновь быстро заселяться наездниками (вследствие их большой воздушной подвижности) из окружающего леса, не затронутого обработкой.

Некоторые новые перспективы открывает применение аэрозолей, разработанных в Институте химической кинетики и горения СО РАН. Микропузырьки таких аэрозолей почти не оседают на гладких листьях и хитиновых покровах других насекомых, но буквально облепляют густые и длинные волоски, покрывающие тела многих гусениц. Здесь есть возможность селективных видонацеленных мер борьбы [Куценогий, 1991]. Еще в большей мере последнее относится к микробиологическим и вирусным препаратам повышенной болезнетворности, но способных поражать лишь определенные виды насекомых, в том числе и при зарядке ими аэрозолей. Большие успехи в этом отношении достигнуты профессором А. Б. Гукасяном и его лабораторией в Институте леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО РАН в г. Красноярске.

Использование только подобных «скальпельных» методов активной борьбы, исключительно на повсеместном фоне фундаментальных мер по сохранению всех компонентов леса, в том числе и насекомых-паразитов вместе с кормовой базой их взрослых стадий — медоносных цветов — вот единственно надежный, выверенный экологией и практикой путь нашего совыживания с лесом.

Птицы в кронах леса составляют около половины числа их видов в конкретном лесу и около того их численности. Их жизнь на основании популярных сведений подчас представляется нам простой и беззаботной. По словам замечательного московского орнитолога К. Н. Благосклонова (1910—1990) в его обобщающей работе [1991]

бытует мнение, что птицы как бы ничьи и могут всегда прилететь откуда-то, где их много*. Между тем они принадлежат лишь определенным типам леса, при малейших нарушениях которых действительно легко из них исчезают и становится «весна молчаливою», а для леса это великая потеря.

Все птицы характеризуются высочайшим уровнем обмена, частотой сердечных сокращений (у мелких до 800 в минуту) и дыхания (до 100), а также скоростью переваривания пищи (по многим объектам питания всего 8—10 мин), а отсюда потребностью в обильной и, что очень важно, постоянной пище. Особенно это касается мелких воробьиных. Если скворец довольствуется суточной нормой, равной 12 % собственно массы, то королюку массой в 6 г необходимо не менее 28 %.

Все это объясняет постоянное проворство птиц в поисках корма и манеру обнаружения добычи. Они редко схватывают бабочку в воздухе, а перепархивая, делают «присадку» всего на 5 с или около того. В этот миг они окидывают глазом пространство радиусом около 20 см и, обнаружив знакомый пищевой объект, особенно движущийся, делают полусекундные броски, так сказать, наверняка. На сомнительные объекты время чаще всего не тратится, экономичнее сменить присадку. Не удивительно, что за 10-часовой рабочий день мелкие воробьиные делают более 10 000 присад и обследуют около 400 м² поверхности ветвей, на которых может быть пища. Реально, например, для длиннохвостой синицы это обозначает обследование только за 1 ч 144 деревьев и более 1000 веток, а значит, за сутки и десятки тысяч. Тщательность обследования дерева синицей показывает рис. 24 [Формозов и др., 1950]. Способность же синиц открывать молочные бутылки происходит от их опыта по отысканию зимой запрятанных под корой куколок бабочек.

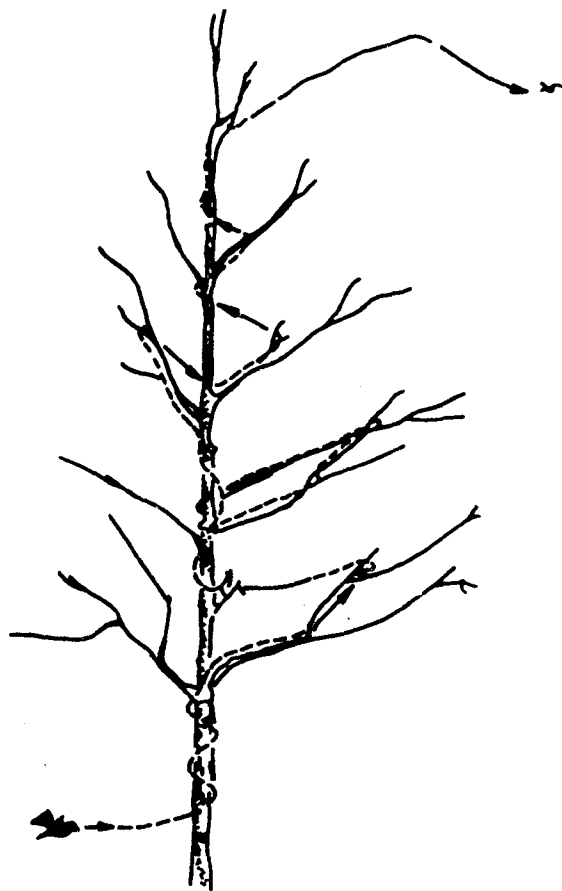
Особенно напряженно отлов насекомых идет в период вскармливания птенцов. Достаточно сказать, что, например, одна синица совершает за один день более 300 прилетов в гнездо, принося за каждый из них в клюве около полусотни экземпляров насекомых для своих птенцов.

Для эффективности лова важен и т е р р и т о р и а л и з м, так как на своем гнездовом участке площадью 200 м² птица уже знает, где и что искать. Более того, здесь же ведется обучение птенцов, причем подтверждено многими наблюдениями, что заучивание от старших не требует повторений, а происходит с первого раза. Для сохранения и использования этой промысловой сигнальной наследственности имеет большое значение и гнездовой консерватизм, при котором старые птицы возвращаются в свой лес в 92 % случаев и даже молодые в 66, причем еще в 22 % случаев они оседают в окрестностях не более 5 км от своего гнезда.

Эффективность летнего улова около 25 % показана экспериментально Д. В. Владышевским, сотрудником Института леса СО РАН на

* Такой взгляд особенно характерен для населения южных стран, куда летят птицы с Севера. Так, в Италии ежегодно идет охота на наших мелких певчих птиц, которые по Аппенинскому полуострову приближаются к Африке, а воспринимаются охотниками как нечто случайно пронесимое ветром осенью по их угодыям.

Рис. 24. Путь большой синицы при обследовании одного дерева-подростка в течение 2—3 мин (по: [Формозов и др., 1950]).



моделях насекомых, в том числе и движимых, размещаемых на ветвях. Книга этого автора [1980] о биогеоэкологической деятельности всех позвоночных в тайге заслуживает всякого подражания — пример соединения экологии с энтомологией на экспериментально-полевой основе.

По данным того же автора, для эффективности охоты большое значение имеет и характер ветвления крон. Так, для птиц очень привлекателен развесистый дуб с его толстыми ветвями, которые при присаде не вздрагивают и не вспугивают насекомых. Вдвое привлекательнее молодых старые ели, у которых хвоя густа лишь на конце ветвей, вследствие чего внутри кроны образуются обозримые участки вокруг доступных присад. Вообще, внутренность плотной кроны не очень доступна птицам. Они предпочитают для поиска нижние отсыхающие ветви, так что разный ход очищения стволов для них тоже не безразличен. Естественно, что более благоприятен смешанный лес и, что очень важно, слегка изреженный, так что после рубок численность птиц часто возрастает вдвое, а возле опушек на треть больше, чем в глубине леса. То же относится и к истребителям птиц — лесным ястребам, отличающимся округлостью краев крыльев и хвоста, а отсюда и большой маневренностью ловчего полета. Из сказанного видно, что главным образом не число жертв, а их доступность в первую очередь определяет удобства для жизни насекомоядных птиц и эффективность их деятельности в ярусе крон как консументов. Опыты по изоляции крон от птиц сетями показали, что они способны в обычных условиях уничтожать до 10 % насекомых филофагов и даже обуславливать заметный прирост стволов в толщину.

Несмотря на всю эффективность деятельности птиц как энтомофагов она оказывается все же сильно лимитированной. Во-первых, тем, что интенсивнейшая охота идет только в период роста и вскармливания птенцов. Во-вторых, тем, что для появления птенцов на свет нужно достаточно удобных мест для гнезд с определенными типами развилок ветвей, в том числе и у их конца и, особенно, дупел, начало сооружению которых кладут дятлы. Может сказываться и недостаток дефицитных строительных материалов, таким, например, ныне стал конский волос, необходимый для скрепления веточек гнезда.

Главное же — это пространственная ограниченность трофической деятельности птиц в период выкармливания птенцов в пределах своего точно обозначенного гнездового участка. Ограниченность участка определяется далеко не только дележом территории с соседями, но и, так сказать, собственными причинами. Птенцов нужно кормить часто и поэтому, несмотря на скорость полета, воробьиные птицы не могут удалиться от гнезда более, чем на 100—200 м*. Все это означает, что птицы-энтомофаги в самый эффективный гнездовой период их работы в кронах леса не могут сосредоточиваться в местах массового появления филлофагов (как это делают муравьи) и, более того, подобно насекомым-энтомофагам не могут отвечать на это сильным подъемом своей численности хотя бы на следующий год в силу ограниченности мест гнездовых. Компенсирование же этого за счет скворечников в свою очередь ограничивается кормностью угодий и возможностью удаления родителей от гнезда.

Б и о т е х н и ч е с к и е м е р ы по повышению эффективности деятельности энтомофагов в лесу концентрированно проявились в новой лесохозяйственной форме, можно сказать, микрозаповедников, или релизов. В основе лежит выявление по многолетним данным обычных мест начала возникновения волн жизни. Они ограждаются от излишнего посещения их людьми. В них проводится прореживание, значение которого для птиц нам теперь понятно, а также подсадка кустарников, посев цветущих лесных трав для питания взрослых наездников. Устраиваются специально поддерживаемые крохотные водоемчики, необходимые, как оказалось, для постоянного водопоя (в том числе и для птенцов) и купания птиц.

Путем подрезки веток для образования мутовок или, наоборот, связывания веток, формируются новые места для гнездостроения и, наконец, развешиваются на должном (по фону кормности угодия) расстоянии искусственные гнездовья, лучше всего окрашиваемые в зеленый и желтый цвета и по своим конструктивным особенностям предназначенные разным видам птиц, которые, занимая разные трофические ниши, могут жить совсем рядом, даже в 1—2 м друг от друга. Особенно ценны искусственные дупла в небольших подвесных колодах, среди прочего и потому, что только они и могут обеспечить зимой ночевку синицам. Зимой птицам нужна поддержка, особенно после долгих вьюжных ночей, так как в такой ситуации у птичек при их высоком уровне обмена не хватает запаса энер-

* Вследствие этого очень богатый добычей участок, вытянутый по опушке, не может здесь иметь той же площади, как и на широких, но менее кормных площадях.

гии для согревания. Поэтому именно к рассвету им должен быть готов корм. В общем, для помощи огромному лесу необходим учет самых тонких особенностей вкусов, поведения и даже физиологии всех мельчайших обитателей крон. Вот где необходимо высшее биологическое образование и, в первую очередь, получаемое непосредственно в природе.

Ярус древесных стволов. Его выделение, конечно, условно — он продолжение, а вернее начало, крон, но именно здесь расположена основная часть главного богатства леса — его древесина. Весьма своеобразны и идущие здесь деструкционные процессы круговорота веществ.

Внутри стволов со скоростями 1—45 м/ч протекают питательные растворы. По коре многих деревьев вниз стекает дождевая вода. Вниз и вверх протекают миграции обитателей крон на зимовку.

Э п и ф и т ы в умеренных лесах представлены в основном мхами, лишайниками, использующими эти потоки по коре. Они образуют особый слой продуцентов с общей биомассой в наших лесах от 1,2 до 2 ц/га, к слову сказать, весьма чувствительных к атмосферным загрязнениям. Особенно чувствительны лишайники к сернистому газу, фтористому водороду, хлористому водороду. Как правило, повышение концентрации этих загрязнителей, особенно сернистого газа, ведет к уменьшению численности популяции лишайников и резкому уменьшению числа видов, в первую очередь листоватых форм. Так, при средней концентрации сернистого газа 0,23 мг/м³ гипогимния вздутая полностью вымирала за 29 сут, а при концентрации этого газа в 3 раза меньше на 68-е сутки некротические участки листоватого таллома лишайника составляли около 60 % [Гудериан, 1979]. Обычно при приближении к источнику загрязнения слоевища лишайников становятся более толстыми, практически исчезают плодовые тела и они переходят на соредияльное размножение. Более длительное воздействие загрязнения или увеличение его концентрации вызывает изменение окраски слоевища в беловатый тон, слоевище сморщивается, увеличивается площадь некротических участков и лишайник погибает вовсе. Как пишет И. А. Шапиро [1991], результаты исследования в Нидерландах показали, что за 60 лет в связи с промышленным загрязнением длина кустистых лишайников уменьшалась в 5 раз (с 50 до 10 см). Многие исследователи отмечают, что лишайники способны накапливать металлы и это видно даже по окраске их слоевищ. Так, накопление железа вызывает появление коричневого оттенка слоевища, а меди — зеленого, цинка — сильного потемнения, при этом слоевище покрывается зернистыми чешуйками. Свинец может втрое замедлять рост молодых лишайников, тогда как на рост взрослых особей практически влияния не оказывает. Как пишет Р. Гудериан [1979], чувствительность лишайников к загрязнителям объясняется рядом факторов. С одной стороны — это слабая регенеративная способность. С другой — длительный дефицит влаги резко снижает устойчивость к загрязнению атмосферы. Токсикант оказывает значительное действие при низкой метаболической активности, что объясняет большую чувствительность к загрязнению лишайников, чем высших растений.

Рис. 25. Поползень, обследующий стволы деревьев сверху вниз.



Под этими эпифитными растеньицами и в трещинах коры живет большое количество разных микроартропод, сходных с обитателями скал, а также прячется много куколок и яиц тех насекомых, которые опускаются из крон к земле. Ко всему этому «вертикальному покрову» узко адаптированы родственные синицам и нектарницам поползни, а также пищухи — птицы-

древолазы, некоторые виды которых обитают только на отвесных скалах. Эти птицы, тяготеющие именно к замшелым древостоям, используют трещины стволов не только для запасаения пищи, но и для гнездования, но следуя за миграциями своих жертв, переходят и к ворошению подстилки у комлей стволов (рис. 25).

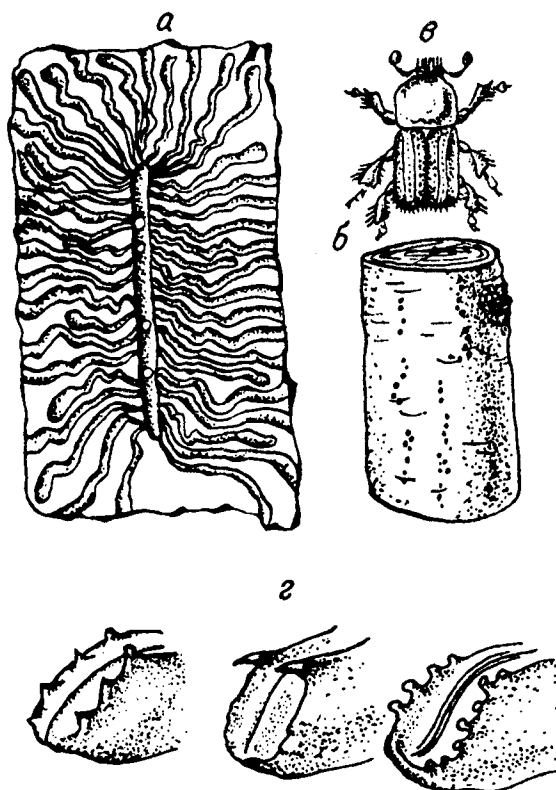
В горах влажных тропиков существуют так называемые туманные леса, где, пользуясь постоянной влажностью воздуха, мхи целиком обрастают стволы. Есть подобные леса и у нас. Такова, например, самшитовая роща в ущелье р. Хосты у Сочи. Вообще, в тропиках ветви увенчаны массой различных эпифитов: мхов, лишайников, папоротников и даже цветковых растений. Последние особенно богаты и красочны, они представляют собой поистине жемчужину тропического леса. Они используют деревья, лианы, а поре́й и просто их листья (эпифиллы), снижая этим конкурентную борьбу за жизненное пространство; однако они никогда не используют, в отличие от растений-паразитов, жизненные соки своего растения-опоры. Из цветковых наиболее красочны бромелии, орхидеи, кактусы. Только в американских тропических лесах в 33 семействах имеются эпифиты. Арнольд Ньюмен [1989] очень ярко описывает сказочность тропических эпифитов: «При виде каскадом низвергающихся с деревьев кактусов, усыпанных разноцветными, как радуга, цветками размером с человеческую голову, у вас не останется сомнений, что вы в волшебном лесу». Особенно интересны разнообразные бромелиевые, которые, покинув землю, умудрились безбедно жить на деревьях, сожительствовав с массой различных беспозвоночных животных, древесными лягушками, ящерицами. Они дают приют даже некоторым видам крабов. Это все возможно потому, что конусообразная розетка плотно сложенных листьев бромелиевых является хранильницей живительной влаги, которой здесь накапливается ни много ни мало около 115 л. Тут места хватит всем! А к перечисленным выше организмам можно отнести еще и птиц, и обезьян, которые утоляют здесь жажду. Другие не ме-

нее интересные эпифиты тропиков — папоротники — причудливой формы, размеров, характера расположения сорусов и даже размещения на деревьях. Удивителен папоротник «олений мох», обитающий в основном в джунглях Старого Света, который из вай образует огромную корзинку, улавливающую органические остатки, пыль, воду, да и сами вайи, отмирая, дают в конечном счете хорошую гумусовую заправку. У других эпифитов созданию гумуса в их корнях в значительной степени способствуют поселяющиеся муравьи, которые приносят много органических остатков, питая одновременно приютивших их эпифитов. Чем не ценная ячейка в новом варианте ее проработки, с миниатюрными «висячими» почвами, населенными богатой микрофлорой и фауной.

Деструкторы древесины стволов в отмирающей древесине, очень устойчивой против микробного разложения, имеют важнейшее значение для ускорения круговорота веществ в лесу. Как пищевой ресурс древесина характеризуется большим запасом, но имеет минимум вчетверо меньшую калорийность, чем листья. Между тем, существуют многие тысячи насекомых, в основном жуков, личинки которых, будучи ксилофагами (гр. *xylon* — древесина, дерево, рубленое дерево), находят здесь для себя по сути дела неограниченные кормовые ресурсы почти без конкурентов. Но на их пути стоит исключительно сильная и консервирующая смоловая защита, которой мы, например, обязаны коллекции насекомых третичного периода в янтаре, а также фитонциды. Но вот чуть уменьшилось водоснабжение деревьев или усилилась утрामбовка пешеходами верхнего обитаемого слоя почвы, или прошел низовой пожар*, или необычно усилился пресс фитофагов и напор смолы слабеет. Поэтому таких филофагов — ксилофагов принято называть вторичными. При отсутствии общих невзгод леса обычно в такое состояние впадают отдельные ослабевшие деревья. Они ускоренно поступают в процесс разложения в почве, а свое место под солнцем уступают быстро развивающемуся подкроновому подросту, заполняющему небольшой прорыв в зеленом лесном пологом. В начале этой цепи событий букет фитонцидов заметно изменяется. И, ориентируясь по особому запаху, на такие участки, а точнее, на отдельные сдавшие в росте деревья со всех сторон по вечерам, когда ветерки стихают, начинается лёт жуков-короедов (рис. 26). Они лоцируют ароматический сигнал слабеющего дерева и атакуют его. Атаки усиливаются, так как первопоселенцы, питаясь древесиной ослабевшего дерева, концентрируют его специфический аромат и сами выбрасывают его через особые железы и тем еще больше привлекают к этому дереву все более многочисленные партии своих собратьев. При этом некоторые из первопоселенцев могут и погибнуть в смоле, но путем «смолопускания» они ослабляют дерево еще чуть-чуть, а его ароматический «вопл» усиливается — и вот оно уже заселено.

* Таковы даже очень локальные пожары от костров, опалившие стволы лишь на 3—4 м вверх. Они способны ослабить и сделать съедобными для короедов до 50 % деревьев, что, заметим, может проявиться только через 3—5 лет, когда виновник будет уже далеко, хотя бы мысленно.

Рис. 26. Короед березовый заболонник (*Scolitius ratzeburgi*).



a — маточный и личиночный ходы под корой; *б* — отдушины маточного хода; *в* — жуки с характерными для короедов обрубленными надкрыльями; *г* — «тачки» на концах надкрылий разных видов короедов, предназначенные для выгребов из видоспецифических маточных ходов своей березовой муки (по: [Воронцов, 1982]).

О том, насколько чутко реагирует на подобные события в жизни деревьев вся популяция короедов леса, свидетельствует прием снижения их численности с помощью ловчих деревьев, проверенный практикой. Заметив на вечернем небе лёт короедов, образованный лесник подрубает отдельные деревца или маленькие их группы, оставляя их еще стоять, а потом и валит, продолжая наблюдать за их заселением. Когда же оно достигает

максимума, но выход нового поколения жуков еще не происходит, ловчие деревца сжигаются. Несомненно, это хороший пример содействия леску, основанный на принципе превентивного сбережения его здоровья, а не экстренного токсикологического глушения болезней ядохимикатами. Метод к тому же очень дешевый, но увы, требующий вдумчивости и образованности, что часто воспринимается нами как бремя непосильное.

После заселения первыми самками короедов (*Scolitidae*)* обычного ослабленного дерева они, используя химический материал древесных фитонцидов, формируют концентрированные аттрактанты самцов своего вида (подробно рассмотрено в первом томе нашей книги). Регулирование численности короедов осуществляется образованием моно- и полигамных семей с особо устроенным гнездом. Его основа — центральный, маточный ход, из которого самец, используя тачкообразное устройство конца своего тела, выталкивает наружу буровую муку (см. рис. 26). Самка же, свободно двигаясь по этому тоннелю, так раскладывает яички, что каждая личинка после выхода из яйца протачивает свой, по мере ее роста все более расширяющийся ход с от-

* Порекомендуем читателям многократно издававшуюся книжку замечательного отечественного энтомолога И. Я. Шевырева (1859—1920) «Загадки короедов» [1969].

дельным выходным отверстием (см. рис. 26). Обращает на себя внимание, что ходы их ориентируются не по ходу ствола, а друг на друга для того, чтобы изолированность индивидуальных боксов личинок не была бы нарушена, так как в ослабленной древесине появляются бактерии и грибки, опасные и для насекомых. То же касается и взаимодействия самих гнезд разных семей. При этом используется восприятие соседа на слух. Очевидно, что перед нами о б щ е с т в е н н а я с е м е й н о - п о п у л я ц и о н н а я о р г а н и з а ц и я, которая только и способна сокрушить «бревенчатые стены» законсервированных на долгие годы материально-технических ресурсов деревьев, без мобилизации которых начинает приостанавливаться круговорот веществ всего леса. Как мы увидим ниже, и этого еще не достаточно. Отметим попутно, что дезэмбрионизация здесь самая большая среди жуков — личинки короедов безноги, что в подобной форме характерно лишь для пчел и ос.

В некоторых случаях короеды питаются в коре более богатой сахарами пищей, но переход в более защищенный подкорковый слой луба требует новых ухищрений. Оказывается, что не только самки, но и самцы, имея на челюстях и в иных случаях на лапках особые ямки, переносят в них из материнского гнезда мицелии грибов, съедобных для их личинок (например, рода «амброзия» — так называлась пища вечной юности греческих богов), и луб превращается в богатый белками грибной огород, так что коллективизм, как это часто бывает, дополняется с и м б и о з о м. Может быть, здесь используется и антибиоз разных грибов друг с другом, так как заселение луба другими видами этого царства природы здесь начинается значительно позже, чем обычно, что приводит уже к быстрому обеднению содержания питательных жирных кислот в лубе.

Есть короеды, которые углубляются в древесину, но более это свойственно личинкам крупных жуков-дровосеков или усачей (Cerambycidae), а на юге и златкам (Buprestidae), а также нескольким видам бабочек, например стеклянниц. Не требует пояснений, что и короеды, и остальные ксилофаги защищены от паразитов и хищников куда полнее, чем филлофаги, а поэтому могут создавать пусть и малые, но длительно существующие очаги массового размножения. Своевременное их обнаружение и удаление зараженных деревьев — важнейшая задача сохранения леса, так как такие очаги имеют тенденцию к сгущению и расширению (лучшая биоиндикация — через наблюдение за работой дятлов, которых только из-за этого от иных наблюдателей стоит особо оберегать в лесу, так как вредители-то скрытые). К тому же дятлы и строители дупел, столь необходимых многим воробьиным. У дятлов на обследование стволов уходит не менее 10 ч в сутки со скоростью 1 м² за 25 с, т. е. 1440 м² в день. На долбление же требуется более 70 % их рабочего времени. Личинок из ходов они добывают очень ловко с помощью особо удлиненного языка. Однако не нужно забывать, что с помощью его же они сильно опустошают и муравейники. Если же дятлы и лесники не справляются, то вначале появляются малые очаги из нескольких видов короедов — олигоксилофагов, перерастающие в огромные повальные очаги поликсилофагов, пожирающих многие породы. Этот радикальный ход природы на-

ступает в случае пусть и не сильного, но обширного и, главное, многолетнего поражения леса или нарушения автогенных режимов его существования.

В целом же мы видим, что частокол стволов несет столь своеобразную биоту низших растений, ксилофагов, а, главное, птиц, что он вполне заслуживает и особого его выделения в генетическом профиле леса. Вместе с тем, требует особого и методически своеобразного к себе внимания в логиках нашего совыживания с лесом.

Биогеоценотические последствия деятельности филло- и ксилофагов всего древостоя. Мы могли уже не раз убедиться в том, что если какой-либо организм что-либо поедает или от чего-то обороняется, то этим обязательно начинают пользоваться другие организмы, причем таким образом, что весь процесс вскоре оборачивается через весь биогеоценоз на пользу именно как будто страдающего звена этой цепочки. Это необходимо помнить, когда мы хотим объективно оценить роль насекомых, которые в обычно категоричном просторечии именуется вредителями. Проследим это в лесу.

Лист содержит много питательных веществ, но в процентном отношении преобладают все же грубые целлюлозные оболочки и склерениматозные ткани, а также такие защитные вещества, как танины (о характере которых можно судить потому, что именно их используют для дубления кож) и сопровождающие алкалоиды и флавоноиды. Очевидно, что вещества эти опасны и для микроорганизмов и их из пищи необходимо изъять. Они или выводятся из тела гусениц выделительными мальпигиевыми сосудами, или локализуются в мощном жировом теле насекомых, часть которого служит большой «почкой» накопления. Целлюлозно-пектиновые конструкции листа оказываются разгрызанными. Потребляются лишь наиболее легко усвояемые вещества (при обилии пищи это наиболее экономная стратегия) и коэффициент усвоения пищи поэтому не поднимается выше 30 %, при 60—85 % у позвоночных. В итоге образуется большая масса экскрементов, слепленных из измельченного материала, а следовательно, и с удешевленной внутренней граничной поверхностью. Масса и для автолиза, и для аллогенных ферментов, причем в значительной мере без химической обороны против бактерий, которые в этой ситуации очень быстро и множатся, и разлагают массу, не в пример быстрее этих процессов в обычном листовом опаде. С крон идет постоянный дождь таких ферментативно активированных экскрементов, который можно даже услышать и увидеть, подстелив под кроны простыню. По подсчетам П. М. Рафеса [1964], в дубравном очаге непарного шелкопряда за 4 года масса съеденных листьев составляла 70 % от распускавшихся, а масса экскрементов (более 7 г/га), причем даже в отношении листопродукции ненарушенного леса составляла 25 %. Это могло означать повышение поступления в подстилку одного только азота на 80 %. Если вспомнить, что лес надолго консервирует азот, то такое формирование круговорота его и других элементов-органогенов можно рассматривать как омолаживающий автостресс лесного биогеоценоза, инициируемый разложением как филло-, так и ксилофагов. Такое же значение имеют и умеренно частые и локальные лесные пожары, что особенно чет-

ко показано американскими исследователями и пропагандируется Ю. Одумом [1986].

В этом легко убедиться, если учесть измеряемые днями разложение и минерализацию этой экскрементной массы, против 6—9-летней обычных опавших листьев. Более того, есть убедительные данные о том, что инокуляция активной микрофлорой экскрементов поднимает общую микробную активность уже на вторые сутки в 40 раз, а общее ускорение разложения до конца одного лета достигает 50 %.

Так как активация микрофлоры почв филлофагами совпадает с освещением леса ими же, то это создает предпосылки для роста трав, способствующих образованию гумуса. В конечном счете лес, а особенно его подрост, вскоре получают компенсацию своих утрат в виде улучшений условий роста, приходящую как снизу, так и сверху. К тому же многие травы нектароносны и поэтому просто необходимы и для жизни, и для увеличения яйцепродукции у перепончатокрылых насекомых-паразитов. Так создаются предпосылки для усиления регуляторов численности филлофагов.

Меняется и архитектура древостоя. Филлофагами часто особенно сильно поражаются господствующие экземпляры деревьев, а это дает возможность отставшим на следующий год подтягиваться в росте и уплотнять зеленый полог леса. Может меняться и форма крон, а с нею перераспределение дождевой влаги в лесу, что вместе с пятнами освещения полога и удобрения почв экскрементами ведет к ускорению формирования наиболее устойчивого смешанного леса. Все это нужно учитывать и использовать как симптомы возможных негативных отклонений в жизни леса, но никогда не следует деятельность консументов в лесу сразу «душить в зародыше», а лишь тогда, когда становится ясно, что из него начинает появляться не пользователь и создатель леса, а всепожирающая опухоль, вырвавшаяся из эластичных пут всего лесного биогеоценоза.

ГОРИЗОНТ ПОДЛЕСКА

Это как бы сад в глубине леса. Он не превышает в высоту 4—6 м.

Комплекс биогеоценологических адаптаций к жизни в глубине леса. Его деревца и кустарники не торопятся догонять в росте ярус древесных крон, а напротив, как бы стремятся скорее развернуть пошире свои кроны в основном теневых листьев для использования остатков света. Этому соответствует способность этих растений не вытягивать основной ствол, а разделять его на несколько и низко ветвиться. Уменьшение корнелистового расстояния обеспечивает повышение общей интенсивности фотосинтеза по сравнению с деревьями примерно в 2,5 раза [Казарян, 1990]. Особенно густые заросли образует малина, корни которой все срастаются друг с другом и побеги, отплодоносив, на второй год отсыхают, сменяясь новыми. Да и веточки у нее зеленые, фотосинтезирующие, в общем, это кустарник, уже демонстрирующий эволюционный переход от деревьев через кустарники к травам. Так в целом решается проблема построения второго полога в глубине леса и полога очень плотного из широких, горизонтально

расположенных листьев, но всего 20—40-летнего, т. е. втрое более молодого, чем лес.

Вторая проблема этих растений — опыление в глухом лесу без ветра. Выход — усиление энтомофилии*. Вспомним крупные шапки соцветий рябины, калины, боярышника и др. Они белы, пахучи и образуют к вечеру неподвижные облака ароматов, а потому в полумраке легко обнаруживаются ночными бабочками, гусеницы некоторых из них — филлофаги этого же яруса. Кроме того, разнообразные сложно устроенные железистые нектарники производят огромное количество нектара. Только одним цветком за время цветения выделяется около 4 мг нектара. Большей частью нектарники располагаются на чашелистиках в основании лепестков венчика, в стенках завязи, на цветоложе или специализированных нектароносных дисках. Форма их также бесконечно разнообразна и, конечно же, является результатом коадаптивной эволюции нектарников и насекомых опылителей: это и трубчатые образования, мясистые железистые образования, лепестковидные выросты и т. д. Интересны соцветия калины как будто с особенно крупными цветками по краям, но они пустоцветы и играют роль лишь белых фонарей, привлекающих насекомых, увеличивающих посадочную площадку.

Третья проблема — распространение семян. Решение — переход к опылению птицами**, или орнитофилии. Для этого у них формируется яркая ягода, как бы кричащая: «Съешь меня». А съесть есть что, так как в питательной ткани чаще всего накапливаются в виде крахмалистых зерен углеводы, липиды в виде капелек масла, белки и, что особенно важно, — фитин, имеющий фосфорную основу и ответственный за стимуляцию обменных процессов при прорастании семян. Помимо запасных питательных веществ в плодах, как правило, содержится большое количество витаминов, сахаров, органических кислот, минеральных элементов. Только в малине на 100 г массы приходится калия — 224 мг, кальция — 40, магния — 22, фосфора — 37, железа — 0,9 мг. Из витаминов больше всего в ней С, А, РР, есть В₁ и В₂. Все это повышает не только питательные свойства, но и вкусовые качества ягод.

В погоне за ягодами многие птицы совершают зимой дальние миграции. Сохранение ягодного подлеска (и, конечно, ягод) даже на небольших участках — важнейшее средство выручать птиц больших лесных пространств зимой. Мякоть ягод у летящей птицы переваривается быстро. Так, у свиристелей, питающихся плодами дикой яблони, боярышника, рябины, прожорливость необыхновенная. Стая свиристелей как по мановению волшебной палочки может оставить полностью обобранное от плодов дерево рябины за несколько минут. Глотают они плоды не раскусывая, целиком. Через их кишечник пища проходит максимум за 10 мин. Семена сохраняют хорошую всхожесть, быстро весной прорастают, удобренные пометом свиристелей.

* Лишь орешник ветроопыляем, но очень рано, когда еще лежит снег, а лес вокруг сквозист.

** Лишь орехи переносят белки. А в дубравах сойка переносит довольно тяжелые желуды практически в недоступные для человека места, да и самой ей там присесть негде, а дубки растут.



Но, к сожалению, выясняется, что около $1/5$ части семян все же в желудке птиц теряет всхожесть. Что же, крылатый перелет косточек и семян к месту новой жизни дорогостоящ, а порой и долгов. Так, в Сибири отмечены многочисленные возобновления сосны сибирской на обширных гарях за 12—15 км от леса из этой породы. И основной сеятель и пахарь в этом ответственном и архиважном деле — неумолимая кедровка. Это связано с тем, что семена у этой породы тяжелые, отлетать далеко от материнского дерева не могут, а падают тут же под дерево на упругую моховую подстилку. Прорасти же они могут только достигнув земли. Вот об этом и заботится кедровка, устраивая себе запасы на зиму. Кроме того, есть еще ряд достоинств, которые проявляются, когда мы видим зарастание ягодными кустарниками обширных лесосек, было бы только в лесу место, где птицы могли бы вкусно поесть или когда мы видим всходы этих кустов в лесу плотными куртинами вокруг выворотков упавших деревьев, на которых птицы любят выбирать присады. Достаточно сказать, что количество их экскрементов с семенами здесь достигает 10 кучек/м² и более, что раз в 30 больше, чем под сплошным пологом. Стоит подумать о том, как можно помочь этим птицам в выполнении ими такой биогеоэкологической функции.

Остальные обитатели и потребители продукции подлеса. Здесь гнездятся многие специфические виды птиц, в основном насекомоядных и способных кормиться на земле. Ремез, крапивник, соловей, зорянки, гнезда которых не только отлично замаскированы среди оснований стволиков кустов, но часто и полностью закрытые, в отличие от чашеобразных — у обитателей крон (рис. 27). Защита этих птиц от кошек остро необходима, особенно у населенных мест. В частности, желательна посадка плотных зеленых изгородей. Подлесок — как бы лес в лесу и по-своему замкнутая среда обитания зайцеобразных и копытных. С этим связана уже отмечавшаяся конструктивная особенность кустарников. У них по сути дела нет ствола и все запасные вещества откладываются в ветвях, которые расположены не высоко*.

Последнее наиболее важно зимой с ее приподнятым и приближенным к веткам снежным покровом. Особенно это важно для приземи-

* Ветви многих деревьев тоже питательны, но они не доступны. Поэтому для подкормки зайцев в лесхозах валят отдельные деревья, ветки которых иногда целиком оголяются от коры.

стых зайцев, которые съедают за зиму массу веток в 5—6 раз больше собственной, отыскивая самые сочные, подрезая и надгрызая около 40 % побегов, в том числе и в кронах деревьев, пригнутых к земле так называемой снежной кухтой. Этому очень помогает устройство их лап, вследствие чего давление зайцев на снег не более, чем у мелкой европейской белки. А вот охотница на зайцев лиса производит давление большее в 3—4 раза. В этом и состоит спасение зайца в кустах, где снег особенно рыхл. Конечно, важно и тактическое искусство зайцев, хорошо описываемое рисунком их следов. В ином положении оказываются косули и лоси, у которых давление на снег в 10—15 раз, а у оленей в 20 раз больше, чем даже у лис и они в снегу завязают. Их спасает достаточная длина ног и способность высоко их поднимать. И все же подвижность их ограничивается, и зимой они собираются в чашобах подлеска и молодняка, где значительная часть выпадающего снега остается на ветвях, в количестве около десятка на 1 га, что в сотни раз больше летней плотности. Поэтому, съедая в 60 раз больше собственного веса, они могут здесь наносить несомненный вред, особенно подросту сосны. Это стало особенно проявляться после массового отстрела волков, которые имеют меньше недостатков в преодолении снега перед оленями, чем лисы перед зайцами, особенно во время «весны света», когда образуется наст, который часто держит волка, но ломаясь под оленями, режет им ноги. Достаточно сказать, что в местностях, где водятся волки, лоси не живут более 15 лет, в то время как в доброй неволе — до 30.

Конкуренции между разными оленями особенной нет, так как косуля скучивает лишь вершинки, олень может удовлетворяться привершинкой, а лось и дальнейшей частью ветки. Однако нужно им и еще кое-что из самых верхних этажей леса. Это желуди под снегом, которые в следах своей матери находят и поедают олениа, повышая с помощью содержащихся в них биологически активных веществ сопротивляемость организма, в том числе и против простуды. По этой причине в местах массового сбора желудей для посева или повреждения их капрофагами популяция оленей приобретает шаткую возрастную структуру из-за повышающейся детской смертности. В целом в лесу с хорошим подлеском за год может оказываться потребленным 25—30 % от съедобной веточной массы. Это, в частности, означает накопление около 100 кучек экскрементов на 1 га, что может приводить к заметной консервации материала на путях разложения, так как в этих экскрементах остается половина энергии поглощенной пищи, а повышенная концентрация танина в них тормозит бактериальное разложение помета. Таким образом, хортофаги (гр. *chorios* — куст) в некоторых ситуациях могут изводить подлесок и подрост.

Исходя из сказанного, ясно, что выпас домашнего скота в лесу, а особенно даже отдельных коз, может оказаться губительным для рассматриваемого нами последнего древесного яруса*. Во всяком случае допустимо стравливание копытным лишь одной трети прироста. Между тем часто, а особенно в колхозных лесах и вблизи промышленных по-

* Козы обладают способностью дотягиваться до ветвей, становясь на задние ноги, но главное, подцеплять зубами кору и отдираить ее ленту до вершины.

селков можно видеть «прозрачный лес», масса крон которого стоит как на курьих ножках стволов, не увитых подлеском. В них много деревьев с искривленными стволами. Такие леса-калеки ждут сложного лечения. Может возникнуть вопрос, а как же быть с выпасом скота и производством молока? Сообщим для размышления, что есть опыт содержания на фермах лосей, дающих в год более 400 л молока в 5 раз более жирного, чем коровье.

ГОРИЗОНТ, ОБРАЗУЕМЫЙ ПРИПОЧВЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ

Несмотря на малую высоту, он имеет своеобразные и обильные не только флору, но и фауну.

Растения на «дне леса» существуют в условиях постоянного недостатка не только света, но даже и капель дождя, перехватываемых и древостоем, и подлеском.

Кустарнички успешнее других растений преодолевают эти невзгоды. Это брусника, черника, толокнянка и другие, отличающиеся сокращением корнелистового расстояния, куда более сильным, чем у кустарников подлеска [Казарян, 1990]. При этом почти все они отличаются наличием на их листьях специальных ловушек для капель дождя, заметных в виде многочисленных черных точек на нижней стороне листьев, в которых расположены особые водовсасывающие колен. Отличаются они и насыщенностью цвета кожистых теневых листьев, богатых хлорофиллом, а также долгим неопадением, почти вечной зеленостью листьев. Все это позволяет им приступить к вегетации сразу по выходу из-под снега и тем преодолевать краткость теплого периода, усиливаемую затененностью лесным пологом. Так в тайге реализуются адаптации предков этих растений к жизни в глубине тропических дебрей.

Цветки у них, как в подлеске, светлые энтомофильные, особенно интенсивно опыляемые самцами шмелей, которые именно на них и оставляют свои запаховые брачные объявления для самок. После свадобок самки обычно гнездятся в норках всегда многочисленных на ягодниках кустарничков мышей полевых, о которых мы скажем ниже. Распространение семян ягод почти исключительно орнитофильно.

Чудесен ковер из розоватых, как бы фарфоровых колокольчиков цветков брусники, но он мог бы быть куда богаче, ибо одно растение-це набирается сил цвести лишь один раз в несколько лет, а в один год цветет лишь 2 % из них. Так тяжела пята всей массы леса. Спасает лишь интенсивное вегетативное размножение, со всеми его последствиями для генетического фонда и быстрое разрастание корневищ по горизонтали при условии долголетия этих древесных гномиков. Если отдельные побеги живут 5—6 лет, то все растение-це дольше некоторых деревьев — до 200. В хвойных лесах с особо непроницаемым покровом не выдерживают даже кустарнички и всюду расстилается неприкрытая подстилка из опада, но приглядевшись, можно и в этих мертвопокровных лесах обнаружить немало свечеобразных и изумительно пахнущих растений, именуемых в народе «ночными красавицами» (что нам говорит уже о многом), а в науке — грушанками за их листья, напоминающие по форме листья груши. Они имеют хо-

рошо развитое корневище, расположенное в приповерхностном горизонте, а порой и в самой подстилке, что собственно вообще характерно для еловых лесов. Семена очень мелки и масса их составляет миллионные доли грамма, поэтому они разносятся ветром.

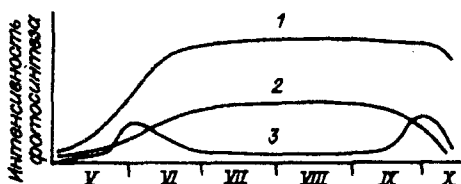
Растения-сапрофиты — еще одна удивительная группа в этих тенистых лесах. Среди того же семейства грушанковых можно назвать подбельник, его еще называют вертляница. К сапрофитам относятся и маленькие орхидеи — ладеян и надбородник. Все они лишены зеленой окраски, а в период цветения где-то в середине лета появляются их бледно-желтые или кремовые надземные побеги, совсем без листьев, а их место занимают мелкие чешуйки. Эти удивительные растения не могут самостоятельно синтезировать органические вещества и берут их из разлагающегося органического опада. Этому в значительной степени способствует прекрасно развитая микориза, которая интенсивно оплетает и пронизывает подземные корневищеподобные органы и этим усиливает граничную поверхность, стимулирует поступление питательных веществ в растение, а также способствует улучшению азотного обмена. Широко развитый сапрофитизм, видимо, результат крайне жестких условий освещения в нижнем пологе елового леса. Кстати, микориза на грушанках была описана еще в 80-е годы XIX в. Ф. М. Каменским и долгое время считалась специфическим атрибутом корневых систем грушанковых, а уж потом была описана как весьма распространенное явление в органическом мире.

Травы, вообще свойственные лиственным лесам и относительно разреженным и светлым лесам Сибири, отчасти подражают кустарничкам, с той лишь разницей, что их надземная часть перед зимой почти начисто отмирает, а цветут они на стадии индивидуального развития, соответствующей младенчеству деревьев [Тахтаджян, 1967; Казарян, 1990]. К таким травам можно отнести почти стеляющийся копытень с очень широкими и темными листьями, приподнимающиеся вверх белоцветущие ландыши, а также похожие на них купены, формирующие алые ягоды, майник двулистный, кислицу. Кстати, кислица — уникальное растение еловых лесов. Она складывает свои тройчатые листочки и «засыпает» не только при наступлении ночи, но и когда жарко и надо экономить воду. Устьица у нее находятся на нижней стороне долек листа, и сворачивая их, она помещает устьица как бы во влажную камеру, уменьшая испарение. И еще одна причуда — помощница от яркого света у кислицы есть: она активно перемещает хлоропласты так, что они располагаются под скользящим углом к падающему лучу солнца. Она ведь любит рассеянный свет, а на ярком, прямом хлорофилловые зерна разрушаются.

Есть еще одна интересная группа растений в лесу — весенние и осенние эфемеры. Они нашли себе место под солнцем в безвременье. Ранней весной, когда лес еще не оделся зеленым убором ажурной листвы, они уже появляются под пологом леса, а в темнохвойных лесах, как правило, по обочинам леса, по прогалинам, опушкам. Это медуница, гусиный лук, фиалки, сныть, проломник, крупка, а по осени — безвременник и др. Интенсивность увеличения продуктивности этих растений по мере увеличения солярной освещенности куда больше, чем у деревьев, но реализуется она,

Рис. 28. Сопоставление сезонных изменений интенсивности фотосинтеза деревьев и эфемерных лесных трав с таковой на лесных лугах.

1 — луговые травы; 2 — деревья;
3 — лесные травы-эфемеры.



обеспечивая цветение, благодаря светоперехвату деревьями лишь весной, когда лес еще сквозист и осенью, когда он теряет лист (рис. 28).

У большинства растений елового леса хорошо развита подземная система, представленная сетью прекрасно разветвленных корневищ, оплетающая во много ярусов всю приповерхностную часть почвы как жизненного пространства. Попробуй поднять растеньице черники — не тут-то было! Поднимается целая группа таких растений, связанных между собой шнурами-корневищами, длина которых может превышать 3 м. Это и способ вегетативного (подвижно-вегетативного) размножения. За один сезон такие корневищные растения, как кислица могут дать подземный побег в 13 см, ландыш — 25, а грушанка — даже более 40 см. Некоторые растения приспособились тоже размножаться вегетативно, но не подземными, а надземными побегами — усами, как костяника, длина такого уса может быть до 2 м и более. Так что зона контроля жизненного пространства у этих растений огромна. Они и держат ее надежно, живут как правило куртинками, в которые вряд ли внедрится «чужак». Задуют корневищами, надземной массой побегов и не дадут и без того мизерного лучика света. Ан не поможет, то в ход пустят и различные фитонциды, колины или другие ингибирующие вещества. Что ни говори, а вегетативное размножение — великое благо для этих растений. С одной стороны, за счет большой вегетативной подвижности всегда можно успеть на освободившееся место под солнцем, когда вдруг упадет старое дерево и небольшое пространство лучше, чем другие будет освещаться солнцем. С другой стороны, опять же рассчитывать только на перекрестное опыление — занятие ненадежное. Ветра почти не бывает, насекомых-опылителей тоже мало (но для них приготовлены белые окраски цветков на фоне темной зелени!), да и самоопыление не всегда надежно. Ведь в постоянной тени деревьев цветение подавлено, а если цветение активное, то не все опылены, а если и опылены, то семена не все развиваются (или из-за недостатка света, или из-за того, что не все достигают поверхности почвы и тонут в подстилке, так и не добравшись до родной земли-матушки). Так что, как ни говори, а вегетативное размножение надежно. Однако справедливости ради надо отметить, что тот мизер семян, который и вызревает, вполне достаточен, чтобы поддержать генетическую надежность популяции в целом.

Но надо позаботиться и о распространении семян. Копытень европейский приспособился распространять их с помощью муравьев, которые растаскивают их далеко от материнского растения, также приспособились и некоторые фиалки, выработав сладковатые бугорки на семенах, но для надежности в подавляющем большинстве они сами отстреливают семена из коробочек, причем на расстояние в 3—5 раз

большее, чем высота растения. Так же распространяет семена и кислица. Майник двулистный, из орхидей — гудисра, а также грушанки формируют такие легкие семена, что даже в совершенно штилевой обстановке на дне леса они переносятся легким током воздуха.

Если в целом внешний вид лиственного леса сильно меняется по сезонам года, то темнохвойные леса, особенно еловые, как говорят «зимой и летом одним цветом»: они круглый год зелены. Половина видов растений елового леса — вечнозеленые, или, по крайней мере, уходят под снег в зеленом состоянии. Так что обитатели елового леса приспособлены к длительному вегетационному периоду. Еловая тайга вместе с тем — бореальный тип растительности, приспособленный к относительно короткому лету. В чем причина? В прошлом обитателей этих теневых лесов. Как пишет А. В. Кожевников [1954], родственники большинства видов еловых лесов — жители более теплых стран. Так, наиболее яркие представители этого типа лесов — брусника, черника, голубика — в тайге насчитывают всего четыре вида, тогда как в тропиках их более трехсот видов. Эта растительность более древняя, чем растительность лугов и лиственных лесов. Принято считать, что она сформировалась в условиях более теплого климата и длительного вегетационного периода — где-то в третичное время кайнозоя. Ей пришлось пережить тяжелые времена великого оледенения на юге, а затем ель вместе с ее свитой из вечнозеленых кустарничков и некоторых трав двинулась на обширные пространства Евразийского материка.

Богатства лесного травостоя и его сохранение. Мы видим, что несмотря на то, что адаптации лесных трав и кустарников, так сказать, как бы хватаются за все соломинки, жизнь их в лесу протекает на пределе. Поэтому любые антропогенные нарушения их существования чрезвычайно опасны. Конечно и потому, что для всей площади леса травы дают существенный вклад в круговорот веществ и в регулирование стока, но также они обеспечивают важнейшую из полезностей леса, как говорят лесоводы — цветы и ягоды. О выпасе мы уже говорили, но не меньшая опасность — это бродячий человек, собиратель букетиков едва успевающих раскрыться цветков, тут же вынужденных кончать цветение. Но главное — это повреждение ягодников, особенно в случае вычесывания ягод совками подчистую вместе с веточками с небольших участков. Не нужно при этом забывать, что если в Европе лесная ягода большое лакомство, то в Сибири, где витаминная диета в дефиците, она просто жизненно необходима как нешуточный местный фактор выживания. Ягода поддержала и экономическое развитие Сибири, так как стала первым продуктом вывоза из нее после построения Транссибирской магистрали, впрочем, как и грибы. Ягоду в то время собирали на участках, получаемых по лицензии на несколько лет. Грибы же косили косой, не повреждая мицелия. Теперь же вокруг городов ягода сплошь истребляется нашествиями людей с коробами, орудующих совками без всякой оглядки, особенно, когда она представляет коммерческий интерес. Урожайность лесных угодий за последние годы на доступных для сборщиков площадях упала в 3—4 раза и при малом темпе роста лесных кустарничков практически не восстановима. В то же время в глубине тайги

сбор не организован, лесничества вынуждены больше заниматься попустительством леспромхозам. Между тем мы должны научно заниматься сохранением и разумным использованием всех полезностей леса, оценочная стоимость которых по Сибири не меньше стоимости добываемой древесины. Это касается и ягодников, которые, как показывает опыт Уральских лесничеств, могут с успехом и культивироваться. Даже думая о лакомстве, не нужно забывать, что лес — это система, существующая только как целостность всех ее равночленных частей, хоть некоторые из них, как, например, брусника, выглядят так ничтожно под гусеницами трелевочного трактора. Лес мы должны хранить не только для мебели, но и для радости глаз, вкуса и обоняния.

Мхи, будучи рекордно теневыносливыми и способными в анабиотическом состоянии переносить засуху, а также и аккумулировать влагу прямо из воздуха, могут в отличие от большинства трав оказывать на хвойный лес большой напор. Во-первых, не допуская проростки семян до почвы и совершенно глуша травы, а во-вторых, накапливая избыточную влагу, которая, вытесняя из верхнего слоя почвы воздух, ведет к отмиранию древесных корней.

В равнинной западно-сибирской тайге со слабо врезанными долинами рек эта опасность проявляется на огромных пространствах. Там, где этот процесс только начинается — насчитывается 5—8 видов мхов, популяции которых носят инвазийный характер и покрывают около 15 % поверхности почвы. Накапливая влагу, они создают условия для поселения еще 25 видов с общим покрытием уже порядка 85 %. Мхам для роста нужна влага, так как половой процесс у этих древнейших обитателей суши проходит (по образу и подобию их далеких водорослевых предков) если не при избытке воды, то по крайней мере, при наличии капельно-жидкой воды. Не случайно про них говорят, что у них «ноги в воде, а голова на солнышке», имея в виду, что когда идет половой процесс, нужна вода, а когда пришло время созревания спор, то нужен сухой теплый воздух, да еще с ветерком. Эти растения в значительной мере амфибиальной природы. Они способны накапливать воду про запас в специальных гиалиновых или водозапасающих тканях, поглощая ее всей поверхностью тела и удерживая долгое время.

Рекордсменами в этом отношении являются сфагновые мхи, удерживающие влагу массой в 20 раз больше, чем их собственная. Так среди лесов на слабо дренируемых водоразделах создаются верховые болота. В то же время они могут переводить поверхностный сток вод в подземный, предотвращая эрозию почв. Понятно, что мхи могут многократно и на огромных пространствах усиливать даже малые и даже точечные, подчас нечаянные нарушения дренажа человеком, а напор этой биогидрологической «Горгоны» останавливать буквально нечем. В то же время необходим квалифицированный мониторинг за состоянием моховых покровов на больших пространствах леса.

Животная жизнь на дне леса в отличие от растительной бьет ключом, потребляя местную фитопродукцию и падалицу из крон. Здесь как бы находят свое полное призвание мелкие грызуны — полевки (подсемейство *Mikrotilinae*) (рис. 29), похожие на короткохво-



стых и круглолицых мышей. Они наедаются зелеными частями (70 %) и ягодами (10—40 %) местных кустарников, сохраняющимися и в снегу, который одновременно защищает от холода полевки, проделывающих в нем ходы (причем в несколько ярусов). Летом они имеют возможность всюду находить убежища и легко сооружать неглубокие норки и ходы, выбросы из которых за год порой покрывают 15 % поверхности почвы. В то же время и сами полевки обладают рядом достоинств. Главное — отличный аппетит: дневная норма кормов больше собственного веса и активное переваривание благодаря мощной слепой кишке. Отсюда высокий уровень обмена и, соответственно, температуры тела, дающие им летом возможность ночной активности и даже вынуждающие их селиться на более влажных теневых участках. С этим же связано и половое созревание уже в месячном возрасте и всего лишь 18-дневная беременность, т. е. до 7 помётов по 10 детёнышей в год и со сменой поколений за пару месяцев.

Естественно, что столь быстро восстанавливающаяся добыча очень хороша для ряда хищников. Это к весне постоянно «мышкующие» лиса, соболь и горностай, преследующие полевки в снегу и в норках. Все они способны в весовом выражении уничтожить до 80 % годового прироста. Несмотря на это, населенность подолгу остается большой (до 1 кг/га), что составляет около 80 % от общей биомассы леса. Напряженной остается и популяционная структура. Достаточно сказать, что диаметр индивидуального участка всего 3—4 м, а расселение модели невозможно более, чем на 20—30 м в стороны.

Даже такой жесткий территориализм не может удержать популяцию от перенаселения в годы так называемых мышинных напастей. В отличие от насекомых «благотворный и прозорливый» эффект группы у млекопитающих отсутствует. Вместо него в этой ситуации развивается эффект массовости [Шилов и др., 1977], или популяционный стресс, драматический и даже губительный, но все же преодолимый. О нем мы уже упоминали в связи с явлением волн жизни, но полевки дают классические примеры его проявления, поэтому здесь мы рассмотрим особенности его протекания, в том числе стадии терминала и релаксации.

Популяционный стресс* как следствие перенаселения возникает не на основе голода (есть опыт с подкормкой), а на основе разруше-

* Состояние общего физиологического стресса с сопровождающим синдромом заболеваний применительно к патологии человека разработано в 1938 г. Х. Селье, но применено к целым популяциям животных в 1950 г. Ю. Ю. Христианом, однако впервые он был вскрыт именно для грызунов еще в 1931 г.

ния информационных полей (в понимании Н. П. Наумова [1973]). Ибо чем выше плотность, тем больше стираются нейтральные зоны между участками и уже нестерпимо большая часть накапливаемой энергии тратится на охрану границ этих участков.

Нарушение границ индивидуальных участков, потерявших свои буферные зоны, ставит полевок, в первую очередь самцов, в непривычную обстановку. Частота дыхания у них возрастает вдвое, опытное подавление его достигается все меньшими дозами экспериментальных препаратов. Местные самцы-доминанты затравливают, приводят к гибели, часто убивают одних субдоминантов, другие же, идя по направлению наименьшего сопротивления, эмигрируют в даль от популяции. Пришлые доминанты, плохо осваиваясь в чуждой обстановке, выступают как особи подчиненного ранга. Учащаются стычки, увеличивается подвижность. Не меньшее значение стимулятора имеет один только внешний вид собрата-соперника и даже его следы, которые делаются в такое время особенно пахучими. Кроме того, все эти сигналы возбуждают выброс из задних отделов мозга и из гипофиза адреналина в кровь, а из гипоталамуса кортико-либерелинов, образующих адренокортикотропные гормоны. Увеличиваются размеры надпочечников и производство в их коре повышенного количества кортикостероидов, поступающих через кровь опять в мозг. Так образуется саморазгоняющийся вихрь: потеря ориентации, искаженное сенсорное восприятие — стимуляция возбуждающих гормонов — аномально активное поведение — умножение сенсорных сигналов. Наступающее выедание ресурсов через голодание тоже включается в стимулирование подвижности. Между тем у полевок начинает падать иммунитет и наступает гибель, например, от туберкулеза. В то же время, по мнению многих, на базе «передозировки» возможна гибель зверьков и вследствие падения содержания сахара в крови, судорог и очаговых некрозов в печени.

В результате всего этого уменьшается количество самцов при сохранении самых агрессивных, в том числе и к самкам. Именно самки испытывают и приносят через своих детей главные невзгоды популяции. Вначале при частых встречах с самцами, особенно чужими, наблюдается блокирование беременности и аборт. При этом здесь оказывается достаточным уже только запах самцов. Далее начинает наблюдаться как бы глухота к просительным сигналам их детенышей и отказ от физической ласки, а потом и от кормления их. Наконец, часто наблюдается и детоубийство. При этом более всего выживают малоплодовитые или мало выкармливающие потомство самки. Но этим дело не ограничивается. По мнению Дж. Кристиана [Kristian, 1963], выжившие потомки на 2—3 поколения сохраняют полученные в раннем детстве ослабление роста и аномалии поведения³, что продляет стресс и спад численности. Более того, по мнению Ю. Н. Ченцовой [1969] и Г. А. Штоля [Stol, 1972], сохранение небольшого количества самцов и при том сплошь доминантных, стремящихся к покрытию большого числа самок, приводит через имбридинг к снижению гетерозиготности, а значит и к увеличению дегенеративности популяции, передающейся по наследству. В сокращенном виде такой характер популяция принимает почти всегда во время зятяжной осени.

Но все это проходит, стираются стрессогормональные сдвиги физиологии, сенсорики и поведения, регенерирует кормовая база, наступает «весна» популяции. В местных поколениях умножается число плодovitных и «чадолюбивых» самок. Возвращаются издали эмигрировавшие неагрессивные самцы (или их потомки). Складывается ситуация, характерная ежегодно для весны.

Таков цикл волн жизни мышевидных дна леса в его основном автотенном выражении. Картина, как можно видеть, не очень веселая. Однако не нужно думать, что полевки не «знакомы» и с совсем иной реакцией на запредельное увеличение плотности, хорошо отработанной у насекомых. Осенью, с естественным угасанием размножения, они отступают к удобным для перезимовки местам, например, к стогам. Здесь стычки делаются короткими и редкими, а затем число агрессивных реакций вообще сокращается в 3—4 раза, увеличиваясь лишь при появлении новых пришельцев, между аборигенами же устанавливается так называемый груминг, основанный на дружеских физических контактах, и жизнь по правилам «общительности», как это называл П. А. Кропоткин, привыкание к которым помогает не только преодолеть сезонные невзгоды, сохранить численность, но и изжить к новому лету поведенческие следы прошедшего стресса. Заметим в заключение, что для поддержания здоровья полевок очень важны обретенные в снег клестами шишки, получившие у лесоводов название «кислых» и, конечно, не прорастающие, но снабжающие этих припочвенных грызунов неизменными веществами, синтезированными на вершинах крон. В орешках содержится до 60—70 % жира, белков — до 20 %, крахмала — 12, пентозанов — 2, клетчатки — 4 % кроме того, минеральные элементы (зола) и в том числе микроэлементы, а также витамины В и D [Тарасенко, 1976].

Другие млекопитающие тоже пользуются благами собирания пищи на дне леса. Это кабаны, не только роющие корни, но и поедающие, как известно, желуди, буковые орешки и, конечно, дикие яблоки и груши — до 1,5 тыс. шт. за присест. Не брезгают этим и медведи, «жирующие» на ягодниках, и барсуки, делающие это за счет насекомых, идущих на зимовку, а потом, как и другие лесовики, на длительную спячку в подстилке и в почве.

Так завершается накопление фитопродукции и ее деструкция в фотосинтезирующих горизонтах леса, обеспечивающих действие процессов, формирующих генетические горизонты почв, начиная с подстилки.

ПОДСТИЛКА КАК ПРОСЛОЙКА МЕЖДУ ВОЗДУШНЫМ И ПОЧВЕННЫМ ГОРИЗОНТАМИ БИОГЕОЦЕНОЗА

Она накапливает всю рано или поздно отмирающую и опадающую фитомассу леса, включая и его стволы.

Валежник целых стволов наиболее заметен и к 20 годам жизни леса составляет, например, в ельниках порядка 80 т/га. Это достаточно велико для того, чтобы образовать в не трогаемом человеком лесу целую труднопроходимую решетку «горизонтальных» стволов, так как их разрушение вследствие насыщенности смолой и благодаря

слабому контакту с влажной почвой из-за опоры на ветки занимает 50 лет и больше. Очевидно, всюду увозя ветровал, мы, подобно тому как убирают солому на полях, отбираем у леса существенную часть возврата им органогенов к своим корням*.

Естественно, что здесь заводятся и своеобразные белки-бурундуки, оживленно бегающие по этим стволам у земли и имеющие продольно-полосчатую маскировочную окраску. Они гнездятся под упавшими стволами и питаются обычно семенами, но в отличие от обычных белок, также и ягодами, делая пятикилограммовые запасы для питания бесплодной весной уже после длительной спячки.

Деструкция ветровального ствола начинается с того конца (часто вершинного), который соприкасается с сырой землей. Пионерами оказываются грибы, активнее всего внедряющиеся там, где жили или еще продолжают свою деятельность одни короеды**. Затем поселяются другие группы грибов, образующие вначале так называемую белую, а затем и красную гнили, т. е. разложение древесины грибами-ксилотрофами происходит поэтапно. Это имеет огромное значение, так как не только очищается лес от мертвых остатков, но и идет разложение сложных органических веществ, таких, как клетчатка, лигнин, а это в свою очередь связано с миграционными циклами углерода в природе. Как же происходит процесс деструкции? Ослабленные деревья поражаются облигатными или факультативными грибами-паразитами, после же отмирания ствола эти грибы ведут себя уже как ксилотрофы, использующие для своих нужд, в основном нужд азотного питания, мертвое органическое вещество с помощью обширнейшей сети ферментов. На первом этапе деструкции в работу вступают в основном актиномицеты и несовершенные грибы, которые используют наиболее легко доступные для разрушения вещества и подготавливают почву более мощным разрушителям, какими являются базидиальные грибы, такие как широко распространенные в наших сибирских лесах вешенка обыкновенная, кориолус бархатистый — с однолетними плодовыми телами — вызывают так называемую гниль древесины. За ними идут трутовики: плоский и окаймленный, имеющие уже многолетние плодовые тела. Это самые активные деструкторы, чему способствует удивительно обширный ферментативный аппарат. Только у трутовика имеется более 19 ферментов, среди которых целлюлаза, разрушающая клетчатку до глюкозы; пектиназа, амилаза, ксиланаза участвуют в разложении углеводов; ферменты группы полифенолоксидаз ответственны за расщепление лигнина — наиболее сложного органического вещества и в то же время наиболее широко распространенного циклического соединения. Как отмечают А. М. Жуков и Л. С. Миловидова [1980], в наших лесах наиболее сильными разрушителями являются трутовики, в результате работы которых потеря

* Теперь такое можно увидеть, кроме картин Ивана Ивановича Шишкина («Лесная глушь», 1872), разве что в лесах, заповеданных еще в прошлом веке, каков, например, Строгановский лес в Новоисетском заповеднике.

** Часто высказываются опасения, что упавшие стволы могут сыграть роль рассадников для короедов. Действительно. Но короеды эти уже тех видов, которые нацелены на разрушение мертвых или полумертвых стволов и поэтому важны именно как ускорители возврата органогенов в почву. Они, однако, могут попортить заготовленную древесину, но если ее хотят использовать, то с вывозом необходимо поторопиться.

сухой массы древесины березы составляет за 120 дней около 80 %. Огромные потребности в азоте у этих грибов приводят к тому, что для образования спор одним плодовым телом трутовика настоящего в течение 20 дней требуется 41 кг древесины, а на аналогичные процессы плоским трутовиком расходуется около 35 кг древесины за сезон. Трутовики окаймленный и плоский вызывают бурую и беловато-желтую гниль соответственно. Группировки трутовых грибов обычно сопровождаются целой свитой других организмов — деструкторов, существующих за счет продуктов жизнедеятельности макромицетов и ускоряющих процессы деструкции древесины. Это микроорганизмы, бактерии, некоторые насекомые. Заключительная стадия деструкции древесины может протекать десятилетия и осуществляется уже подстилочными сапротрофами. К этой стадии от ствола остаются уже только контуры из наиболее прочных тканей — коры, а под корой практически уже труха, сверху же такой трухляк обильно заселен лишайниками, мхами, которые тоже вносят свою лепту в общий процесс деструкции. Установлено, что ствол, лежащий на земле, разлагается в 4 раза быстрее, чем сухостой.

Финал разрушения ветровала обеспечивают дождевые черви, заготавливающие сюда (как и на скалы) почвенную массу*.

Весь этот «конвейер тления» имеет и животворящее значение для появления подроста, для которого падающее дерево как бы прорубает в кронах световую щель, а затем подставляет и свою уже заземляющуюся спину падающим и прорастающим здесь семенам. Примеры этого встречаются часто, а подсчет взаиморасположения молодых деревьев в старом лесу выясняет повсеместное их вытягивание гуськом и приуроченность к следам залегания павших прародителей.

Так процессы, идущие в подстилочной прослойке, задают архитектуру будущего взрослого леса. Жаль, что наше неразумное отношение к валежнику лишает лес этого внутреннего механизма самопостворения.

Опад из листьев хвой, веток за 120 лет жизни ельника составляет массу примерно всемерно большую, чем валежник и достигает в ельниках более 500 т/га, что при отсутствии разложения могло бы составить спрессованный мертвый покров около 2 м толщиной. Завершение его при равновесии прихода и расхода наступает к столетнему (в быстрорастущих тропических лесах и к десятилетнему) возрасту. При этом сохраняющийся покров таков, что он может разложиться только примерно за 50 лет. Настолько стабилен запас веществ для небыстро идущего почвообразования в лесах умеренного пояса. В этой связи показательно, что если в тропиках масса ежегодного опада равна или даже в 10 раз больше подстилки, то в наших лиственных лесах она в 10 раз меньше, а в тайге даже в 15 раз меньше накапливающегося. Этот резерв хранит более 10 % «энергосодержания» всего лесного биогеоценоза (например, в лиственных лесах Карпат это 30—80 млн ккал/га [Голубец, 1985]).

* Если стволы, а особенно пни, не захватываются крупными черными муравьями из рода *Companotus*, которые изживают из древесины всех, а сами ее вентилируют своими ходами, то деятельность и грибов, и бактерий прекращается.

Существенно, что этот резерв сохраняется в состоянии подвижно-го равновесия при ежегодной мобилизации около $1/5$ энергозапаса подстилки и интенсивности общего ее дыхания, обеспечивающего за один средний летний день выделение $8 \text{ т CO}_2/\text{га}$. Это поддерживается гармоничным функционированием комплекса организмов-деструкторов.

Сукцессионные изменения. Названный комплекс постоянно разворачивается во времени в виде короткой сукцессии. В первые недели после опадения в листьях развивается набор неспорозных бактерий и некоторых сапротрофных грибов, а на его волне и одноклеточных животных, особенно раковинных амёб, как это убедительно показано литовскими педобиологами. Начинается выщелачивание и вынос полифенолов и дубильных веществ, а вслед за тем и массовое развитие несовершенных актиномицетов и грибов, являющихся главными образователями оплетающего подстилку мицелия, и появление истинных редуцентов — актиномицетов. Вслед за этим начинается становление набора животных сапрофагов. Достаточно сказать, что в 1 г подстилки разрастается до 80 пог. м мицелия и разводятся несколько сот микроскопических круглых червей-нематод общей длиной более 1 м , связанных с мицелием трофически.

Численность многоножек и личинок насекомых теперь достигает около десятка на кубический дециметр подстилочной массы, а низших насекомых — ногохвосток — порядка тысяч. Характерно большое число видов, каждый из которых способен перерабатывать только определенный сорт растительных фрагментов, отличающихся не только своей природой, но и определенным набором микроорганизмов, что происходит и при участии обильной симбиотической кишечной микрофлоры. Кроме того, здесь складываются и цепи питания одного вида экскрементами другого. Совместное действие членов этого комплекса весьма эффективно. Так, порции свежего опада, огражденные от проникновения всех членистоногих, в первый год, разлагаясь, теряют в весе в 6 раз меньше, чем в контроле, а в последующие годы во всяком случае в два. В тропических лесах этот зоокомплекс деструкторов чрезвычайно усиливается термитами (родственниками тараканов) со специальными кишечными симбионтами — разрушителями клетчатки. В результате опад немедленно разрушается и подстилка не успевает складываться. В то же время выпадение даже пары многочисленных видов уже способно нарушить весь конвейер и, как это показано ученицей М. С. Гилярова Б. Р. Стригановой [1980], сильно снизить скорость разложения всей подстилки, несмотря на сохранение общей ее населенности.

Некоторые из обитателей, особенно упоминавшиеся ногохвостки, активно поедают мицелий, снижая тем самым ингибирование грибами бактерий, именно которые, как известно, и формируют гумусовые кислоты, начинающие просачиваться из подстилки в почву. Этому способствует легкая проницаемость подстилки для воды, к тому же обогащенной органогенами при ее стекании по стволам и ветвям.

Стратификация. Масса подстилки составляет от 10 т/га у южной границы равнинных лесов до 60 у северной, а толщина соответственно от $2\text{—}3$ до 12 см . Верхняя часть ее все время подновляется, а ниж-

няя деструктурируется. Естественно, что в такой подстилке хорошо выделяются минимум три подгоризонта, роль которых меняется в зависимости от водно-кислородного режима. Из них на севере тайги наиболее весомы и богаты деструкторами два верхних, наиболее аэрируемых, в средней тайге два нижних, а в южной — только последний, самый влажный. Обилие мицелия одних видов грибов наиболее велико в верхнем, а других в нижнем подгоризонте, а сумма их приблизительно равна численности бактерий в нижнем. Фауна же сапрофагов наиболее обильна в двух последних.

Пресс хищников в горизонте подстилки осуществляют в основном жуки-жужелицы и стафилиниды (*Carabidae*, *Staphilinidae*), у которых личинки охотятся тоже в основном в пустотах двух нижних подгоризонтов, а взрослые снуют на поверхности, нападая как на выходящих из почвы после метаморфоза имаго, так и на идущих в нее на покой и метаморфоз личинок, т. е. контролируют сразу два потока, пользуясь граничным положением всего подстилочного горизонта. Во всем профиле подстилки для формирования почв наиболее важен последний из них, который носит название ферментативного и в который к тому же постоянно забрасывают почвенные агрегаты дождевые черви, способствуя переходу подстилки в собственно почву.

Итак, подстилка как аппарат возврата в почву и к корням более 85 % органогенов четко структурирована как во времени, так и в пространстве. Сверху с опадом приходит все новый материал, наращивая подстилку, а снизу вследствие разложения она все время как бы «подтаивает». Таким образом, она проявляет себя как гомеостатически хорошо отрегулированный «организм» «вечного хлеба», повседневно питающий лесные почвы, а через них и сам лес. При этом возраст каждого из трех горизонтов остается постоянным: 2,3 и 5 лет соответственно, а в сумме до 15 лет. Если деструктивное «подтаивание» тормозится, например, вследствие снижения доступа кислорода, подстилка начинает пухнуть вверх и стареть до 50 лет и более, перерождаясь в торфяник. Ясно, что вследствие своей зыбкости, подстилка леса требует к себе очень осторожного отношения.

Сохранение подстилки и валежника. Судя по всему, весь горизонт, вся подстилка во всей полноте сложности является главным функциональным гарантом устойчивости и саморазвития биогеоценоза в ходе роста леса. Между тем удаление подстилки из леса человеком касается не только ее валежника, о чем мы уже говорили, но и подстилки в узком смысле слова. У нас ее начинают использовать для компостов, а во многих районах Юго-Восточной Азии уже давно на благо сельхозкультур ее целиком вычесывают ежегодно из лесов. Между тем опыты в лесу показывают, что участки почвы, систематически лишавшиеся подстилки и опада в течение 2—3 лет, начинали деградировать [Карпачевский, 1981]. Есть основания полагать, что даже перемещение подстилок из-под одних деревьев под другие, снижает активность как ее самой, так и почв под деревьями в целом.

Достаточно губительной может быть не только корыстная заинтересованность в лесных подстилках, но и полное пренебрежение ими. Так, не нарочитое притаптывание подстилки в рекреационных лесах уменьшает не только ее объем и массу до 3 раз, но и не разложивша-

яся часть начинает составлять более 90 % массы. Это и понятно, так как обилие только одних насекомых-сапрофагов здесь сокращается в несколько раз. Наконец, даже ворошение подстилки тростями подрывает ее структуру, так как ведет к разрушению мицелия грибов и ферментативного горизонта.

Несомненно, подстилка, еще сохраняющаяся в лесах, но уже уничтоженная на нивах и добываемая на пастбищах, требует осмотрительного и, так сказать, обходительного отношения как родительница почв, особенно в густонаселенных районах.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ГОРИЗОНТЫ ЛЕСНЫХ ПОЧВ

Как мы отметили недавно, мощная лесная подстилка, если она «не пухнет», несмотря на бедность ее азотом, постоянно питает прикрываемую ею почву разными кислотами, в том числе и грибными, так называемыми креновыми, при безусловном преобладании гумусовых, а среди них фульвовых. Поставляют они и «осколки» циклического лигнина ($C_6H_5-C-C-C-$), способного и к сборке гуминовых кислот, и к их конденсации. Кислотность ($pH\ 3-4$) в сочетании с обилием осадков (100—500 и до 2—3 тыс. мм/год) создает предпосылки к промывному геохимическому режиму местных почв.

Промывной режим полно реализуется благодаря палеогеографическому прошлому полосы переноса влажного воздуха в северном полушарии. Она заполнена отложениями моренных глин, глетчеров и песков, обширных потоков талых вод ледникового периода, которые уже в то время были отмыты от карбонатов, обычно способствующих удержанию органики, и от мельчайшего адсорбирующего ила. Так, несколько десятков тысяч лет тому назад началось формирование бурых лесных и подзолистых почв [Герасимов, 1971, цит. по 1990]*, отличающихся низким плодородием для растений без стволов — накопителей элементов-органогенов. В то же время эти почвы хорошо дифференцированы на горизонты генетическим профилем древнейшим сохранившимся органическим веществом, датированным временем появления славян, возделывавших эти почвы, т. е. около 3000 лет (рис. 30).

Гумусово-аккумулятивный горизонт у типичных северных подзолов в мертвопокровных ельниках на песках в общем не выражен, представлен лишь обрывочными скоплениями гумуса, а в дерново-подзолистых почвах маломощен (до 5—10 см). Содержание гумуса 2,5—3 %, что в сопоставимом слое 0—20 см образует запас гумуса чуть более 50 кг/га, а это всего на 5 % более, чем в тундрах, но в 4, а по азоту в 7 раз меньше, чем в черноземе. Он содержит большую долю слегка торфянистого гумуса-модера и, соответственно, очень мало азота и много углерода ($C/N > 10$). Только в теплообеспеченных районах с лиственными лесами содержание гумуса почти достигает 5—6 %.

* Иннокентий Петрович Герасимов (1905—1985) — крупнейший теоретик, развивавший основные концепции В. В. Докучаева и в почвоведении, и в ландшафтоведении. Чрезвычайно много сделал для познания почвенных процессов и глобальной географии почв. Один из корифеев отечественной геоморфологии и особенно палеографии четвертичного периода. Более тридцати лет он был руководителем Института географии АН СССР.

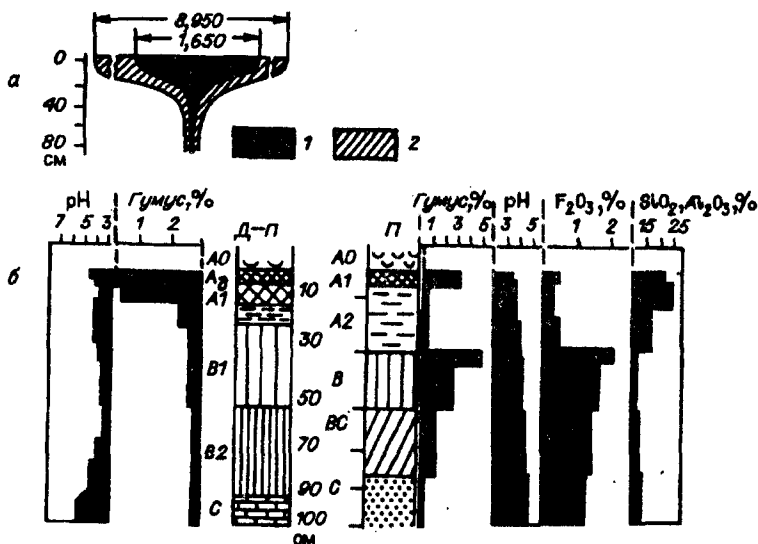


Рис. 30. Генетические профили почв и распределение микроорганизмов в них.

а — распределение микроорганизмов по профилю дерново-подзолистой и черноземной почвы, тыс./га (по: [Мишустин и др., 1979]). 1 — дерново-подзолистая почва; 2 — чернозем. *б* — генетические профили подзола (П) и дерново-подзолистой почвы (Д-П) (по: [Ковда и др., 1988]).

В гумусе не менее 1/2 составляют незрелые и легко поддающиеся выносу с водой фульвокислоты, уже безусловно господствующие в нижней части этого горизонта. Это первая причина его обедненности и органикой, и удерживаемыми ею элементами-органогенами (N, P, K), не говоря о Ca.

Вторая причина слабой деятельности здешней микрофлоры по синтезу органики определяется и недостатком тепла и избытком влаги. Избыток воды обозначает недостаток кислорода, а вот низкие температуры вызывают угасание не только, а вероятно, не столько размножения, сколько десорбции, а точнее, дезадгезии, бактерий с почвенных агрегатов, где они в основном только и активны. Ослабленность меньше выражена в дерново-подзолистых почвах южной тайги. Она отчетливо уменьшается лишь в серых лесных почвах на севере лесостепи (рис. 31). И действительно, обилие микроорганизмов (1080 экз./г почвы) в средней тайге в 2 раза меньше, чем даже в тундровой почве и в 3, чем в черноземе [Микрофлора почв, 1966]*. Особенно это характерно для терминальных редуцентов. В первом сравнении это касается спорообразующих бацилл (в 9 раз), а во втором — актиномицетов (в 4 раза). Напротив, грибов, биохимически подавляющих бактерии, здесь втрое больше, чем в черноземе, а их количественная доля по сути дела такая же, как и в тундровых по-

* Цитируемая здесь двухтомная монография — панорама этих явлений в СССР. Главный редактор ее — Евгений Николаевич Мишустин (Институт микробиологии РАН) — создатель особой обширной школы коллег, в том числе и сибирских, убедительно показал, что микроорганизмы разных групп в противовес долго существовавшим сомнениям, своеобразно и неукоснительно следуют законам зональности В. В. Докучаева, в том числе и в пахотных землях.

Рис. 31. Тенденции изменения численности общего количества и разных групп микроорганизмов в генетических профилях подзолист почвы (по: [Мишустин и др., 1986]).

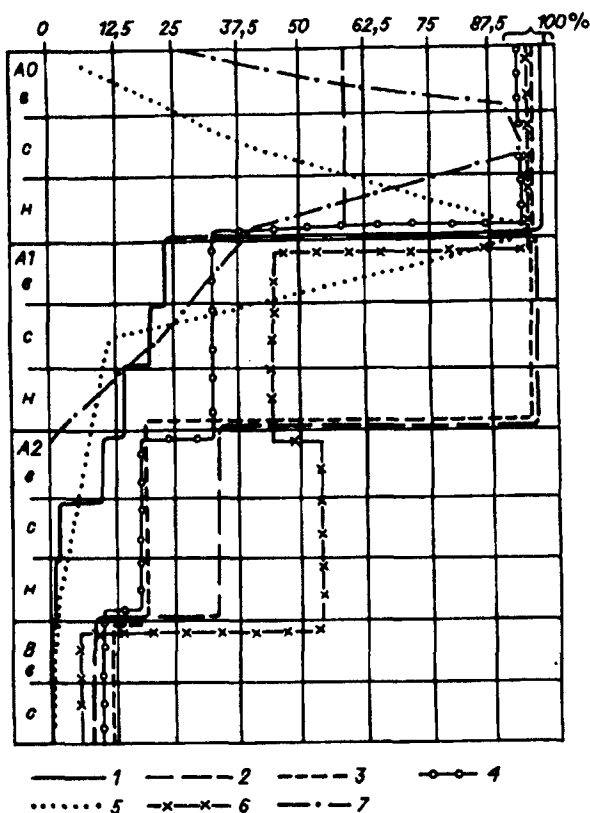
1 — общее количество клеток микроорганизмов (прямой счет); 2 — в среднем для всего генетического горизонта; 3 — спорообразующих форм; 4 — целлюлозоразрушающих; 5 — аммонификаторы, развивающиеся на МПА; 6 — всего бактерий; 7 — всего грибов. Вертикальные части генетических горизонтов: *е* — верхние, *с* — средние, *н* — нижние.

чвах. Это означает, что возможности образования и удержания гумуса в аккумулятивном горизонте A1 малы и не могут противостоять элювиальному режиму выноса с водой вниз по профилю.

Элювиальный горизонт (A, мощность (*h*) до 25 см) всюду развивается в ходе продолжения того древнего процесса

обезиливания, или д е к а л ь м а т а ж а (о котором мы уже говорили), представленного в нынешних бурых почвах лиственных лесов процессом л е с и в а ж а, поддерживаемого биогенной кислой средой. Она же способствует и отмыванию органо-минеральных частиц. Происходящее таким образом «о т б е л и в а н и е» делает весь этот элювиальный процесс внешне похожим на оподзоливание. Оно же представляет особый результат воздействия агрессивных органических (в том числе и креновых) кислот на первичные и вторичные глинистые минералы почвы, ведущее к их разрушению и к образованию с полуторными оксидами подвижных соединений, которые быстро выносятся вниз. То же происходит и с железом в хелатной форме.

Сохраняется же лишь наименее подвижный оксид кремния, концентрация которого по сравнению с Al_2O_3 возрастает вдвое. Весь горизонт вследствие этого (и отбеливания также) приобретает светлый цвет золы*, что и дает ему название подзолистого, а почвам — подзолы. Естественно, что гумусность в нем падает до малых долей процента, микробиологическая активность уже в верху горизонта сразу падает наполовину, а внизу — до 0,1, однако при этом повышается



* В Польше есть ослепительно белесые подзолы, именуемые белицами.

доля актиномицетов, а грибов, наоборот, снижается в 10 раз. Это означает, что разложение органики здесь уже полностью прекращается, а на первый план выходит окончательная минерализация. Вследствие этого почвенная масса теряет даже водоудерживающие свойства и вообще, кажется, что она как сложное тело природы исчезает. Собственно, так оно и происходит благодаря интенсивнейшему выщелачиванию и выносу, но на пути встает создаваемый именно этими процессами особый горизонт В.

Иллювиальный горизонт (В, мощность (h) > 20 см). Между тем сама интенсивность удаления горизонта А создает предпосылки для образования второго глубинного «вымывного» члена генетического профиля лесных почв⁴. На глубинах около 30 см и более лопата неожиданно начинает скрежетать о плотную ржаво- или кирпично-красную массу, а порой почти плиту из так называемых ортштейновых образований, образованных своим возникновением не только осаждению железа, но и его биоконцентрации железобактериями (порядок *Ferrobacterales*). Последние отлагают в слизи, обволакивающей их клетку, не только железо, но и марганец. В приэкваториальных лесах здесь образуется красный, оподзоленный латерит (лат. *later* — высушенный на солнце кирпич), древние скопления которого имеют многометровую толщину. На графиках аналитических данных этот рубеж резко обозначен многократным увеличением содержания оксидов железа, алюминия и даже органического вещества, вынесенного сверху и оседающего здесь в виде гумусово-иллювиальной пленки на кровле всего иллювиального горизонта В. Она отличается резким скачком (в 2 и даже в 4 раза) показателя возраста по радиоуглеродному методу. Горизонт В залегает между собственно почвой и подстилающей материнской горной породой. В нем микробная активность сокращается еще в 2 раза, оставляя лишь 5 % от того, что наблюдается в горизонте А1, в лесах тоже весьма бедная.

Образование такого «осадочного» горизонта «вертикальнопроточных» подзолистых почв связано с совпадением действия нескольких причин: капиллярным подпором подпочвенных вод, нарастающим насыщением опускающихся растворов P_2O_5 и взвесями продуктов разрушения минералов. Понятно, что в горизонте В железо вскоре после возникновения может начинать уже и само играть роль упора для опускающейся воды и создавать над собою анаэробные условия, которые по ходу дела могут подступать все ближе к корням. Развивается так называемый г л е е в ы й п р о ц е с с, индуцируемый переходом (хотя бы сезонным) красной окиси железа в голубоватую закись.

Очевидно, что лесной биогеоценоз на равнинах может таким образом из глубины почвенного профиля сам себя задушить, особенно если подобный процесс вытеснения кислорода развивается на поверхности с помощью мхов. Большую роль может сыграть и резкий спад отсоса воды корнями деревьев на обширных вырубках, в отличие от выборочных, о чем подробнее мы уже говорили выше. Ясно, что с малейшим изменением водного режима почв нужно быть очень осторожным, так как опасность постоянно есть в глубине и, будучи подтолкнутой, может подкрасться оттуда совсем незаметно. Она кажется для равнинного леса и естественно неотвратимой, если на помощь в мас-

штабе столетий не приходит эрозия дренажно-спускающей воды, столь разрушительная в иных местах, слабо защищенных лесным покровом.

Если лес лежит на склонах, то горизонт В начинает служить проводником почвенных вод из одного биогеоценоза в другой, т. е. усиливать их катенную химическую связность, но в то же время, конечно, и способствуя быстрому распространению нарушений нормального гидрохимического режима из одной точки на окрестные пространства.

Живая фаза почвенного профиля. Несмотря на слабую освещенность, но благодаря довольно постоянной влагообеспеченности, в лесной почве обычны автотрофные водоросли. В основном это представители мезоморфных групп зеленых и желто-зеленых водорослей. Синезеленые водоросли, столь обычные в степях, здесь представлены малым числом видов, столь же незначительно видовое разнообразие диатомовых. Доминируют, как правило, хлорококковые (хлорелла, хлорококк, брактеекоккус), из нитчатых форм — стихококкусы и хлорхормидиумы. Не редки и монадные формы, среди которых наибольшее разнообразие сохраняют за собой хламидомонады. Максимум водорослей, как и следовало ожидать, приходится на подстилку и самые верхние 0—2 см почвы, так как здесь наилучший режим освещения, водоснабжения и лучше всего прогреваются именно верхние горизонты. Вниз по профилю идет резкое сокращение и числа видов, и их численности, причем по данным Т. И. Алексахиной и Э. А. Штины [1984], в лесной подстилке водорослей раз в 10 больше, чем уже в горизонте 0—2 см. Замечательное свойство многих водорослей — способность питаться миксотрофно, позволяет им широко распространяться в различных типах почв и уходить в глубь почвенного профиля, хотя конечно же, не так массово, как в приповерхностном слое почвы.

Обеднение вниз по профилю населения микроорганизмов и соотношение их групп мы уже рассмотрели (см. рис. 31). Но вот что замечательно, даже на глубине около 1 м и более обилие микроорганизмов может быть в несколько раз больше, чем у поверхности, но только в слоях, источенных дождевыми червями, или в местах, прилегающих к древесным корням, то же относится и к водорослям. На такие биоценотические связи через средообразующую деятельность в лесах обращает особое внимание В. Н. Сукачев.

Что касается корней, то можно видеть, насколько лесу свойственна их поверхностная концентрация и даже выход их в подстилку. Это связано с тем, что корни трав в большинстве своем в лесных сообществах прячут почки возобновления в подстилке или в приповерхностном горизонте почвы, где лучшая аэрация, водоснабжение, да и температурный режим тоже наиболее оптимален, так как подстилка является хорошим теплоизоляционным материалом. Кроме того, подстилка относительно богата различными питательными веществами, их здесь значительно больше, чем в нижележащих почвенных горизонтах. Процесс разложения органического вещества, идущий в подстилке за счет насекомых-сапрофагов, а на заключительных этапах — грибов и бактерий, делает эти сложные соединения доступными для корневых систем высших растений. А те в свою очередь несут

«свой тяжкий труд». Невольно вспоминаются слова из четверостишия, приведенные в великолепной книге В. Дежкина [1975] «Беседы об экологии»:

...Деревья, травы вверх растут задорно,
За свет и воздух борются упорно,
А корни их, в земле неся свой труд,
За почву и за влажность спор ведут.

Вот так. Борьба хорошо, но... мир лучше! Значит, надо найти выход. И его нашли мудрые растения! Посмотрите, как хорошо приспособилась сосна. Когда она обитает на сухих, песчаных почвах, то ее корневая система в отличие от типичной глубокой стержневой корневой системы с хорошо развитым главным корнем, приобретает совершенно другой вид, как бы этажный. Главный корень, уходящий глубоко в почву, контролирует глубинные запасы влаги, а верхний ярус поверхностно расположенных корней дает возможность значительно расширить граничную поверхность, а следовательно, и площадь водосбора. И еще одна хитрость: когда сосны растут в сильно переувлажненном лесу (например, на торфяных болотах), то они еще развивают систему поверхностно лежащих корней, что улучшает аэрацию растения.

С функциональной точки зрения чрезвычайно важно и их симбиотическое взаимодействие с грибным мицелием в виде микоризы, которое впервые было описано в 1885 г. Франком. Только грибы так тесно и многообразно связаны с высшими растениями. Под воздействием мицелия гриба корневые системы растений претерпевают существенные изменения: морфологические, анатомические, да и физиологические тоже. Известно три вида микориз: эндотрофная, эктотрофная и эктоэндотрофная. Эндотрофная микориза, не изменяя внешнего облика корней, проникает через покровные ткани корня внутрь клеток. Эта микориза широко встречается у древесных и кустарниковых пород. Отмечается, что растения с эндотрофной микоризой имеют более высокое содержание фосфора и калия. Эктоэндотрофные микоризы более заметны в своем проявлении, так как они не скрыты внутри тканей растений, а активно оплетают сначала снаружи поверхность корней, а затем проникают и внутрь тканей, однако никогда не пронизывая меристему и центральный цилиндр. При этом внутри образуется и разрастается по межклетникам паутина мицелия гриба, создавая своеобразную сеть (сеть Гартинга). Этот грибокорень оплетает корни, корневые волоски, часто делая их не нужными, подменяя собою их функцию. Внешний вид таких корневых систем сильно изменяется, они приобретают вильчатое, коралловидное ветвление. Чаще всего среди этих микоризообразователей встречаются базидиальные грибы типа подосиновика, белого гриба, масленка, рядовки, мухомора, рыжика и т. д. Некоторые из них довольно специфичны и связаны с определенными древесными породами, но есть и менее разборчивые грибы. Например, гриб ценококкум образует так называемую черную микоризу со 130 породами деревьев и кустарников [Жуков, Миловидова, 1980]. Эктотрофная микориза образует чехол только на поверхности корней, создавая из наружных конечных гиф систему, аналогичную корневым волоскам

корней. Что же дает растениям и грибам такое взаимозависимое существование? Точек зрения на это много, но свести их можно, как считают А. М. Жуков, Л. С. Миловидова [1980], Л. Г. Бурова [1991], к ряду жизненно важных процессов. Грибы переводят азотсодержащие соединения гумуса в усвояемую для растения форму. Грибы участвуют в снабжении растений азотом, фосфором, калием, кальцием. Микоризы берут на себя функцию водообеспечения корневых систем растений, особенно в условиях недостаточного водоснабжения почв. Наконец, сейчас описана еще одна функция микоризных грибов — они являются хорошими защитниками растений от патогенных организмов. Не случайно гибнут сосны, ели, да и другие жители леса при их искусственных посадках в черте города без кома родной земли с микоризообразователями. Имеются сведения и о макромицетах-симбиотрофах как активных антагонистах возбудителей корневой гнили древесных пород растений.

С грибным мицелием, в том числе и сопровождающим корни на глубины более 1 м, связаны необычайно многочисленные круглые черви (тип *Nematochemintes*), общая длина нитевидных тел которых может составлять около 1 м/см³. Они, будучи эволюционно одними из первых обитателей суши, вместе с мицелием проникают в растительные остатки, высасывают грибные гифы и сами делаются жертвами хищных грибов, создающих из своего мицелия особые «силки» именно для нематод.

Что касается довольно крупных дождевых червей (*Lumbricidae*), представляющих лишь небольшую часть типа кольчатых, которые в основном обитают в морях, то их численность, конечно, не так велика — 20—60 экз./м², но их биомасса может быть до 10 т/га и составлять в лесах более трети от общей биомассы всех почвенных беспозвоночных. И это неудивительно, так как лесные почвы, как мы говорили, — системы проточные и лежат в полосе воздушного нагона влаги с океана. Их деятельность выражается во втаскивании в почву даже на глубину до 25 см до трети опавших в этом году листьев и перепаживании почвы, а, главное, в накоплении в год до 15 т/га водопрочных копролитных агрегатов, содержащих активированную микрофлору и биогеоконцентрированный (через их слюнные железы) кальций, так легко ускользающий из лесных почв и потому в этой форме особенно способствующий прорастанию и росту подроста. Это означает, что за 65 лет, т. е. за половину времени жизни одного поколения деревьев, весь 20—25-сантиметровый верхний слой лесной почвы проходит через их кишечные тракты.

В лесах всюду выделяются две основные жизненные формы люмбрицид: светлоокрашенные скрытоживущие в вертикальных норках, способствующие погружению опада, и красно-вишневой окраски, особенно со спины, живущие в подстилке и под нею, совершающие вслед за сливом воды миграции до поверхности и создающие горизонтальный «биосток»⁵. Им сопутствуют их мелкие сородичи — белоокрашенные энхитреиды (*Enchitraeidae*), обладающие легко переносимыми водой яйцевыми коконами и необычно быстро размножающиеся даже в малых приповерхностных влажноватых сапробных очагах, в которых они способствуют стремительному протеканию размножения.

На грани почвы и подстилки обычны эволюционно еще близкие к кольчатым червям многоножки, среди которых в лиственных лесах заметны сапрофаги — кивсяки (Sulidae) (см. рис. 29, а), закованные в плотный трубчатый панцирь, в котором они концентрируют кальций, тем удерживая его в верхних горизонтах почвы. Есть и хищные, плоские в разрезе, многоножки костянки (Lithobiidae), в просторечии известные как сороконожки.

Среди почвообитающих насекомых по обилию, да и по разнообразию (большему даже, чем у клещей) занимают так и не обретшие в эволюции крыльев близкие к многоножкам низшие насекомые — ногохвостки (Collembola) (рис. 32, а), насчитывающиеся многими тысячами на 1 м² почвы вместе с подстилкой. Они сапрофаги, но и главные потребители и регуляторы обилия мицелия грибов, а следовательно, охранители бактерий.

Высшие насекомые представлены здесь почти исключительно своими личинками — сапрофагами и хищниками. Они с помощью упоминавшейся дезэмбрионизации как бы отодвинуты в своей реальной жизни к червеобразному существованию своих эволюционных предков.

В сказанном обращает на себя внимание, что в целом здесь заметную роль играют виды, принадлежащие к тем группам, которые в эволюционном прошлом делали первые шаги выхода из моря на сушу через первопочвы, сформировавшиеся под только что появлявшимися тогда прибрежными лесами, как первыми вневодными фитоценозами. Это соответствует «океаногенности лесов»⁶.

К тому же эволюционному аспекту близко и то, что большинство рассмотренных нами беспозвоночных — сапрофаги. Некоторые из них переходят к фитофагии лишь при недостатке влаги. Собственно фитофагов мало, особенно в хвойных лесах.

По способу движения значительная часть их личинок использует или естественные полости, еще не сдавленные массой почвы, или участки такой массы, которая легко поддается раздвижению. Уже это определяет тяготение большинства из них к верхней части гумусово-аккумулятивного горизонта и даже постоянный выход в подстилку, тем более, что нижележащий подзолистый горизонт для постоянного их пребывания просто непригоден. Естественно, что такая особенность зоологического профиля гораздо слабее выражена в бурых почвах лиственных лесов. Понятно, что несмотря на присутствие и верхнеподстилочных, и нижнепочвенных форм по числу видов и обилию преобладают «полупочвенные» (хемиздафические) или подстилочно-почвенные жизненные формы, в зависимости от увлажненности совершающие постоянные вертикальные миграции то навстречу дождевой влаге, то с нею вглубь. В условиях «сильно проточного» режима подзолистых почв это служит постоянному погружению и возвращению элементов-органогенов и самих органических веществ. Это касается и содержащихся в разного рода копролитных почвенных агрегатах и активной части микробного населения, от которого в определенной мере и зависит поддержание шаткого плодородия лесных почв.

Из всего сказанного явствует не только важность зоологического компонента местных почв для поддержания лесного биогеоценоза, но и уязвимость его и при нарушении гидротермического режима леса и даже со стороны малейших механических причин, например, при усилении его рекреации, особенно при появлении сети тропинок. При этом беспозвоночные служат прекрасными индикаторами внешне незаметных, но уже трудно обратимых изменений самих почв. Все эти аспекты исключительно глубоко проанализированы и ярко показаны в коллективной монографии непосредственных учеников М. С. Гилярова, вышедшей в свет уже после его кончины под редакцией Б. Р. Стригановой [1989].

Млекопитающие и особенно плацентарные (высшие звери, или *Eutheria*), видимо, в своей эволюции следовали за насекомыми по лесам. Во всяком случае начало последним кладут 10 семейств отряда насекомоядных (*Insectivora*), из которых в лесах умеренного пояса представлены три группы. Все они используют высокую приповерхностную концентрацию хемиздафических почвообитающих беспозвоночных. Из них ежи (*Erinaceus*) по ночам бегают и собирают корм с поверхности. Землеройка же (*Soricidae*) постоянно зарывается в подстилку. Обладая необычайно высоким уровнем обмена, они добывают беспозвоночных довольно энергично, прокладывая в подстилке и почве траншейки, в том числе и под снегом. Для того чтобы выжить, крупная землеройка (22 г) должна съесть массу насекомых на 25 % больше собственной, а мелкая (3 г) — даже на 420 % (рис. 32). Обмен у них очень энергичен, что вынуждает их охотиться непрерывно и спать только урывками до 38 раз в сутки. Не получая пищи в течение 9 ч, они погибают. Отсюда ясно, как сильно они охраняют слабые корешки лесных растений от возможных фитофагов, но выясняется и другое — более 10—15 % поверхности подстилки и мха оказываются испорченными носиками этих животных. Именно по такой подстилке цепочками прорастает подрост и подлесок. Нужно знать, что землеройки остервенело уничтожаются кошками, хотя и не поедаются ими.

Землеройки в основном ориентируются на тех, кто идет в почве вверх. На потребление тех, кто более или менее постоянно находится глубже, нацелены ближайшие родственники землероек — кроты (*Talpidae*). Из них дальневосточная мопера на треть покрупнее наших кротов, роется лишь чуть глубже землероек. Наши же кроты прокладывают свои постоянные ходы на глубине до 25 см. В них они двигаются быстро и в любом направлении, так как мех у них короткий и заранее не приглажен в одном направлении. Они способны возвращаться в собственные галереи более чем с полукилометра. Ходы кротов — своеобразные ловушки, куда их главная добыча — дождевые черви — стремятся проникнуть сами, привлекаемые запахом кротового мускуса. Хитроумно надкусывая червей, кроты сохраняют их живыми, но почти обездвиженными, надолго. Несмотря на все это, опустошенные кротоми популяции червей не регистрировались, поэтому превалирует положительное значение той подземной вспашки, способствующей аэрации почв и отвода избыточных почвенных вод, которую они постоянно подновляют в лесу.

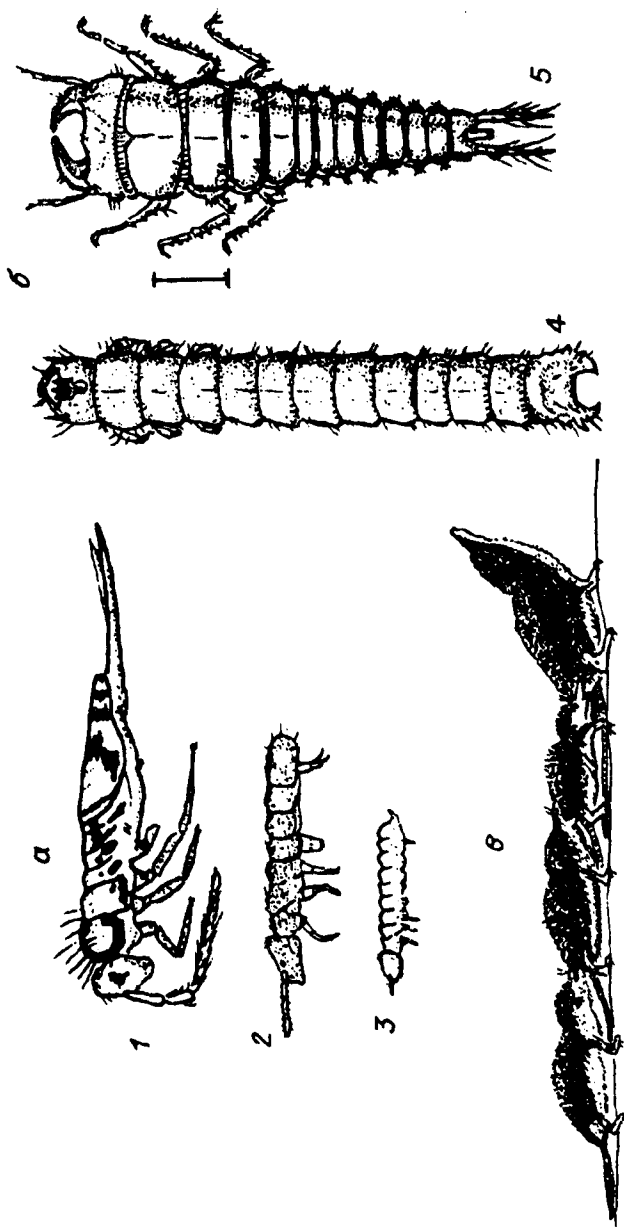


Рис. 32. Почвообитающие организмы.

a — ногомошки (Collembola); 1 — поверхностные формы с сильно развитыми глазами, защитными пигментами и сильной прыгательной вилкой; 2 — представитель пигментной формы; 3 — слепые и беспигментные глубоководные формы; 4 — личинки жуков-щелкунов, прокладывающих и засыпающих за собой ходы (сапро- и фитофаги); 5 — плотоядные жуки-жужелицы — специализированные хищники-преследователи, пользующиеся естественной связностью подстилки и почва; 6 — выводок беззубой землеройки-белозубки в поисках насекомых подстилки для питания.

Таким образом, мы видим, что вся биота лесных почв в основном приповерхностная и поэтому весьма уязвима. Она — основа синергического действия бактерий и животных сапрофагов, ориентированных, главным образом, именно на наземный опад и, так сказать, делает все возможное для удержания органоенов в связи с гумусом в корнеобитаемом слое. Подстилка и стволы — вот морфофункциональный каркас «Эйфелевой башни» лесного биогеоценоза.

Горизонт материнской породы (BC, C) биохимически опустошающийся, разрушающийся и перерождающийся под действием почвенного раствора, особенно с низким рН, просачивающегося глубже горизонта В. Например, под приэкваториальными лесными почвами плотные породы на глубину в несколько метров приобретают характер сапролита или гнилого камня.

Под нашими лесами более заметную роль играют кольматаж и осаждение под почвами южных лесов скоплений кальция, а северных — железа с марганцем в виде крупных стяжений настоящего ортштейна, а в песках, в прослоях менее рыхлых, целых пачек плитчатых ортзандов, которые украшают берега многих северных рек, особенно прорезающих места бывших приледниковых озер. Хотя обилие бактерий здесь составляет лишь доли процента от него в собственно почвах, но, видимо, все же еще сказывается и деятельность железобактерий.

Такие подпочвы менее благоприятны для восстановления почвообразований, чем не нарушенные материнские горные породы (D). Вот почему водная эрозия лесных почв ведет к безнадежно глубокой и широкой разрухе целых лесных биогеосистем, оправдываемой лишь усилением дренажа, если он необходим для предотвращения заболачивания. Так что уплотненный горизонт В выступает не только как болезненное наследие лесного почвообразовательного процесса, но и как аутогенный гарант его защиты от проникающего эрозийного удара.

ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

Не исключено, что читатель, уставший от рассуждений о биомассах и пластах генетических горизонтов, заподозрил нас в незнакомстве с природным лесом, в котором что ни лоштинка и даже что ни новое дерево, мы сталкиваемся с новыми и новыми ликами целостной природной системы. Рассмотрим вначале мозаику леса, создаваемую самими деревьями, а затем его коврами, следующими за изгибами подстилающей поверхности, в том числе и в геохимическом плане и в связи с деятельностью человека.

ЯЧЕИСТАЯ И КУРТИННАЯ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛЕСА

И та и другая определяются средообразовательной деятельностью деревьев.

Ячеи. Войдя в елово-березовый лес, легко увидеть, что под каждым из этих деревьев свой мирок светотеней, влажности, особых трав

и, конечно, насекомых. Напомним, что эти очевидные образования как биогеоценотические впервые были выделены в лесах Прикамья В. Н. Беклемишевым [1951] под научным названием консорциев, которые мы решили, следуя Б. А. Быкову, именовать фитоценотическими ценакулами именно по связи со стволами, в основном дендроценакулами, которые, по Б. Б. Полюнову [1956], являются и геохимическими деталями леса. Здесь есть некоторая терминологическая проблема. Главное, как мы уже отмечали, благодаря малой вдумчивости было утрачено различие между биогеоценотическим консорцием (или консорциумом) В. Н. Беклемишева как биогеоценотической микросистемой и консорцией Л. Г. Раменского [1952], относящейся к представлениям лишь в трофических сетях. Что же касается самого консорциума, то в лесной биогеоценологии это понятие употреблялось наряду с биогеоценологической синузией В. Н. Сукачева [1964] — понятием не строго ограниченным, так как в геоботанике, например, говорят и о синузии всех мхов или кустарников леса. Наконец, Н. В. Дылис в 1969 г. ввел понятие внутрибиологической лесной парцеллы, которая относилась и к отдельным деревьям, но больше к куртинам однопорodных деревьев. В лесу как образовании, связанное с отдельными деревьями, оно было скрупулезно изучено на основании анализа лесных почв Л. О. Карпачевским [1977], но понятие ценакулы по отношению к последнему случаю точнее и глубже.

Очевидно, что и береза, и ель создают разную затененность и по-разному концентрируют или, наоборот, отбрасывают влагу. Разные консументы потребляют их листья, хвою и древесину, преследуемые разными хищниками. Так что биоценотическое своеобразие таких дендроценакул не требует особых доказательств. Подчеркнем лишь, что с них на почву под кроной нисходят разные и опад, и потоки продуктов жизнедеятельности консументов. Именно здесь наиболее полно проявляется то, что тончайший исследователь этой лесной проблемы почвовед Л. О. Карпачевский [1977] называет *экополями деревьев*.

Названный автор подчеркивает, что деревья, как правило, располагаются точно в центре круговых аномалий почв, просматриваемых уже в их полевом разрезе, что по нашему мнению снимает всякие подозрения в том, что деревья просто попадают в центр таких аномалий; это доказывает, что дерево само создает этот круг. Еще бы, если даже у совместно произрастающих деревьев обнаруживается, что в такой паре липа обеспечивает за несколько десятилетий примерно втрое большее накопление гумуса, Са и Mg, чем ель, а береза даже в 5 раз более, чем сосна. И дело здесь не просто в хвое и листве, так как береза в этом плане втрое эффективнее осины. Необычайно пунктуально статистически и информационно обработанные Л. О. Карпачевским данные показывают, что даже почвы ценакул под деревьями одной породы, но разных типов лесов часто оказываются более сходными друг с другом, чем под их разнопорodными соседями по лесу. Далее в молодых разреженных посадках выясняется, что все особенности «почвенного гнезда или чаши» под каждым деревом складываются всего за 3—5 лет. Между тем дерево, поддерживая свою свиту, действует более 150 лет, в отличие от трав, редко выживающих более 10.

Прилагая к своим эмпирическим данным организации систем Г. Кастлера, Л. О. Карпачевский приходит к заключению, что дерево не просто меняет свою корневую среду. Оно делает ее для себя более благоприятной и постоянно поддерживает сразу в таком состоянии как целый биогеоценоз, причем часто в течение времени, равного жизни не менее 2—3 поколений деревьев (т. е. 0,5 тыс. лет). Это происходит потому, что чаще всего на месте одного отмершего дерева вырастает другое, причем часто другой, но определенной породы, как мы о том говорили. Как бы запрограммированным звеном омоложения является катастрофическое образование выворотка с оборотом почв. Так что биогеоценотический эффект дендроценакулы в масштабе существования всего леса вполне весом.

Осуществляющееся взаимодействие через так называемое фитогенное поле высших растений [Уранов, 1965] обеспечивает целостность биогеоценотических систем. Давно отмечено ослабление взаимодействия поля от центра к периферии. Т. А. Работнов [1984] в связи с этим подразделяет фитогенное поле на «сферу использования ресурсов» и «сферу средообразующего воздействия», которые функционально различны. По функциональной значимости В. С. Ипатов и Л. А. Кирикова [1980] выделяют несколько зон вокруг дерева, начиная от центра: зону деструкции (отмерший центр особей), зону трансформации (максимальное накопление ветоши, опада и подстилки) и зону потребления (от внешней границы корневой системы до края кроны). Отмечено также, что и зона потребления, и зона трансформации ресурсов эдификатором сильно изменяют условия питания подчиненных видов. Однако эти изменения различны и ведут в зоне потребления к обеднению эдафических условий, в зоне трансформации преимущественно к обогащению за счет высвобождения элементов питания при разложении опада. В соответствии с таким экологическим, а лучше сказать, средообразующим режимом, за длительное время дендроценакула, конечно, вырабатывает довольно сложную и внутреннюю концентрическую структуру, различимую в первую очередь в подревесном травостое и, что небезынтересно, и в водорослевых группировках подкронных зон. Установлено, что минимальные количество водорослей и видовое разнообразие отмечены именно для зоны деструкции (непосредственно у основания ствола сосны) и увеличение этих показателей при продвижении к периферии, т. е. к зоне трансформации. Дальше от зоны трансформации к зоне деструкции идет дальнейшее уменьшение числа видов и численности водорослей. Не менее четкая дифференциация концентрического распределения характерна и для травянистых растений. Многие наблюдали, по-видимому, что ближе к стволу жмутся осоки и за счет своих дерновин никого не пропускают ближе к ствольной части подкронного пространства. Да и биохимически активные вещества, выделяемые корневыми системами осок, тоже усиливают этот защитный эффект. За круговой осок в сосновом лесу можно увидеть круг купены лекарственной, а дальше к периферии подкронного пространства располагается майник двулистный. Варианты могут быть и другие.

В основе этого среди прочего лежали различия в увлажнении, в характере распределения органогенов в пределах подкронного про-

странства. Ширина таких концентров может быть 20—30 см. Несмотря на это они проявляются и в почве, причем концентры одного почвенного гнезда могут принадлежать даже к разным подтипам почв. Например, сильное оподзоливание у ствола, бруниземообразование в среднем кольце и преобладание дернового процесса по внешнему. Сходная картина проявляется и в распределении животных-педобионтов, особенно по видам микроартропод, причем в сухие годы кольцевые микропопуляции прижимаются к стволу, а во влажные распространяются до внешнего края проекции крон и даже вступают в контакт с микропопуляциями соседней дендроценакулы [Стебаева, 1975]. В общем, биогеоценотическое поле дерева делает почвенный покров отчетливо анизотропным, а само обретает круговую монаксонную симметрию, характерную для ценакул вообще.

Некоторые исследователи полагали, что ценакулярное видоизменение почв происходит лишь как бы в почвенной обертке каждого корня, т. е. в непосредственном смысле слова в ризосфере дерева-организатора, как бы забывая о том, что оно создает и регулирует вертикальное стекание местных почвенных растворов, достигающее горизонта В, т. е. в А0, А1, отчасти АВ, если он развит. Так складывается особый биогеоценотический супергоризонт почв, весь как бы сплетенный из относительно автономных ценакулогенных ячеек, поэтому особенно устойчивый к обычным помехам, локализуемым в одной-двух ячейках. В то же время он особо уязвим со стороны проходящих нарушений, поражающих ряд ячеек, что особенно характерно для современных технических вторжений в лес.

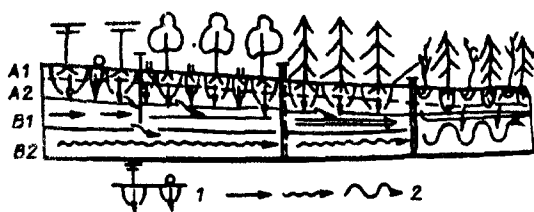
Не покажется ли читателю все это второстепенными деталями могучего бора? Но надо отметить, что лесоведы и лесоводы выясняют, что в рекреационных лесах первым и важнейшим рубежом защиты леса является охрана именно дендроценакулярной структуры и что разумные рубки ухода это по сути дела управление лесообразовательным (в том числе и почвообразовательным) процессом именно на ценакулярном, как бы клеточно-биогеоценотическом уровне. Тем более это важно при лесовозобновлении, что мы уже отмечали.

От ячеек к их куртинным конгломератам, или парцеллам. Такой переход осуществляется очень просто за счет кучного возобновления при недалеком разлете семян или тем более при корневом возобновлении деревьев, особенно если складывающаяся группа оказывается внутри небольшого понижения благоприятного, например, для осины или повышения, пригодного для сосен. Здесь нужно обратить внимание на то, что такие внутрилесные лесочки или куртины, собственно и названные Н. В. Дылисом [1969] парцеллами*, в большей мере зависимы от микрорельефа, чем дендроценакулы. Говоря другими словами, они могут быть уже и элементарными лесными биогеоценозами

* Парцелла фр. буквально частица, а также минимальный земельный надел хозяйства для крестьянина (а, видимо, и для леса). Николай Васильевич Дылис лесовед, ученик, сподвижник В. Н. Сукачева в создании биогеоценологии, продолжатель ее развития и неустанный пропагандист этой концепции. Он организовал в Подмоскowie в лесничестве Малинки, основанном братом художника И. И. Шишкина, неповторимый лесной стационар, вокруг которого сплачивал круг многих незаурядных исследователей, включая и Л. О. Карпачевского, организовал ежегодные академические чтения памяти В. Н. Сукачева с постоянно издающимися материалами.

Рис. 33. Иерархия групп сходных или повторяющихся ценакул, объединяющихся по генетическим горизонтам почв как парцеллы разного порядка.

1 — ценакулы; 2 — разные типы стока; A1 — B2 — генетические горизонты почв.



фациального, т. е. минимально ландшафтного уровня внутри целого лесного ландшафтного урочища.

Для спланирования ценакул одной парцеллы важное значение имеет сохранение почвой анизотропности на глубоких уровнях горизонта АВ и особенно В. Здесь движение почвенных растворов из вертикального делается в основном горизонтальным, геохимически буквально связывая ценакулы одной парцеллы. Можно себе представить, что таким образом возможно образование при горизонтальном стоке на разных глубинах иерархического ряда парцелл, тоже обладающих предельностью, из которых в конце концов может и сложиться весь лес (рис. 33), но, конечно, при хотя бы небольшом уклоне поверхности.

Естественно, не только сток интегрирует парцеллы одного леса. Как показали многолетние наблюдения Н. В. Дылиса за ростом деревьев и трав, для них большое значение имеет отенение и влагоудерживание в воздухе соседствующих парцелл. Более того, они влияют и на распределение листового опада. Так, оказалось, что большая часть листьев из березовых парцелл, летя по ветру через сквозистый березнячок, оседает в темном ельнике. Тем более все это имеет значение для насекомых и птиц. Парцеллы это как бы специализированные ткани леса, состоящие из своеобразных «биогеоценологических клеток» дендроценакул.

Учитывая влияние деревьев на травостой и подлесок, их фитонцидные взаимодействия и своеобразные в каждом отдельном случае уголья и приюты, можно сказать, что лесной биогеоценоз способен с ростом деревьев сам созидать свою архитектуру, которая может служить образцом для высокого искусства паркоосаждения. И, действительно, именно система куртин (искусственных парцелл) широко используется для построения равноудаленных планов, или вист, и для их обрамления, и даже так называемых солитеров как, например, в Павловске, а в регулярных парках — уголков уединения [Рубцов, 1977]. Так что изучение парцелл это среди прочего и познание натурпсихологии, имеющей глубочайшие корни в экологии антропогенеза.

СТОКОВО-ГЕОХИМИЧЕСКАЯ КАТЕННАЯ СТРУКТУРА ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Рельеф служит пространственным интегратором (например, ценакул и парцелл) только при слабой его выраженности. В эрозионно же расчлененном состоянии он выступает как сильный дифференциатор лесных биогеоценозов по геохимическим катенам. В лесной зоне это проявляется особенно сильно благодаря большому количеству осадков

(около 600 мм/год) и высоким средним модулям стока (приблизительно 1000 мм/год). Среди прочего это приводит к пространственной дифференциации химических условий, особенно по величине их выноса и накопления, что определяет естественную дифференциацию и хозяйственную деятельность человека в пределах катены. Напомним, что она состоит минимум из трех типов биогеоценозов: элювиального на водоразделах, а вниз по склонам трансэлювиального и аккумулятивного, среди лесов особенно хорошо делящегося на постоянные здесь присутствующие надводный и подводный.

Элювиальные биогеоценозы водоразделов сложены большей частью водопроницаемыми ледниковыми отложениями. Вследствие этого их почвы легко промываются дистиллированными водами дождей или по горизонтали, или по вертикали. В почвах эти воды подкисляются и в итоге уносят отсюда почти все. Так что все реакции идут в почве при участии или под контролем водородного иона, что касается также и физиологических процессов в растениях и животных. Геохимически типоморфен H^+ , менее остальных уносится, а следовательно, и относительно накапливаются из других элементов лишь алюминий и окисные формы железа, да SiO_2 из-за довольно большого коэффициента его биологической концентрации в хвое и накопления в ней до 40 % от массы золы. За счет этого ежегодное поступление SiO_2 в подстилку может быть около 10 т/га, в том числе и в виде биогенных минералов-фитолитариев.

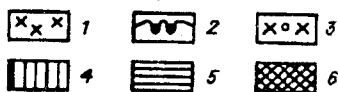
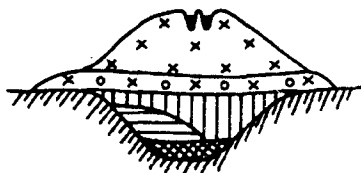
Все это сопровождается в почвах подзолообразованием и элементами оглеения, способствующими переходу железа из окиси в подвижную закись, легко вымываемую вглубь на пополнение и уплотнение иллювиального горизонта Вг. Удаление веществ с нисходящими растворами местами сопровождается и усиленным механическим выносом в глубь почвы илестых частиц и иногда соответственно суффозионными и воронковидными просадками (по Г. К. Высоцкому потускулами), усиливающими вынос элементов (да и тонкой органики) вертикально вниз, в глубь коры выветривания до основательных ее водоупоров. Такова картина наиболее широко распространенных элювиальных водраздельных среднעדенированных хвойно- и смешанно-лесных биогеоценозов европейской России, там, где из глубины не подступает карбонатная порода*. Эта картина может сильно меняться в случае как ослабления, так и усиления дренажа.

Слабо дренированные внутренние части водоразделов с верховыми болотами. В местах отсутствия или очень слабого врезания долин рек и ручьев около четверти ежегодного прихода дождевой влаги может оставаться, задерживаясь на пути и стока, и впитывания мощно развивающимся по лесам иллювиальным горизонтом, а с поверхности особенно хорошо удерживаться зелеными лесными мхами. Многолетний запас ее растет вместе со мхами, а древостой, хорошо развивающийся, как мы отмечаем, лишь в достаточно проточных ус-

* Там, где они близко подходят к поверхности, происходит то, к чему приводит постоянное удобрение почв известкованием, рН поднимается до 8,0, гумусность до 7, даже домашние животные здесь, хорошо обеспеченные Са, Mg и другими элементами, всегда здоровы, плодovиты и упитаны. Таково Владимирское ополье, столь счастливо наделенное природой и заселенное еще в древние времена со всех сторон будущими великороссами.

Рис. 34. Схема возникновения и роста топей, а на них сфагнового верхового болота.

1 — сфагновый мох; 2 — вторичные водоемы в сфагнутой топи; 3 — сфагово-лишайниковая зона; 4 — осоковая топь; 5 — топь гипнового мха; 6 — остатки первичного водоема.



ловиях, начинает страдать. Катастрофически падает прирост, а корешки загнибаются вверх вслед за оттесняемой туда аэробной микрозоной. В анаэробных условиях переувлажнения снижаются и темпы разложения растительного опада, а следовательно, и возобновление запаса доступных органоенов, и нарастает накопление мёртотомассы. Такие заболоченные леса занимают в одной только большей северной половине лесной зоны европейской России около трети ее лесопокрытой площади. В целом по России до 2/3, что составляет около 25 млн га, из коих только для восстановления лесокультуры у нас осушено более 1 млн га.

В малейших понижениях, а особенно в современных заиляющихся (т. е. колыматирующихся, как и горизонт В) потускулах образуются лесные, моховые, гипновые и осоковые топи, заполняющие эти понижения несмотря на то, что прирост деревьев и трав падает почти вдвое. Но так как доля неразложившегося опада повышается до 25 %, болота начинают куполообразно подниматься, особенно за счет прироста появляющихся на стадии 300—400-летнего развития сфагновых мхов (*Sphagnum fuscum*, *Sph. magellanicum*) (рис. 34). Последние достигают через 50 лет полтора, а еще через 50 и 3 см в год, что позволяет удерживать ни много ни мало, а около половины объема воды местных атмосферных осадков за год. Так начинает развиваться верховое сфагнуто-торфяное болото — автономный биогеоценоз в автономном (элювиальном) ландшафте, или эпигенема Р. И. Аболина [1914], в концепции которой проявилось то, что В. Н. Сукачев в 1923 г. назвал единым целым из переплетенных частных сфер земли, а еще через 20 лет биогеоценозом*. Автономность состоит в том, что сфагнум, обладая в своем побеге огромными почти буквально пустыми гиалиновыми клетками, лишь слегка обвитыми мелкими хлорофильными, способен захватывать влагу даже из тумана и надежно сохранять ее от испарения. Таким путем он может ее накапливать в количествах, в 20—40 раз превышающих общую фитомассу, в то время как кукушкин лен только в 4, а осока в 3 раза. Лишь половина поступившей из атмосферы и только из межстебельчатых щелочек воды испаряется и только чуть больше 1/10 вытекает из болота. Торфяники же обзаводятся своими как бы подвешенными озерами и озерами. Так на водоразделах создаются гигантские резервуары чистой воды.

* Отечественное болотоведение создавалось рядом замечательных ботаников торфяников и биогеоценологов. Среди последних новейшие аспекты развиты Николаем Ивановичем Пьявченко (1902—1987) [1963, 1967, 1984], создателем этого направления в Институте леса АН СССР, бывшего затем долгие годы заместителем директора Института леса и древесины СО АН СССР и, наконец, председателем Карело-Финского отделения АН СССР.

ды, которые, однако, могут обогащаться местными фенолами и легко загрязняться из воздуха. Так, в Томской области на 1 га верхового болота в год выпадает около 300 кг пыли, содержащей не только азот и калий, но и серу и хлор, которые, как и тяжелые металлы, без стока здесь могут быстро накапливаться.

Резервуары эти увеличиваются в объеме и вверх, и в стороны (например, в Карелии на 700 га/год) за счет не только усиления роста сфагнома, но и ослабления его разложения при создании анаэробных условий, а также продуцирования им и антимикробных веществ, в том числе и фенолсодержащих антисептиков, и естественного в этих условиях сокращения числа беспозвоночных-деструкторов, особенно в Западной Сибири. Наиболее обильны полуводные мелкие кольчатые черви энхитреиды. Л. С. Козловской (супругой и многолетней сотрудницей Н. И. Пьявченко) в Сибири было показано, что путем локальных изменений условий могут быть созданы очаги размножения подобных животных, а через них и разложения торфа, что создает предпосылки биомелиорации болот под лес и некоторые сельхозкультуры. В результате ежегодно отмирающая часть фитомассы ($> 70\%$) распадается лишь частично и с затратой около 75% своего энергосодержания, превращается в очередной слой торфа, консервирующий до 5 млн ккал/га. Средняя скорость нарастания торфяника около 1 м за 1,5—2 тыс. лет, в то время как прирост живых мхов за это же время возможен до 0,5 км. Процесс этот сильно прерывается (как и во многих сукцессиях) автобифуркациями. Сильно поднявшись над округой, моховая гора начинает разрушаться и спускать воду, обнажая черный торф, но через многие десятилетия вновь начинает восстанавливаться. Это 5—8-метровая гора — **к л а д о в а я с о л н ц а**, как ее назвал М. М. Пришвин [1955]. Солнце отдавало свое тепло всем травинкам и они, умирая и разлагаясь в удобрении почв, передавали это тепло как наследство другим растениям. Но в болотах вода не дает растениям-родителям передать свое добро детям. Тысячи лет это добро под водой сохраняется как в кладовой, доставаясь в наследство человеку как теплоносный торф. Заметим, его теплотворность на 3% выше таковой у сосновых дров, а с гектара здесь можно добыть в сотни раз больше этих калорий, чем в бору.

Поэт верно подметил, что клад для нас рождается не только через урон миру сосудистых растений, но и через страдания каждого из них. Сосны на болоте — карликовые старички. Другие растения вообще в отмирающем, подчас скрученном виде. Причина все та же — нехватка воздуха в толще сфагнома, но главное — дистиллированность поверхностных вод и глубокое залегание лишь в фундаменте моховой горы вод, содержащих необходимые минеральные элементы.

Но и на эту тяжелую жизнь находятся охотники, странности устройства которых оборачиваются необычайной, даже завораживающей красотой и особым воздействием на человека содержащихся в них, например, гликозидов, иногда обладающих наркотическим действием. Об этом говорят даже названия некоторых растений. Например, андромеда из семейства вересковых названа в честь красавицы-дочери эфиопского царя Кефея, из любви к которой Персей уничтожил чудовище. Или болотное растение кассандра, вся увешанная белыми бу-

бенчиками-цветками, в древней Греции — дочь троянского царя Приама, в которую влюбился сам Аполлон, сообщивший ей дар прорицания. Эти растения, как немногие другие, отразились в поэзии. Дадим же ей слово, отослав любознательного натуралиста к очень интересной не только на этот счет книге известного болотоведа Карелии Г. Л. Елиной [1990]. Дадим вначале слово замечательнейшему философу северного Карельского края, натуралисту, автору дивных и глубокомысленных очерков о «Прозрачности в зазеркальном мире растений и животных, на и под гладью вод озер» Юрию Владимировичу Линнику [1978, 1982]. Вот что он пишет о кассандре: «Полость белых ее цветков-бубенчиков к вечеру заполнена серебристым цветом и лучится. Они погружены в слабо опалесцирующий ореол. Эта световая оболочка гаснет к рассвету».

А вот об усыпающей болото как белым снегом своих соцветий осоке-пушице:

Вокруг болото без границы
Пни, камни, кочек бугорки
А между них седой пушицы,
Торчат, качаясь, колоски...

Приведенные ниже строчки принадлежат выдающемуся отечественному энтомологу и переводчику «Фауста» Гете Николаю Александровичу Холодковскому (1859—1921), написавшему для своих дочерей стихи-гербарий. Вот то, что касается болота.

Вот лик целительного ятрышника из семейства орхидных.

Цветок из очень миловидных,
Из знатной он семьи орхидных.
Не знаю, правда, отчего
Назвали слезками его.
На вид он вовсе не печален
При том весьма оригинален,
Красив и строен, и душист,
Весь в темных пятнах узкий лист.
Внизу ж цветок благоуханный
Имеет корень очень странный.
Как будто вниз от стебелька
Отходит белая рука,
Раздвинув пальчики пошире,
Которых три или четыре.
Ну, словом, над землей краса,
В земле же просто чудеса.

Или о таволге вязолистной (из семейства розовых):

Заросли стоят
И всегда готовы
Приторно-медовый
Лить свой аромат.
Их благоуханное
Сонное дыхание
Знойных летних дней.

Жарко солнце греет,
Сладко ленью веет
Аромат полей...

А вот о валериане...

На высоте стебель спесивых
Меж трав зеленых и кустов
Пестреют зонтики красивых
Лилово-розовых цветов.
В них сок содержится целебный
Способный дух нам обновлять.

Очень изящно цветет и клюква, заселяющая чистый сфагнум и представляющая определенный интерес, хотя бы уже по уникальному содержанию кислот — аналогов гормонов животных: урсоловой и олеановой и многого другого. Содержит она и бензойную кислоту — антисептик. Ее тонкие корешки ветвятся в самой верхней пористой части торфа вне анаэробных условий. Но все же она жметя к проточным водоемчикам, здесь она может давать урожаи до 0,5 т/га. Усиливая этот режим, клюкву можно с успехом рассаживать, получая урожай до 4 т/га. Вся проблема упирается в ручной сбор. В Беларуси ведутся успешные опыты по созданию на болотах крупноплощадных плантаций канадской клюквы (*Oxycoccus canadensis*). Рядом с клюквой — и исцеляющая от отравления тяжелыми металлами морощка, и одуряющая транквилизирующая ягода — голубика, о которой Н. А. Холодковский написал так:

Где земля клочковата и мшиста
Голубика роскошно растет —
Так и проснутся ягоды в рот

Но цветет с голубикой рядом
Там багульник, напитанный ядом,
И струит, испуская свой яд
Одуряющий всех аромат.

Так что глухие сфагновые болота могут быть превращены в угоды и плантации здоровья и необычайных веществ, причем самовозобновляющиеся. Видимо и разработки торфа должны вестись с учетом его возобновления так, чтобы торфяники стали как бы размножающимися рудниками тепла.

Но только ли цветочки, ягодки да топливо должны мы беречь в верховых болотах? Главное — это вода, питающая реки как бы из водонапорных, поднятых на самые водоразделы, башен. Без них, как показали опыты с плановыми площадными мелиорациями под сельхозугоды, иссушаются реки, а кое-где после них появляются барханы.

Окраинные дренированные части водоразделов более их внутренних частей благоприятны для поселения не мшистых, а травянистых лесов и особенно широколиственных, конечно, в тех районах, где они возможны. Липы, клены и вязы этих лесов подобно сопровождающим их травам, не только имеют куда большую, чем у хвойных, зольность при сниженном содержании SiO_2 , но куда большие коэффициенты

биологического поглощения, особенно Р, Mg, а главное Са и др. Они как бы подхватывают эти ускользающие в стоке элементы, вновь и вновь возвращая их к своим ветвям, а затем и к корням в почве. В итоге здесь складываются почвы с нейтральной реакцией раствора, в которой и сама миграция многих элементов замирает. Сами же почвы приобретают черты не только дерновых, но и даже серых, а местами и бурых лесных, более характерных для юга лесной зоны, способных в своем поглощающем лесном комплексе задерживать много кальция. Вместе с тем нужно иметь в виду, что складывающийся здесь биогенный геохимический барьер отличается и удержанием в почвах, кроме прочих, таких элементов, как As, Zn, Cd, Pd. Следовательно, источники соответствующих загрязнений, в том числе и атмосферных, не должны находиться вблизи таких биогеоценозов, несмотря на всю привлекательность расположения, с которого обычно открываются виды на лесные дали продолжения катен.

Естественно, что такие окраинные полосы водоразделов (их широкие бровки) более пригодны для земледелия с севооборотом и органическими удобрениями. Однако нужно иметь в виду, что распашки должны быть здесь весьма осмотрительны, так как при наличии дренажной сети легко можно вызвать лавину водной эрозии лесных почв, не обладающих большой сцепленностью частиц в агрегаты.

Трансэлювиальные биогеоценозы склонов возвышенностей и речных долин в зависимости от литологии, экспозиции и других причин имеют разный почвенно-растительный покров, но всегда отличающийся повышенным видовым разнообразием биоты. Последняя использует устойчивое соотношение постоянного приноса одних и удаления других элементов стоком при отсутствии анаэробных условий, свойственных водоразделу. При увеличении же горизонтальной транспортировки веществ по сравнению с вертикальной и не столь высоким положением горизонта В (особенно в средней части склонов) происходит увеличение относительной мощности надиллювиальных горизонтов (среди которых подзолистый (A2) может даже приобретать характер АВ), что благоприятно для пахотного земледелия. В то же время опасность возникновения агрогенной водной эрозии здесь особенно велика.

Нужно помнить, что эрозия развивается не постепенно, а тригерно в момент превышения силой потока силы сопротивления оголенного пахотного грунта и знаменуется появлением как из-под земли водороины. С мест первоначального развития землепашества на террасах рек с увеличением населенности оно шаг за шагом ползло (и ползет) вверх по склонам. Припашка, еще припашка, а поле стоит! Еще одна самая маленькая — и отверзлись водороины, и поле понес поток вниз. При достаточном количестве осадков он сдирает гумусово-аккумулятивный горизонт со склонов, так что с самолета можно видеть, что поля приобретают красноватые оттенки выступающего на поверхность горизонта В. (Соотношение по яркости разных частей спектра полизональной космической съемки дает возможность измерить коэффициент сдираания «кожи Земли»). Далее сорванный материал выбрасывается потоками к подножию склонов, ведя к губительному заилению, а точнее «заглинению» местных и притом важнейших полей и

пастбищ, так как более легкий гумус уносится далее в реки и озера, губя их эвтрофикацией, а иногда и просто забрасывает их корнями*.

В эпоху сохи это было не так опасно, так как она легко шла и поперек склона. С ее помощью легко менялась в местном пестром почвенном покрове глубина его пахоты. Техника же больше действует по взятым установкам и ей куда легче, во всяком случае, экономя горючее, двигаться именно вверх и вниз, а не поперек склона. Спасал раньше и мелконадельный принцип использования земли, оставлявший межи.

Очевидно, что преобладать должна пахота по горизонталям рельефа, при этом, где необходимо и безотвальная, а то и вообще исключаться какая бы то ни было распашка. Необходимо оставление поперечно-полосных массивов или их посадка и, конечно, преобладание травяного клина.

Трансэлювиально-аккумулятивные ландшафты подножий склонов особенно важны как культурная зона, как бы сидящая на важнейшем геохимическом барьере в зоне сгущения жизни лесной кате- ны. Сюда поступают, притормаживаясь в этом месте, три потока при- носа органоге-нов и других важных для жизни элементов. Первый по- ток — азот и частично фосфор из гумусово-аккумулятивного горизон- та, так что здесь образуется отчасти наносная богатая луговая почва. Второй поток формируется из нижних горизонтов и из подпочвы с верховодкой сочится сюда и закись железа, немедленно переходящая здесь в малоподвижное окисное состояние, образуя железистый ру- дяк, о котором мы еще скажем. Наконец, третий поток с выклинива- нием грунтовых вод, ушедших вглубь по водораздельным потускулам и появляющихся на свет после соприкосновения с водоупорными ко- ренными породами, часто обогатившимися CaCO_3 . Это сообщает мес- тным водам и почвам щелочность или хотя бы малую кислотность, способствующую ослаблению выноса растворов и созреванию гумуса.

В растительности здесь сочетаются лес и луг с соответствующей фауной, в том числе и почвообразователей, а особенно кольчатых червей. Здесь уже недалеко от рек, возле первых пашен и у холодных ключей или неглубоких светловодных колодцев всегда охотно селился земледелец, заводя на задворках деревни, обращенной окнами к реке, на луговых почвах огороды, если нужно и с колодезным поливом. Ви- димо, с них-то и начиналось всползание вверх по трансэлу пашен, подтачивающее устойчивость всего склона.

Рациональное и по необходимости концентрированное в ближай- ших окрестностях сел землепользование ранее было строго регламен- тировано изгородями-околицами** и протяженными оградами поско- тин, которые к тому же еще делились и на участки, причем скот, по- головье которого, как «навозной машины» росло, запускался в лес лишь

* Потеря гумуса в условиях Сибири при плоскорезной обработке почвы по сравне- нию с отвальной в 100 раз меньшая (100—200 мг/га против 1,5—2 кг/га при отваль- ной).

** Вспомним памятью наших дедов, как здесь у околиц было и свободно, и любо, и красиво, как именно здесь пели и люди, и соловьи во влажных кустарниках по подно- жью склона. А одна бабушка так сказала о своей архангельской деревне: «Поднима- ешься от реки к деревне с ведрами, а там улицы выметены и липы стоят, а перед дома- ми лужки и палисады с цветами, а за ними огороды с садами. и кажется, что идешь ты в рай...», т. е. в обжитой и возделанный траселяк, добавим мы от себя.

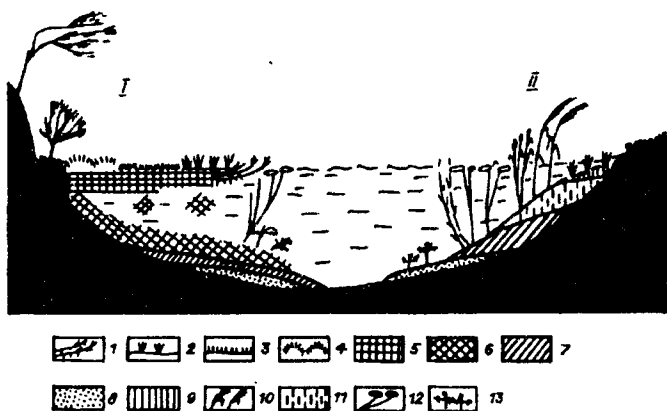


Рис. 35. Схема нарастания на озере сплавины у заветренных берегов (I) и зарастания озера донными торфами (II).

I — начинающие расти от берега растения: белокрыльник, сабельник и др., на плавающих стеблях которых укореняются осы, начинающие накапливать торф сплавины; 2 — осы; 3 — гипновые мхи, наступающие за осоками; 4 — сфагновые мхи, следующие за гипновыми; 5 — сплавинный торф; 6 — отслаивающаяся от сплавины, опускающаяся и накапливающаяся на дне так называемая мута; 7 — сапропелевый торф; 8 — цементирующийся сапропелит; 9 — осоковый донный торф; 10 — тростники и камыши; 11 — тростниковый торф; 12 — поверхностно-подводные растения; 13 — подводные растения.

ограниченно или совсем не запускался. Еще строже это соблюдалось по отношению к приречным сенокосным лугам. Нынче все эти околицы разнесены в щепы машинами, а на их месте «закрасовались» свалки и кладбища железа, делая землю ничейной. Впрочем, удочерение земли собственником, конечно, положит этому сразу конец и проекты природоблагоустройства на этом важнейшем биогеохимическом барьере перераспределения лесных катен осуществляются сами собою. Не опоздала бы, оставшись за околицей народной жизни, наука и здесь.

Надводные (по Б. Б. Польшову супераквальные) аккумулятивные биогеоценозы у озерных и речных долин собирают заметную часть многих легкоподвижных элементов и испытывают сильное подпитное увлажнение. В случае сильного натекания со склонов образуются низовые болота, иногда в сторону реки или озера соединяются с пойменными лесами и лугами.

Н и з о в ы е, или низинные, болота — это идеальный аккумулятивный ландшафт, накапливающий все стекающее с катены. Поэтому они в отличие от верховых болот именуются евтрофными (т. е. истинно питательными), а не олиготрофными, как те, и являются кладовыми минералов, некоторые из которых образуются только здесь. Например, синий лучистый вивианит $[(Fe_3(PO_4)_2 \cdot 8H_2O)]$, но особенно важна болотная руда, образующаяся тоже из железа, сошедшего сюда из всей катены по ходам корней растений. Сообщаясь с воздухом и переходя в трехвалентные состояния, она образует здесь на грани аэробной и анаэробной сред аморфное скопление лимонита и дает начало радужным и рыжим железистым ручейкам подчас с целебной водой⁷.

Часто начало болотам дают зарастающие озера, которые так чудно изобразил Н. Заболотский: «В венце их кувшинок, в уборе осок, в

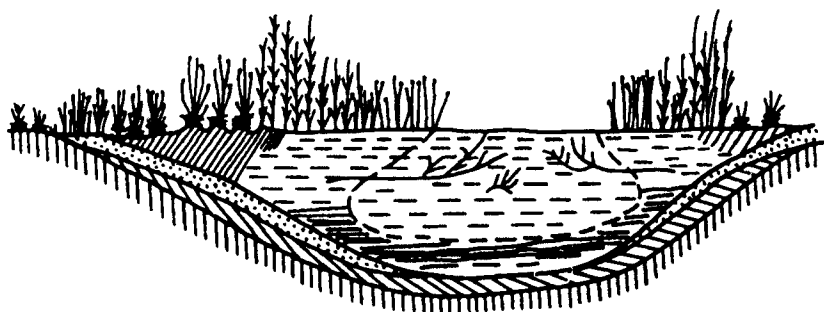


Рис. 36. Схема зарастания озера (по: [Кожевников, 1954]).

сухом ожерелье растительных дудок, лежал целомудренной влаги кусок, убежище рыб и пристанище уток». Возможно, он прочел ранее написанное сочинение В. Н. Сукачева [1926] о концентрическом расположении растительных микрзон в озере от водорослевых до состоящих из сухопутных осок. Но увы, сплачиваясь, эти зоны образуют сплавину (рис. 35), которая сукцессионно развиваясь, прикрывает убежище рыб. В зарастающем водоеме можно выделить три основные зоны, начиная еще пока от открытой водной поверхности центральной части, которая постепенно занимается водорослями и относительно крупными подводными высшими растениями. Затем начинается пояс рдестов и пояс кувшинок; характерно то, что все они чисто подводные растения или по крайней мере не поднимаются над поверхностью воды. Следующую зону уже образуют растения, которые более высокорослы, коренятся в грунте озера и относительно высоко поднимаются над водной гладью. Здесь растут камыши, ближе к берегу тростники, хвощи. Непосредственно у берега по мелководьям расположились калужница, частуха, стрелолист, осоки и т. д. Вся эта масса прибрежной растительности под давлением жизни напирает на водную гладь озера, все более ее затягивая, заторфовывая, как бы своими трупами подготавливая «почву» для других эшелонов растений. Постепенно, если водоем не глубок, он может превратиться сначала в травяное, а затем и в моховое болото. Мох, как правило, завершает этот драматический процесс отмирания озера и превращения его в болото (рис. 36).

Сначала здесь образуется тростниковая топь. Следующим слоем ложится осоковый покров. Далее появляется лес (со своим слоем торфа), который в этом случае не начинает, вскоре исчезая, развитие болота, как на водоразделах, а завершает его, хотя в заключение могут возникнуть сфагновые покровы, правда, чаще лишь островками по кочкам. В целом же энергонакопление в низинных болотах в полтора раза больше, чем в верховых.

В последнее время в связи с падением плодородия ряда почв лесной зоны, в том числе в связи с эрозией, делается не бессмысленным мелиоративное освоение низинных болот, особенно путем подземного, так называемого кротовидного, дренажа и с применением керамических труб. Так удастся создавать луга с урожаем до 60 ц/га сухого

сена. Значительно сложнее вопрос осушения их под посевы. Естественно, что оно должно быть и в прямом, и в переносном смысле куда более глубоким, чем в предыдущем случае, а это означает, что в годы с малым количеством осадков здесь может оказаться губительная сушь, которую приходится преодолевать только с помощью поверхностного дождевания бывшего болота. Это уже слишком дорогая и трудноуправляемая техническая (лишь с остатками естественных субстратов), а не природная система.

П о й м е н н ы е л у г а, вероятнее всего, особенно у небольших рек, возникли на месте специально расчищающихся пойменных лесов, не отличающихся в рассматриваемой нами зоне особой продуктивностью. Луга же весьма продуктивны, особенно в расширении долин на месте спущенных рекой бывших приледниковых озер. К несчастью, они в настоящее время начинают распаиваться под огороды и пропашные культуры, что помогает размыванию богатых пойменных почв в паводки и уж никак не способствует удержанию элементов плодородия, приносимых рекой. Между тем именно благодаря этому приносу иногда совсем из иных частей поймы почвы остаются столь плодородными и все же зависят от приносов и с местных склонов. Пойма может подчас превращаться геохимически в большой мере в экзотический или аллохтонный ландшафт. Здесь происходит объединение и сплетение отдаленных катен одного бассейна.

Подводные (субаквальные) аккумулятивные биогидроценозы озер и рек, тоже части катены. В них попадает все то, что так легко сносится с нее, поэтому воды их мягки, кисловаты и несут растворенное железо, а также фульвокислоты. Поэтому они так и прозрачны, а имея чайный цвет, дивно отражают синеву неба, что открыто и лучезарно отображено прекрасным художником из Вятки А. Рыловым. В то же время в реки попадают столь многие элементы и так интенсивно ими уносятся, что вся катена лишается этих элементов безвозвратно. Это может проявляться в хрупкости раковин улиток и ломкости костей у местного скота, ведущей к локальным параличам и к общему истощению от болезни, именуемой акабальтозом. К этой же геохимической этиологии нужно относить и заболевание эндемическим зобом.

Возможные пути «домашнивания» лесных катен в будущем, конечно, должны зиждиться на возможно большем сокращении и восстановлении лесов. Поля, перемежающие их, не должны быть большими, а борозды в них идти только по изолиниям рельефа или, во всяком случае, поперек склона. На эрозионно опасных склонах должно быть больше травяного клина. Пропашные же здесь, конечно, исключаются.

Существенно соблюдение биогеохимических правил. Желательно широкое применение известкования почв. Иные минеральные удобрения, лучше гранулированные, должны вноситься изредка и локально, так как в условиях сильного выноса они легко перемещаются, а затем накапливаются в водоемах. Напротив, при обнаружении общих признаков заболеваний скота, связанных с недостатками некоторых излишне удаляемых стоком химических элементов, необходимо применение микродоз в кормах и на пастбищах, например, кобальта.

Главное же — это использование фоссилизированных запасов азота, особенно из низинных болот, с переброской их на пашни к водоразделам, но через скотные дворы, ибо торфяная подстилка вбирает в 10 раз больше воды и органики, чем солома и после этого делается отличным удобрением*. В осушаемые же низинные торфяники для ускорения их разложения и гумификации необходимо внесение фосфора и калия, которые, как мы уже говорили, «застревают» в верхней части катен. Пресловутая химизация вообще должна идти в первую очередь за счет местных ресурсов и очень осмотрительно.

Конечно, в разных районах на разных породах и с разными водами катены могут сильно отличаться от нашей схемы. Отметим хотя бы одни полесья белорусские, подмосковные мешерские, воспетые К. Г. Паустовским, и западно-сибирские. Это приледниковые зандры или широкоплощадные отложения песка из талых вод, образовывавших в прошлом обширные озера. Их характеризует бедность набора химических элементов и слабое их перераспределение, ввиду равнинности рельефа, легкой заболачиваемости из-за приповерхностного расположения почвенных вод. И все же упоминавшийся нами генерал-мелиоратор Жидинский сильно обогатил эти упрощенные биогосистемы. И мы уверены, что именно в лесной зоне катенно-химические методы помощи природе и хозяйству должны принести наибольшие результаты.

КЛИМАКС ЛЕСА И ЕГО ОСОБАЯ СУДЬБА

Стадии сукцессионного восстановления леса на вырубках и гарях изучены настолько хорошо, что составляют основу стратегии выращивания здоровых лесов высокой товарности. Именно от знакомства с подобными долгостоящими лесами (подобно ельникам Карла Францевича Тюрмера под Москвой) и проистекало представление об устойчивом, чуть ли не вечном климаксе как якобы о гордом и непоколебимом вечном покое леса.

Между тем секрет его долгого сохранения при отсутствии самозаболачивания как раз в постоянных сукцессионных катастрофах внутри него, но только точечных и как бы предопределяемых генотипом деревьев, которые обычно только поодиночке подвергаются ветровому вывалу, преимущественно на определенных этапах своего индивидуального развития. Относительная легкость этого явления связана с большой парусностью высоких крон и поверхностным залеганием корней.

Важнейшее следствие такой моноцеленакулярной катастрофы в почве — образующийся ее широкий и глубокий вывороток как бы очаговой пахоты с оборотом пласта почвы, предопределяемый непрочностью подзолистого горизонта. Вымытые внутрь вещества оказываются наверху. Сверху открывается световое окно. На микрополяне начинается буйный рост трав, которые, каждый год целиком отмирая и да-

* В пригородных хозяйствах целесообразно приготовление торфонавозно-дерновых матов для газонов в городах и торфофекальных горшочков для рассады для использования их в самих пригородных хозяйствах.

вая опад с узким значением C/N , способствуют быстрому накоплению гумуса и образованию заново горизонта A1 за счет активизации именно бактерий. На этой почве быстро начинается отрастание и подлеска, и подрост*. Так на руинах локальной катастрофы развивается стремительная ценакулярная восстановительная сукцессия, хорошо обеспечиваемая средообразующей поддержкой плотно окружающей ее поляны леса. Так за счет ветровальных несчастий отдельных деревьев происходит диффузное повсеместное омолаживание лесного биогеоценоза, как бы «внутриутробное» — без нарушения им самим создаваемого особого фитогенного гидротермического объемного пространства.

Этот процесс полимерного самотравмирования, или ценотической аутономии, обеспечивающий через годы сплошное самовозобновление всего лесного полога, по-видимому, содержит и еще один секрет. По наблюдению большого знатока жизни леса заведующего кафедрой ботаники Уральского университета Б. П. Колесникова, подрост располагается не случайно. Пихточки хорошо подрастают у подножия елей, используя это как возможность избежать острой корневой конкуренции детей с отцами, о которой мы говорили. Следовательно, сукцессия в окне полога происходит не просто восстановительная, а как бы и тасующая, т. е. способствующая увеличению смешанности и перемешанности леса, а следовательно, и его устойчивости, как мы уже это знаем.

Итак, не только шум листьев на ветру, но гул его ветвей в бурю — это клокотание биомассы — есть водоворот жизни, обновляющий ее и открывающий всему лесу путь в будущее.

ЖИЗНЬ ЧЕЛОВЕКА В ЛЕСАХ И СРЕДИ ЛЕСОВ НАШЕГО ОТЕЧЕСТВА

Корни происхождения человека, как известно, связаны с лесами, а существенный прогресс — с полусаваннами (3—2 млн лет тому назад) и в этой двойственности может быть и заложена часть биогеосистемной драмы истории человечества, вечно рубившего сплошные леса и сажавшего их в степях.

В основе самообеспечения вначале лежало собирательство, которое обывательски может представляться как побирушничество в природе, а в науке носит двусмысленное название присваивающего хозяйства. Меж тем в недавнее время стало выясняться, что в нем было много не только хитрости, но и искусства, рассчитанного на длительный диалог с природой. Прежде всего это бережный сбор, сохранившийся у немногих из нас разве что в срезании, а не в вырывании грибов. Оказывается, помимо сбора растений на угодьях широко применялись и прополки, и подсевы, создавшие первые агрофитоценозы (если под агро иметь здесь в виду только смысл «поле»).

* Между ними и травами складываются свои отношения, в частности, как мы отмечали, некоторые травы (как Давид поразил Голиафа) могут долго тормозить подрост своими недюжинными фитонцидными и колющими силами. Конечно, здесь сукцессионные изменения происходят и в животном населении.

С применением же осушения и орошения* стали складываться и агробиогеоценозы. Вся эта культура собирателей, охотников и рыболовов, а последнее для лесов особенно важно, дожила и до наших дней: реликтовыми ареальчиками во влажно-тропических лесах, на широких пространствах в лесах бореальных, в том числе и Европы, а особенно Сибири (более всего Западной), Канады и северо-запада США. В недавнем прошлом она охватывала все обитаемые леса [Чебоксаров, Чебоксарова, 1985].

Очевидно, что эта «ценотическая» берегающая система природопользования могла обеспечить около 40 тыс. лет тому назад синтез коллективного разума [Рогинский, 1977; Казначеев, 1991] и выявить человека как потенциального ускорителя ноосферизации биogeосистем. Однако не следует забывать, что отличительнейшим даром человечества издревле был прометеев огонь, к которому, напомним, с помощью его брата Эпиметея был прибавлен и известный ящик Пандоры. Собиратели-охотники, особенно в сухих районах с помощью огня с давних пор и ныне устраивают палы, после которых мелкие животные делаются столь доступными, что на еще дымящиеся пожарища слетаются и сбегаются до этого малоудачливые хищники. Это уже были антропогенные, так сказать, ценотические бедствия природы — как бы палеолитические «чернобыли».

На пепелищах леса человек мог, однако, видеть буйство трав, а следовательно, начинать немного помогать им в росте, переходить к так называемой подсечно-огневой системе возделывания лесных почв. Эта система открыла путь к другим системам и сыграла потому особую роль в жизни и в пространственно-историческом прогрессе, обеспечивая ему среди прочего и прикрытие от ответного эрозионного удара природы.

Пространственно-историческая судьба Северной России. Напомним вначале слова Н. И. Вавилова: «Культура полей неотъемлема от общей культуры населения». Возможно уже с конца неолита, во всяком случае по II тысячелетие до Р. Х. огромные просторы от берегов Финского и Рижского заливов и далее к северу от мысленной линии Москва — Самара, а также далее на восток до Енисея (см. И. И. Шишкин «Лесные дали», 1884) были заселены угро-финскими племенами — создателями названий большинства рек не только северной, но и средней России, в том числе и р. Москвы [Седов, 1982], с культурно-хозяйственным комплексом собирателей, во многом сохранившимся до наших дней у хантов и манси Сибири [Народы Сибири, 1956; Генусов и др., 1989].

Хозяйственно-культурный тип [Чебоксаров, Чебоксарова, 1985] — это «комплекс особенностей хозяйства и культуры, который складывается исторически у разных народов, находящихся на близких уровнях социально-экономического развития и обитающих в сходных естественно-географических условиях». Несомненно, он — система внешних адаптаций народа (или рода) к местным биogeосистемам. О том, что этот комплекс такая же неотъемлемая функциональная

* Первое было открыто даже у бродячих аборигенов Австралии, а второе у древних индейцев Северной Америки в виде сети канав и подвода воды даже по высоким и длинным земляным дамбам.

часть человеческой общины, свидетельствуют слова одного весьма компетентного зоогеографа о том, что человечество, состоящее из одного вида, но взятое вместе с его разнообразными культурами (материальными и духовными) это, несомненно, уже «целая фауна».

Угро-финны и по языку, и по облику весьма обособленная группа, происхождение которой близко времени возникновения расходящихся восточного, монголоидного (и американского) ствола с западным (от эфиопов и берберов до центральноевропейцев). Есть у них и черты метизации, но уже по своему генезису они самые слабо выраженные, но все же монголоиды [Бунак, 1980].

И этнографические, и археологические данные (первые особенно для сибирских хантов и манси) свидетельствуют, что из бревен они рубили лишь амбарчики на высоких ножках для хранения продуктов, да иногда малые жилые клетки на зиму. Летом они постоянно двигались в поисках охотничьей добычи и жили в легких берестяных разборных балаганах и чумах, чаще всего перевозимых в лодках, на которых они плыли вслед за рыбой. Жилища были столь непостоянны, что даже печи ставились не возле них, а просто в лесу и использовались то одним, то другим стойбищами. Были и жилые лодки грузоподъемностью до 8 т. Промысел на суше и в реках строился на использовании хитроумнейших западней и ловушек, а случавшиеся войны, главным образом с пришельцами, велись на засадах. Встречались посе́вы ячменя под мотыгу, но с уборкой без употребления серпа.

Ханты Сибири ячмень вырывали руками с корнем, впрочем, это может быть и результатом вторичного упрощения, что отмечается и еще кое в чем. Например, часть хантов, живших ранее южнее, освоили разведение коней, но на все лето отпускали их на волю. Впрочем, упрощения при жизни в тайге и сами по себе знаменательны.

Религиозные представления носили пантеистический характер с целым рядом градаций от неживого к живому и распылчатостью образов духов, среди которых у хантов, например, выделяются Мис нэ — лесная дева и Обской старик, олицетворяющий две точки местных ландшафтов, от одной из которых к другой вечно странствовал древний насельник лесов. В то же время у западных своих пределов этот народ создавал совершенные кованые украшения, например, знаменитые так называемые шумящие подвески, полюбившиеся и славянкам, и мастерам их племен.

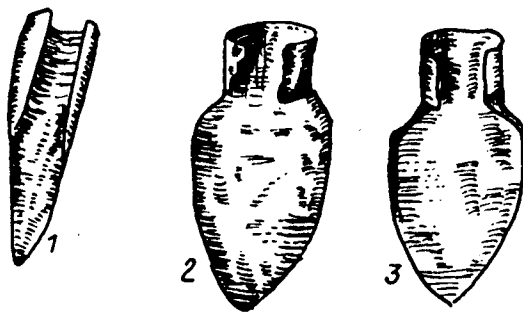
Приход в Восточную Европу славян предварялся в первой половине I тысячелетия после Р. Х. распространением сюда из Восточной Пруссии к р. Великой и в верхнее течение Днепра, а с вятичами* — и Оки (до окрестностей нынешних Рязани и Москвы, где названия многих рек даны на соответствующем языке балтов, например, позже исчезнувших ятвягов). Это были уже более или менее оседлые земледельцы.

С л а в я н е появляются на берегах Псковского озера и р. Великой в VI в. после Р. Х., пройдя перед этим через лежащие западнее земли тех же балтов и выйдя, судя по всему, с низовьев Вислы⁸ и «... сидяху в поозерии Великой своим родом Кривичи...» отмечено в

* Есть и археологические, и археографические указания, что их привел позже от ляхов князь Вятко.

Рис. 37. Пахотные орудия-ральники второй половины I тысячелетия от Р. Х.

1 — из окрестностей Пскова, 2 — из мест восточнее нынешнего Гомеля, 3 — из района Полтавы (по: [Седов, 1980]).



«Повести временных лет» [Киев, 1320]*. Они основали здесь так называемую культуру своеобразных длинных курганов, находки в которых

свидетельствуют о памяти прихода с запада по положению покойника головой в эту сторону, о слиянии с местными балтами и о симбиозе с местными финнами, ориентировавшими покойников на север**. Симбиоз документируется обычными здесь и исключительно редкими в иных этнических ситуациях смешанными кладбищами и объясняется расположением раскопанных славянских поселений. Они устраивались лишь в расширениях долин с просторными поверхностями речных террас, лишь и пригодных для посевов.

В хозяйственно-культурном комплексе кривичей — основателей великоросской народности — впервые отмечена подсеčno-огневая система земледелия. Ее в усовершенствованном ими к X—XI векам виде можно назвать лесопольной, составившей основу жизни нашего крестьянства.

Суть подсеčno-огневой системы в осознании того, что резерв элементов-органогенов не в земле, а в стволах, и что без его мобилизации огнем, одним осветлением, которое достаточно для лесных трав, культурных растений из южных стран здесь не вырастить. Для этого в окрестностях поселений, часто дальних, для работы наездом или с временным жильем — з а и м к о й, по характеру трав (часто брусники) и подлеска выбиралась подсека, н о в и н а, на которой деревья окольцовывались или подрубались для подсыхания. Через год весной их валили, но бывала и так называемая сыросека. Вести пал было большим искусством и трудом. Он не должен был разойтись по лесу и сжечь гумусово-аккумулятивный горизонт на подсеке, а наоборот, обогатить его золой.

Для улучшения такого участка служили орудия, мастерившиеся здесь же в лесу из деревьев (рис. 37). У белорусов даже в нашем веке так делали «машины» для добывания огня. Для засыпания золы в почву путем рыхления служила борона-суковатка, которая могла перепрыгивать через корни, а для более глубокого царапания была создана вершалина (рис. 38). Все они описаны из Беларуси в замечательной книге Д. К. Зеленина (изданной на немецком в 1927 г., цит. по [1991]) и в большом коллективном труде с атласом рисунков [Рус-

* И донны латыши называют русских «krivze».

** Балты (например, латгаллы) при захоронении ориентировали женщин тоже на запад, а мужчин — на восток.

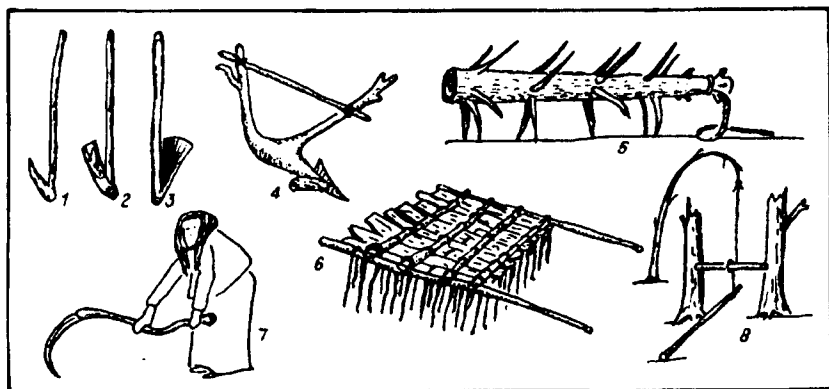


Рис. 38. Сельскохозяйственные орудия лесной земледельческой культуры ранних восточных славян с подсечно-огневой системой ведения хозяйства.

Ручные орудия труда первичной обработки земли: 1 — цапка, 2 — тяпка, 3 — капыло для работы с корнями, 4 — берорусская соха-черкуша, подобная цапке, изготовленная из древесного развилки, 5 — вершалина — белорусское орудие обработки земли, промежуточное между сохой и бороной, 6 — северорусская борона-суковатка, легко прыгающая по корням, 7 — коса-горбуша для работы по кочковатому лугу, 8 — белорусское приспособление для добывания огня в лесу (по: [Зеленин, 1991]).

ские, 1962]⁷ Для ручной доработки делались из веток цапапульки, которыми «скородили» поверхность, а для обкапывания пней — так называемое капыло.

Из выворотка с горизонтальным, а следовательно, перпендикулярным к стволу, который мог служить дышлом, корнем, изготавливалась конная черкуша, уже начиная примерно с 300 г. после Р. Х., снабжавшаяся кривичами узким без выступов железным ральником (см. рис. 32). От соединения двурогих цапапулек и черкуш «рождалась» северная двузубая соха, встречались и трехзубые, так называемые трясухи*. Она рыхлила без оборота на глубину до 10 см, прокладывая в подошве пахотного слоя канавку для стока воды и аэрации. Запрягавшаяся высоко, она шла легко, но и легко выскакивала из борозды. Удерживал ее лишь напор пахаря-богатыря, который тем самым постоянно регулировал глубину пахоты в зависимости от мощности горизонта A1, глубже которого так просто, на нашу беду, уходит тракторный плуг. Может потому она и именовалась ласково Андреевной (гр. Андрей — мужественный) из-за необходимости труженика сливаться с нею своею силою. Подготовка одного гектара лесополя требовала труда более десятка мужчин и двух десятков женщин. При пахоте с сохой приходилось проходить за лошадью 58 км/га.

Сеяли приговаривая: «Уроди, Боже, и на чужую долю». Урожай ячменя, ржи, гороха, конопли соответствовали неплохим средним современным для России нормам и даже, судя по всему, превышали их, но это только в первую пару лет. На четвертый — шестой год урожай после

* Соха — старое название развилка веток и рогов. Соха для пахоты делалась без гвоздей, а вся вязалась лыком и ремнем из вырубавшихся из веток деталей. Поэтому она гнулась, скрипела, но не ломалась (рис. 39). Сооружение ее было искусством, но стоила она в XIX в. немногим более рубля и служила пахарю всю жизнь. Следует особо отметить ее легкость и разворотливость, что особенно важно для работы на дальних и узких полях в лесу.

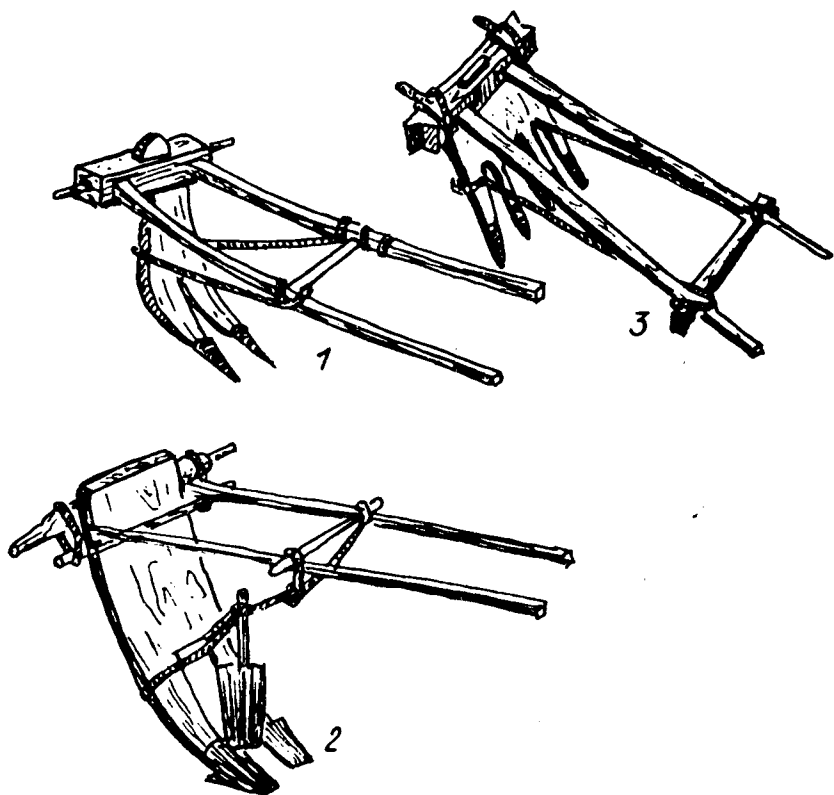


Рис. 39. Сохи.

1 — коловая двурога Олонецкой губернии; 2 — обыкновенная коренная с палицей Тамбовской губернии; 3 — пятизубая соха из Новгородской губернии.

исчерпания N, P, K, поступивших из древесины, сокращались до уровня нерациональности трудозатрат и потому поля вновь запускались под лес на 10, а чаще на 25 лет, в чем и состояла лесопольность системы. О сознании важности лесовозобновления свидетельствует то, что в XVII в. в России, отдавая лес во временную аренду землепашцу, в договоре оговаривали некорчевание пней и кустов. Было и повторное землепашество после лесоперелога, но такие участки, называвшиеся лядо, были заметно беднее. И все это вместе с расчисткой леса для поскотин способствовало большему проявлению дернового процесса формирования горизонта A и антропогенному метаморфозу подзолов в сторону дерново-подзолистых почв.

При лесопольной подсечно-огневой системе увеличение населения требовало все более удаленных новин, поэтому деревни не могли расти, а должны были создаваться все новые. Так кривичи и их наследники вынуждены были быть подвижными земледельцами и, используя налаженный симбиоз с угро-финнами, постоянно устремляться «встречь к солнцу», т. е. к созиданию центральной, а затем и великой России, вплоть до Тихого океана, всюду создавая новый и более

продуктивный агролесной ландшафт русской природы, о которой мы скажем ниже.

В религиозном представлении славян мир делался более стройным, чем у многих угро-финнов. Деревянные идолы делались типа знаменитого Збручского, четырехгранного и трехярусного. В нижнем ярусе антропоморфные духи земли держат на приплюснутых головах средний ярус с полнофигурными людьми, держащимися за руки. Над ними четыре божества, в том числе важная для нас богиня плодородия Берегиня и Перун. Существенно, что все боги увенчаны одной «монистической» шапкой. Не исключено, что такая этажность мира идола предвещает структуру дивных барельефов на стенах Дмитриевского собора во Владимире. Святилища еще остаются на болотах и островах, но начинают появляться и в деревнях.

Деревни располагались гнездами и имели до 10 домов, представлявших собой высокие срубы до 20 м³ и с печью. Такие постройки в раскопках к югу исчезают, но известны из Северного Привислья. Для строительства, как и для изготовления сельхозорудий, служили не длинноносые «длиннотопорные» удобные для рубки топоры, как в Европе, а широкие топоры с изогнутой ручкой, прикладистые для вырубания и тесания. Топор, по-видимому, был унитарным орудием, так как, например, даже в начале нашего века никакие пилы в некоторых районах Белоруссии известны еще не были. Видимо, широко были распространены резные изделия для обихода. Женские украшения отличаются усложнением обработки их поверхности и большим количеством примесей балтских и финских элементов, в том числе шумящих подвесок.

Расселение в глубь Восточной Европы в XI—XII веках начиналось с симбиотического, во-первых, с угро-финнами заселения Приильменя, что привело к культуре круглых сопок славян, отмеченных в «Повести временных лет», передавших даже нынешним новгородцам некоторые элементы западных корней слов и фонетики. Во-вторых, с литовцами у будущих Полоцка и Смоленска с образованием полоцко-смоленских кривичей, отличавшихся особенно искусной отделкой украшений.

Первые, осваивая новые угодья, двигались к северо-востоку, к Онежью (соединяясь здесь с финской весью), много позже и до Белого моря. Пока же их поток вскоре поворачивает к юго-востоку по верхней Волге и к нижней Клязьме (к XI в.), мешаясь с угро-финнами из племен меря, а ближе к Оке и с муромой.

Вторые же примерно веком позже расселялись между Волгой и Окой, соединялись с вятичами и с финнами (мещерой) и достигали нынешнего г. Мурома*. Слияние с финнами могло затягиваться до XIII—XIX веков. Наряду с этим уже в X—XI веках наблюдается прилив предметов культуры и с юго-запада, возможно, из степного Поднепровья и, видимо, под натиском кочевников.

Так здесь завершается синтез великорусской народности, которой выпало в самом начале нашего тысячелетия создать именно здесь че-

* Читатель, верно, замечает сходство имен финских племен с названиями знаменитых российских краев, в том числе со столь много давшей русской литературе Мещерой, и городами. Так синтезировалась культура этих мест.

рез век и более после Киева и Новгорода «третью Русь» — Владимиро-Суздальскую, породившую и Москву.

Меж тем безынтересно, что продвижение далее к востоку, в том числе по Волге, мало заметно и проявляется лишь в конце XII в., а еще далее к востоку и в XII—XIV веках. Конечно, здесь сказывается и соприкосновение с агрессивными кочевниками, но есть и внутренняя причина. Владимиро-Суздальская Русь, а потом и Москва, они ведь белокаменные⁹. И здесь мы имеем геохимическую причину притягательности именно этих мест. Близкое залегание карбонатных пород сдвигает рН лесных почв, что способствует ослаблению выноса гумуса и развитию дерново-подзолистых почв, особенно по полянам. И здесь складывается особый природный край, огражденный от юга лесами Мещеры — Владимировское Ополье — столь приманчивый для пахаря. Развитие продуктивного земледелия — естественная причина расцвета Владимиро-Суздальской Руси в XIII в., потеснившей и Новгородчину вплоть до Вычегды на севере и Твери на западе.

Прогресс земледелия, наметившийся в Ополье, был всюду связан с необходимостью ограничения переселения и имел предпосылки в устройстве сельскохозяйственных орудий. Соха обрела закрученную в веревочном жгуте лопатку-полицу, которая при легком изменении ее положения отклоняла приподнимаемый пласт то вправо, то влево так, что гряды получались встречные и поле, не перекашиваясь, могло без опасения расширяться пахарем, куда лучше подрезались и сорняки. Ранее существовавшая для выворачивания камней и малых пней малая соха-косуля со скошенным ралом скоро превратилась в настоящую косулю, способную сильно углублять пахоту. Некоторые модификации такой сохи-косули получили выразительное название самолета.

На этой основе кочевая подсека с лесополем занималась «трехполкой» с севооборотом по годам: озимые, яровые и черный пар без засева, на котором изводят сорняки и накапливают влагу и который позже начинают углублять, перепахивая его косулей три раза, или «троить». Такой пар начали все чаще унавоживать. Уже ради этого площадь покосов начинает все более превосходить таковую пашен, но орудием сенокосения еще долго служит особая коса-горбуша, удобная для работы в лесу и на болоте меж кочек (см. рис. 33).

Уже все это вело к наращиванию горизонта A1, что столь не характерно для лесных почв. Здесь стоит привести слова выдающегося русского агронома XIX в., друга В. В. Докучаева, В. Н. Энгельгардта¹⁰: «Если в хозяйстве делается какое-нибудь существенное изменение, то оно всегда влияет на все отрасли его и во всем требует изменений...» Скоту нужно было сено — стали и на пар, а не только на подсеку, как бывало с XVI в., иногда и постоянно сеять тимopheевку. Так начиналась семиоборотная травопольная система земледелия, разработанная в 1771 г. первым русским ученым агрономом А. Т. Болотовым¹¹. Все более развивался взамен подзолистого дерновый процесс почвообразования, складывался лесолуговой ландшафт, как бы напоенный духовной жизнью славян (и финнов), прославленный в литературе и живописи (И. И. Левитан, «Владимирка», 1892; И. И. Шишкин «Полдень», 1869). Образовалась целая антропогенная

и опорная зона природы, поддерживаемая именно каждодневным рачительным от века искусным трудом ручного земледельца. Очевидно, что перевод крестьянина в пролетариат хотя бы текстильных фабрик по Клязьме, а затем и полное отчуждение от него земли и, наконец, просто его изведение как хозяина земли, обрушило этот рукотворный мир, превратив его в зияющую пропасть Руси со все отрицающим названием «нечерноземье».

Однако прежде всего полоса эта украсилась еще двумя природно-рукотворными чудесами. Во-первых, возникли одни из лучших в мире биогеоагросистемы, появление которых, однако, было связано с ростом городов. Мы имеем в виду в первую очередь ярославское молочное хозяйство. Исстари здесь держали помногу коров, но всего лишь как навозные машины, без которых на подзолах трудно что вырастить. Но вот выросли большими городами Санкт-Петербург и Москва и хозяйство это превратилось в высокопородное и продуктивное — от молока до масла, находившее хороший сбыт не только в русские города, но и в Европу. Во-вторых, поставщиками в Европу зеленого горошка и хмеля, и во все русские деревни за многие сотни верст непревзойденного лука стали огородники Ростова Великого (Ярославского), образовавшие потом обширные колонии — плантации в обеих столицах. На месте одной из них в пойме Москвы-пеки, где трудились лужники, памятником этой биокультуры служит бетонная громада стадиона Лужники. И все же верится, что несмотря ни на что трудом земледельцев, знанием и любовью все рукотворное и плодоносное лоно лесной Великой России от Соловков и Валаама до Рязани и от Полоцка до Нижнего Новгорода возродимо.

С с о х о й через весь континент встречу солнца русский земледелец отправился все из того же Ополя и новгородчины в конце XIII в. на Вятку и в землю пермяков. В этом случае особую роль сыграли основные друзья и ученики великого Сергия Радонежского, мирно крестившие местное население (святитель Иосиф Пермский в 1405 г.) и строившие монастыри, становившиеся распространителями высокой агрокультуры.

К концу XVI в. первые русские земледельцы появляются уже за Уралом у Тобола. (Новгородцы проникали в Сибирь, а на север лесов очень давно.) Московия же при Иване III уже за 65 лет до окончательного взятия Казани посылает князя Ф. Курбского на сборы ясака за Тобол до Оби. В то же время Иван III присваивает себе титул князя Кондинского и Обдорского. В 1555 г. Иван IV объявляет себя «Сибирская земля повелителем», а через 20 лет дает Строгановым право по Тоболу ставить городки и селить крестьян, а в 1582 г. отправляется знаменитая экспедиция Ермака. Ей и предшествующему времени посвящена оригинальная книга замечательного историка и писателя Р. Г. Скрынникова [1982]. В частности, он обращает внимание на то, что промедление в овладении Сибирью угрожало тем, что это скоро сделают англичане, в 1958—80-х годах совершившие две государственных и безуспешных экспедиции в Карское море и в Обь с целью если не найти северо-восточный морской проход, то по этой реке наладить постоянный путь к Индии и Китаю.

Местные татарские жители вели полукочевой образ жизни скотоводов и земледелием занимались эпизодически и «микроскопически», хотя и имели особый плуг для оборота пласта, так называемый с а б а н, подобный по действию южно-русскому, так что особых контрверсий не возникало. Шли сюда в основном вольные от крепостной зависимости ч е р н о с о ш н ы е крестьяне таежного севера европейской России, несшие опыт лесопольного земледелия, в том числе и трехпольного. В конце царствования Ивана IV и особенно во время правления Русью Б. Ф. Годуновым (1598—1605) за Урал крестьян уже направляют из средней России сами власти, освобождая их при этом от крепостной зависимости и выдавая даже большие безвозвратные пособия. (Давались мешки зерна, одежда и даже определенное число гусей, о чем специальные глашатаи объявляли повсюду.) Так в России для Сибири формировался новый свободный народ. И последствия не замедлили сказаться. Если вначале Годунов ставил на уральских перевалах рогатки, чтобы хлеб в Сибирь за высокую цену не везли, то в конце своей карьеры он был вынужден эту рогатку повернуть наоборот, чтобы дешевым сибирским хлебом не сбивали цены на него уже в России.

Государственное освоение Сибири имело целью организацию промысла не только руд, но и пушнины, что требовало сохранения и дальнейшей охраны «инородцев», природных промысловиков (в том числе и крепостями) от набегов джунгар и других народов с юга. Именно этот человеколюбивый и человекосберегающий характер освоения объясняет, почему втрое более широкая, чем Северная Америка, Азия была пересечена колонистами России втрое быстрее. Необходимо было снабжать войско, и у образуемых острогов создавались слободы. Далее же это организовывалось так: разведкой и опросом собирались и картировались все сведения о пахотно-пригодных землях*. В острогах заключали договор с частным подрядчиком из местной слободы, во-первых, о конкретном розыске у рек еланей или полян, пригодных для заселения и первоначальной распашки поля, но таких, на которые в их окрестности аборигены никаких претензий не имеют (вспомним об опыте симбиоза с лесными финнами). И во-вторых, о «склипании охочих людей» и о расчистке со строительством, причем оговаривались даже и меры пресечения нерадивости в этом деле и неряшливости к лесу первопоселенцев. За исправное исполнение этого дела подрядчик получал из казны немало, почему еще и позже наблюдал за исправностью жизни, скажем, природопользователя новой деревни, так шло заселение Сибири уже особым сибирским людом [Александров, 1981; Миненко, 1990]. В общем опыта жизни в европейской тайге вполне хватало для освоения тайги сибирской. Обычно крестьяне-самосельцы создавали уединенные заимки, хорошо известные в Псковщине и Новгородчине еще с конца I тысячелетия после Р. Х. На них отношение к земле само собою возвраща-

* За это мы особенно должны быть благодарны Сибирскому воеводе Курбскому (второму), а особенно первому просветителю Сибири географу, этнографу, писателю и строителю Тобольского Кремля Семену Ульяновичу Ремезову (1642—1720) с сыновьями, образовавшему первую сибирскую научную школу.

лось к соответствующим давним обычаям и она скоро забрасывалась, а семья отыскивала новое место. Крестьяне же из осторожных слобод имели уже постоянные заимки, но лишь для работы наездом. Редко меняемыми заимками окружались и деревни. Все они «обрастали» все более обширными покотинами и сенокосами, делались постоянными, все более использовали навоз и в общем на сибирской почве земледельцы по-своему проделывали путь познания, пройденный их предками в Восточной Европе. В новых условиях появлялись и новые орудия. Так, например, в особой сибирской подзоне природы в лугово-болотной подтайге конструируется соха-колесянка с низкой запряжкой, позволившая поднимать вязкий пласт луговых почв. Появлялись и новые знания, позволившие избегать незнакомых по России скрытозасоленных почв, и пашни при этом порой приобретали причудливо извилистые формы¹².

Знание земли особо проявилось при ее внимательном выборе для постоянного поселения на ней крестьян, хлынувших в Сибирь после реформы 1861 г., а особенно после реформ Столыпина из разных малоземельных губерний средней России. В этом огромную роль сыграли особые экспедиции Главного переселенческого управления, явившиеся продолжателями дела знаменитых докучаевских земельнооценочных экспедиций в европейской России, на которых вырастала теория почвоведения и биогеоценологии, а также и землепользования. Переселенческие экспедиции дали очень много для общей географии, экологии почв. В них работали такие замечательные почвоведы, как автор учения об элементарных процессах Сергей Семенович Неуструев (1874—1928), создатель сибирской школы почвоведов К. Л. Горшенин, почвовед и ботаник из Томска, изучавший почвенно-растительный покров как целое, выдающийся сибирский теоретик биологии В. В. Ревдатов (1891—1969), наконец, сам создатель биогеоценологии В. Н. Сукачев и многие другие. На всем пути до Тихого океана было совершено более 80 экспедиций, составивших специальные карты и сделавших на месте наделы для поселения 3 млн переезжавших, причем выделы были такие, что отток поселенцев к родным местам в европейскую Россию составил всего около 10 %. Здесь как нигде выразилась способность докучаевских почвоведов выявлять и дарить народу естественные и надолго комфортные лоно жизни деревенских общин и хуторских семей. Более того, выработаны были стратегия, тактика и практика улучшения земель для жизни людей. В этом отношении особенно проявилась работавшая в Западной Сибири экспедиция генерала Жилинского с очень малым штатом и большей частью по уговору с поселенцами. Она создала осушительные системы, снизившие уровни почвенных вод, которые, будучи отведенными, в свою очередь, улучшали промывку почв от солей. Увы, система заброшена, и, как Обско-Енисейский канал, стоит лишь погибающим памятником труда русской интеллигенции на попрание исторической судьбы русского крестьянина, призванного судьбой не мечом, а оралом осваивать чуть ли не полмира и создавать сибирскую Россию, которая еще вос-

прянет по известному завету М. В. Ломоносова. А в будущем, видимо, — и пятую Притихоокеанскую экспедицию, начало которой было положено замечательным и, можно сказать, просвещенным землепроходцем, «осударевым опытным» (было такое звание по части сельского хозяйства) Ерофеем Павловичем Хабаровым (по прозвищу Святитским), родившимся в Великом Устюге около 1610 г. и погибшим у г. Киренска на Лене в 1667 г. После похода в Мангазею в 1630 г. через 9 лет Е. Хабаров открыл и наладил солеварни на переходе из Восточной Сибири в Якутию р. Куты, а еще через два наладил образцовое хлебопашество у поселенных им здесь крестьян у нынешнего г. Киренска. Снабжал отсюда Якутск и походы своих пушнотропарных отрядов в 1649 г., в поисках пахотных земель прошел по р. Олекме к Аниру, склонив дауров войти в состав России и начав там ставить хлебопашные слободы. Прошел весь Анир и, составив ему чертеж (1655), назвал его «второю Волгою России». Оставшуюся жизнь провел у г. Киренска, завещав все местное сельское хозяйство здешнему монастырю для продолжения дела просвященного и опытного земледелия. Его дело было продолжено выдающимся восточно-сибирским генерал-губернатором, графом Николаем Николаевичем Муравьевым-Амурским (1809—1881), установившим в 1858 г. постоянную границу с Китаем, давшим имя Хабаровску и основавшим в 1861 г. Владивосток как окно России в Тихий океан. Прадеды и деды наши сделали для этого более, чем можно было ожидать, дело за правнуками, ибо отцы их были слишком привержены мечу.

Вспомним по этому случаю слова Н. М. Карамзина о том, что Сибирь «...второй Новый мир для Европы, безлюдный и хладный, но привольный для жизни человеческой, ознаменованный величием, богатством естества, где ... в жизни лесов витают пушные звери и сама природа усеивает обширные степи диким хлебом ... и богатые рыбные озера ждут трудолюбивых обитателей, чтобы в течение веков представлять новые успехи гражданской деятельности...» [1821, с. 370—371].

РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ БИОГЕОСИСТЕМ БЕЛОЙ И ВЕЛИКОЙ РОССИИ

Конечно, широко известная картина изменения облика лесов и к северу, и к югу от типичной тайги хорошо отражает зависимость древостоев их спутников от градиента тепла и влаги. В то же время с биогосистемной точки зрения, в том числе и при учете антропогенных воздействий на лес, целесообразнее обратить внимание на градиент зависимости именно от западного влажного переноса увлажнения, термических показателей континентальности климата и изменения геологических и специфических геохимических условий. В этой связи в лесном поясе России, северной Польши и северо-восточной Германии могут быть выделены с основной ориентацией на равнины пять крупных секторов (рис. 40) — важнейший из которых, конечно, Европейский.

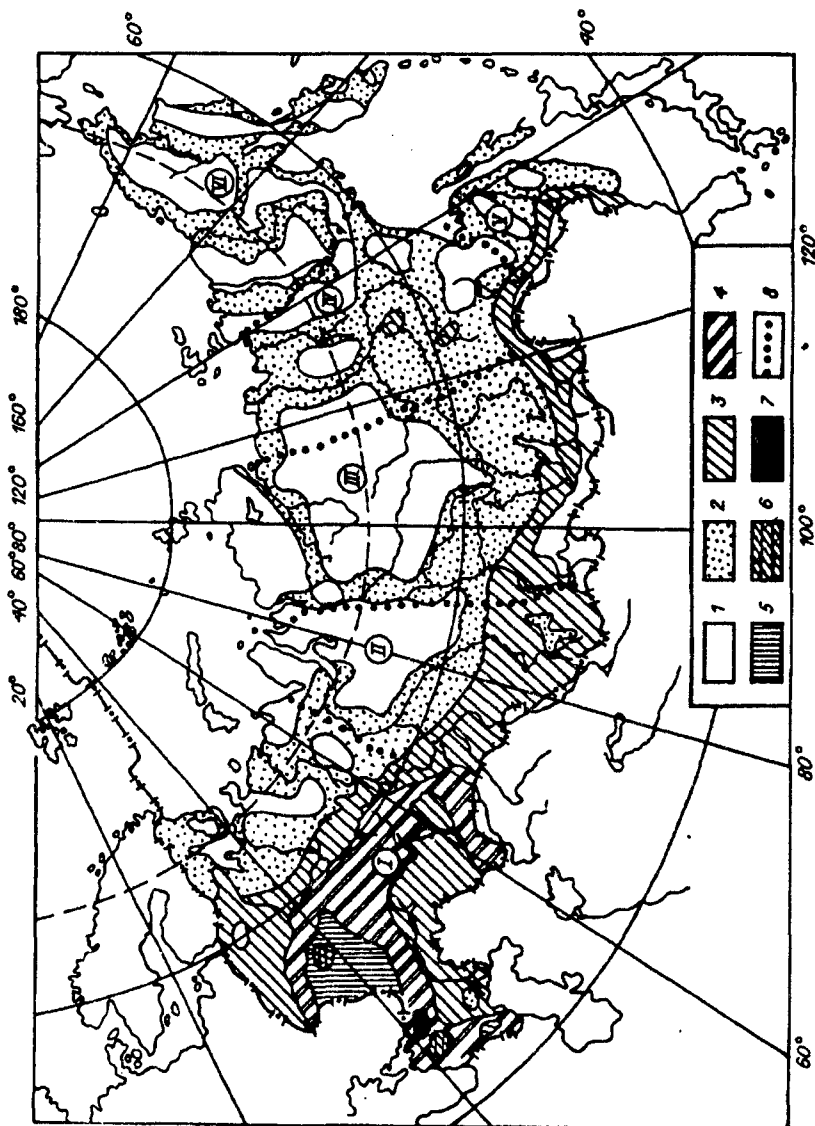


Рис. 40. Карта-схема распределения техногенного геохимического воздействия; модуль регионального суммарного коэффициента атмосферной концентрации, $n \cdot 10^4$ (по Глазовскому [1985] с упрощениями и введением меридиональных границ).

I — < 1; 2 — 1–5; 3 — 5–10; 4 — 10–25; 5 — 25–50; 6 — 50–100; 7 — > 100; 8 — границы меридиональных секторов: I — восточно-европейского, II — западно-сибирского, III — средне-сибирского, IV — восточно-сибирского, V — дальневосточного, VI — северо-восточного.

Лесные биогеосистемы, в том числе и видоизмененные человеком, занимают 19 % этой территории, включая и Урал, а с лесотундрой и все 32 %. По площади господствуют таежные леса на различных подзолистых почвах (более чем наполовину дерново-подзолистых со смешанными лесами), составляющие в Западной Европе в целом (главным образом в Польше и в северной Германии) едва ли более 10 % их площади. Зато лишь около 15 % в России и Беларуси занято листовыми лесами на уже щелочно серых лесных почвах. В Западной Европе господствуют упоминавшиеся нами бурые лесные почвы, в европейской части равнины лесов отечества по сути дела отсутствующие.

Геохимической основой этих систем служат в основном силитные бескарбонатные ледниковые отложения, а в Карелии и изверженные кислые породы, в совокупности определяющие повышенную миграционную способность элементов, поддерживаемую и биохимическими свойствами господствующих здесь хвойных пород, способных аккумулировать лишь кремний. Только в подзоне широколиственных пород, поддерживающих Са и Mg в биотическом круговороте, замирает глеево-алювиальное выщелачивание.

При количестве осадков около 500 мм/год (по оси западного переноса и до 800), а на Урале, до широты чуть севернее Перми — даже и до 1000 мм/год, заметно превышающем лесную испаряемость, особенно важную роль для миграции веществ со стоком играет рельеф. Обилие возвышенностей от Минской до Приволжской и юга Тиманского края, а в равнинных местах увалистого моренного рельефа, обуславливает хорошую развитость проточных катен. Это в свою очередь определяет быстрый вынос загрязняющих веществ, но, напомним, и возможность их чрезмерного накопления у восстановительных барьеров, в частности в низинных болотах. Исключение составляют полесские низменности в Беларуси, Подмосковной Мещере (описанной К. Г. Паустовским), в Заволжских лесах (с героями Мельникова-Печерского) и те, с которых по сути дела и берут начало Вычегда, Вятка, Кама и Печора. Легко заметить, что все полесья питают крупные реки из своих обильных болот. Плоский их рельеф со слабо развитыми катенами — результат аккумуляции песков в местах былых разливов ледниковых потоков (зандров)*. Благодаря этому они очень бедны многими элементами от кальция и магния до кобальта и иода с соответствующими последствиями для плодородия почв, биопродукции, урожайности и здоровья не только животных, но и людей из рода в род мирных, подчас медлительных, но и задумчивых.

Изменения химизма биогеосистем, создававшиеся и создаваемые человеком, весьма существенны, охватывают большую часть территории и труднокомпенсируемы.

Сельскохозяйственная деятельность и вывоз лесоматериалов от доисторических времен к нашим дням, по вычислениям Доброволь-

* Литература по палеографии ледникового периода обширна и очень интересна. Мы отсылаем читателя к последнему хорошо обоснованному и краткому синтезу М. Г. Гросвальда [1989].

ского и Евдокимова [1969], весьма значительны. И неудивительно, так как по их же подсчетам под лесами на этой территории остается с болотами около 75 %, а без них лишь 62. В то время как одни только поселения, заводы и дороги занимают площадь, равную более 60 % площади местных посевов. Так что виноват в этом не столько пахарь, сколько промышленник.

Сплошные вырубки леса идут теперь в основном лишь в бассейнах, увы, все еще лесосплавных рек Сев. Двины и ее притоков. Более того, вырубки усиливаются под предлогом якобы большого количества перестойных лесов, будто бы и не была разработана система непрерывного лесопользования Г. Ф. Морозова. Между тем речь-то здесь идет о лесах природных, не климаксовых, главным образом, заболоченных из-за тех же сплошных рубок. Рубятся же ныне леса товарные, следовательно, коренные.

Перейдем к химическим итогам. Кальций, напомним, снижающий вынос элементов плодородия за историческое время, уменьшил свое валовое содержание в биомассе на 12 % лишь за счет вывоза сельхозпродуктов. Хотя кальция с разными формами удобрений, в том числе при известковании, за это время внесено примерно втрое больше, чем ежегодно находится в биообороте за счет двукратного увеличения выноса этого элемента в результате сильного развития агрогенной эрозии почв. В итоге по данным названных авторов общее содержание кальция в биогеосистемах рассматриваемого края снизилось за историческое время в полтора раза.

Содержание калия, вносимого с удобрениями в количестве примерно втрое меньшем, чем кальций, в общем по тем же причинам снизилось примерно втрое. Для фосфора это снижение произошло в 8 раз, но уже в основном за счет вывоза с сельхозпродуктами и уменьшения регулярного внесения навоза. Потеря азота по тем же причинам еще минимум на 40 % больше, чем фосфора.

Почти единственные химические формы, которые в результате сельскохозяйственной деятельности в этом регионе увеличили (и причем за самое последнее десятилетие) свое содержание в почвах европейской России, это поверхностно-активные и другие вещества пестицидов, максимальные дозы внесения которых в 70-х годах были в Ленинградской и Псковской, Тверской и Московской, Тульской и Брянской областях. Существенно, что с пашен эти вещества выносятся вдвое медленнее не только чем из лесов, но и чем из лугов, особенно на тяжелых суглинках. Наконец, важно, что вследствие уменьшения возможностей фотоллиза в атмосфере и разложения на земле (по высокому значению знакомого нам опадно-подстилочного коэффициента) было выяснено, что в дерново-подзолистых почвах потенциальная персистенция или задержка этих токсинов на 40—60 %, а в подзолистых даже в 10—50 раз больше, чем в серых лесных. Так что чем дальше в лес, тем опаснее оказывается химическое вмешательство в жизнь природы для человека, что удалось отразить на особых картах европейской России [Глазовская, 1988].

Наконец, нужно особо подчеркнуть, что примесями и к минеральным удобрениям, и к пестицидам объясняется увеличение примерно на 1/3 содержание серы в почвах. Это не считая промышленных за-

грязнений и что, в свою очередь, может усиливать выщелачивание почв кислотными дождями, тем более, что этот процесс идет интенсивно и естественным путем.

Промышленный прессинг может составлять в полосе подзолистых почв, кроме самых северных, по одной только сере 1—2 т/(м² · год), в полосе же дерново-подзолистых до 5, а местами до 15—20 т. По местам же чуть севернее Камы такой фон по дерново-подзолистым почвам дотягивается до Урала. Беларусь в этом отношении относительно благополучна. Между тем именно в Беларуси группе физиологов растений, владеющих уникальной инструментальной системой мониторинга, под руководством проф. Е. Л. Сидоровича в 1985—1989 годах удалось показать, что при слабом, а точнее, начальном поражении лесов выбросами в атмосферу, в них наблюдается патологическое усиление фитопродукционного процесса, по-видимому как защитная реакция, но при продолжении воздействия лишь предвещающая следующий затем распад. Это, а также направление господствующих ветров показывает, что главные источники загрязнения собственные промышленные центры, что хорошо видно по суммарному коэффициенту ноосферной концентрации [Глазовский, 1985, цит. по 1988]. Среди прочих загрязнителей здесь важнейший уголь, причем не только при его добыче, но и при сжигании привозимого. В этом плане особо выделяется Центральный район, в котором добывается угля почти столько же, сколько и на Урале, а сжигается на 1/5 больше, чем в остальных частях лесной зоны европейской России и Беларуси вместе взятых. Северо-Западный район несет примерно вдвое меньшую нагрузку. Свою лепту вносит и транзитный транспорт угля по железной дороге, особенно в открытых платформах*, составляющий по массе около половины здесь добываемого и 35 % сжигаемого. Показательно, что в Волго-Вятском районе, где добычи нет, а сжигается в 6 раз меньше, чем в Центральном, провозимая масса примерно такова же как и там, т. е. превышает местное загрязнение как минимум вдвое.

По элементам сельскохозяйственного и промышленного загрязнения в год под наиболее тяжким прессом находится Центральный район: N 6 т/(км² · год) за счет газа, по P 0,3 т/(км² · год). Северо-Западный район выделяется прессом за счет удобрений, по P 0,8 т/(км² · год), по K 0,7 т/(км² · год) за счет удобрений и по S за счет угля — 4,5 т/(км² · год). Волго-Вятский же район и по этим показателям наиболее благополучен: N 3,8 т/(км² · год), P — 0,2, K — 0,4 — все за счет удобрений и только S — 1,6 т/(км² · год) за счет угля.

В целом же модули техногенного давления, по М. А. Глазовской [1988], составляют в Северо-Западном районе 0,48 т/(км² · год), в Волго-Вятском 1,6, в Беларуси 2,2, а в Центральном районе даже 4,5 т/(км² · год), что значительно больше, чем в Прибалтике. Еще определеннее выступает уязвимость живой природы и человека центра России по показателю деструкционной активности серы, учитывающему сочетание ее поступления с наличием в местной биомассе.

* Как было отчетливо показано и подсчитано на аэрокосмических фотографиях по снегу.

Назовем соответствующие цифры в том же порядке: 0,8; 3,7; 2,3; 7,5 (Прибалтика — 0,1). Следовательно, исконные русские земли поражаются наиболее сильно.

Вероятность самоочищения территорий и воздушного бассейна, особенно в последнем отношении, к счастью лучше, чем в других частях зоны лесных биосистем. Уже потому, что вероятность безветрия (штилей) на треть меньше, чем в глубине континента. Часто же повторяющиеся ветры способствуют сносу воздушных масс к востоку с определенным отклонением к северо-востоку, особенно зимой. Однако в то же время это способствует и переносу загрязнения в области ухудшения условий их химического обезвреживания.

Вынос со стоком загрязнителей достаточно силен, 200 мм и более с поверхности в меньшей южной половине зоны и до 300—400 — в большей ее северной половине с уменьшенной интенсивностью разложения (против, например, в среднем около 150 мм по всей Украине). Об эффективности водного выноса в лесной зоне хорошо говорит баланс солей, которых может выноситься вдвое больше, чем в среднем по территории поступать из атмосферы. В особенно глубоком дефиците вследствие смыва оказываются, по М. А. Глазовской [1988], анионы гидрокарбоната кальция ($-18,2$) и катион этого элемента (-4). В избытке же, несмотря на средний уровень выноса, оказываются вещества, продуцируемые при сжигании угля, а также и нефти: в первую очередь анионы серы, а также катионы Na и K.

В то же время интенсивность разложения продуктов техногенеза в атмосфере [Глазовская, 1988] здесь невелика, особенно на северо-западе, так как дозы суммарной ультрафиолетовой радиации здесь всего 200—300 т/мм² при минимальной частоте гроз. То же относится и к судьбе этих продуктов в почвах, так как даже при заметном приходе растительного опада в его энергетическом выражении (около 700 Дж/(см² · год)) разложение его сплошь и рядом затягивается на срок более 100 лет, что почти в 100 раз больше, чем в степях, правда, на химически активных частях катен этот срок может быть и существенно меньше. В этой связи показательно, что в подзоне широколиственных лесов на серых лесных почвах этот срок сокращается до 7—8 лет. Торможению в основном способствует большая площадь болот, главным образом низовых (5—10 % площади, а в полесных > 25 %).

В целом в хозяйственной деятельности европейской России и Беларуси необходимо сокращать площадные лесозаготовки, заменяя их малодоляными рубками ухода, стремясь сохранять как минимум 50%-ю лесопокрытость на каждой конкретной малой территории. В земледелии необходимо строго соблюдать противоэрозионные меры; сильно сокращать применение пестицидов и минеральных удобрений, заменяя их известкованием и унавоживанием; ширить травяной клин и вести мелиорацию низинных болот под луга, особенно на биогеохимических барьерах, в том числе и для предотвращения накопления в них агропромышленных загрязнителей (ныне такие площади составляют в южной тайге около 5 % от всех сельхозугодий, а в Беларуси — 30 % и более). В связи с последним следует избегать вторичных заболачиваний, в том числе и при строительстве, не задерживая,

конечно, и стоки рек этих проточных по их общей природе биогеосистем. Сокращать сжигание угля и нефти, особенно в связи с широким разномом его продуктов западным переносом на восток и особенно на северо-восток.

Увидев следующий заголовок, читатель спросит: «А Урал?» Это то, что в древней российской географии называлось «пограничьем» (это особый тип взаимодействия, именовавшийся Аристотелем «склежкой», выделяющейся при разрыве соединенных страниц как отдельная полоска). Лучше всего это выявляется на Южном Урале. Здесь, куда едва дотягивают с запада широколиственные леса, на европейском склоне гор они развиваются очень пышно, делаясь похожими на кавказские. Причина в некотором увеличении количества осадков и стекания со склонов холодного воздуха зимой. На сибирском же склоне небольшого осевого хребта Урал-Тау сразу начинается редкостойная лиственничная тайга, пожалуй, даже восточно-сибирского облика. Интересно, что под широколиственными лесами здесь обнаруживаются типичные для западной Европы бурые лесные почвы, отмеченные на территории бывшего Союза лишь в Карпатах. Более того, здесь около 40 лет тому назад зоологом Б. Ф. Рюминым в Каповой пещере обнаружена уникальная неолитическая анималистическая живопись, тщательно изученная известным археологом К. П. Бадером. Тем обособленнее между собой оказываются Восточная Европа и Сибирь.

ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ

Площадь лесоболотных систем здесь больше, чем в европейской России, но только благодаря их ненарушенности, так как их общий контур меньше на 2 млн км² за счет того, что тундра с лесотундрой как бы теснит леса с севера, а луговые степи, луга как бы почти все снимают полосу серых лесных почв и во много раз сужают полосу дерново-подзолистых почв. И то и другое усекование лесных площадей является следствием двух причин: возрастающая континентальность климата примерно на месяц сокращает длительность теплого периода и уменьшает количество осадков примерно на 20 %, а в среднем по всей территории почти на 40 %; повсеместная пониженность всей территории до 30—40 м над ур. м., т. е. втрое-вчетверо по сравнению с европейской Россией. С этим связан эстуарный (губы) характер устьев западно-сибирских рек, в отличие от продвигающихся в море дельт в европейской России. Последнее свидетельствует о продолжающемся опускании Западно-Сибирской плиты ежегодно примерно на величину, равную приросту мха. Уже это обуславливает большую заболоченность. Но сказывается также и большая водность местных рек Обской системы, питающихся в основном в горных и предгорных районах. Их общий годовой сток вместе с реками Тазом и Пуром составляет около 500 км³, что почти на треть больше, чем у крупнейших рек европейской России Волги и Северной Двины, вместе взятых. Малая пониженность устьев по сравнению со средними течениями рек обуславливает малую врезанность петляющих и подчас многорукавных рек, а следовательно, минимальную дренированность

междуречий. Это поддерживается и наличием поперечного Сибирского Увала и тем, что севернее 63° с. ш. начинается царство многовековой мерзлоты, блокирующей просачивание вод вниз. В итоге до 1/3 территории занято верховыми сфагновыми болотами, именуемыми в Сибири рьями (финно-угр. рья — болото). Васюганский торфяной массив — самый крупный в мире. Очевидно, что при этих условиях на водоразделах лесов подчас почти нет — все занято сфагнумом [Пьявченко, 1985]. Болота Западной Сибири удерживают около 1000 км² воды, так что из ежегодно выпадающих здесь осадков (с учетом испарения) рек достигает лишь 1/4, а склоновые части катен хотя и залесены, но пологи и коротки. Естественно, что при этом если сам твердый сток в Западной Сибири таков же, как и из европейских лесов страны, то гидрохимический сток (10 т/(км² · год)) примерно втрое меньше. Это свидетельствует и о важности биогеохимических миграций, и о легкой загрязненности местных почв. Тем более, что в постоянно не полностью осушающихся или вновь подтопляемых в течение сезона, а посему глеевых или глесватых почвах господствуют восстановительные условия. Встречающиеся здесь полесья выглядят на этом фоне подчас даже как острова жизни, так как под ними лежат легкопроточные пески. Общая биомасса спелой древесины в Западной Сибири составляет порядка 7 млрд м³, что в 2 раза меньше, чем в европейской тайге. Да и продуктивность здесь тоже на 2—3 м³ меньше, чем за Уралом. Это касается и товарности, и восстанавливаемости местных лесов. Их разработка большей частью не только мало выгодна, но чревата дальнейшим расширением болот, заглушающих последние стадии сукцессионного восстановления коренных лесов или вообще его не допускающих.

Малое количественное богатство местной биоты дополняется рекордно низким для лесов мира качественным, т. е. видовым разнообразием*. Причиной этому служит не только тяжесть нынешних условий существования, но и прошлые. В ледниковое время сток с Алтая, подпруженный ледниками, сползавшими с Северного Урала и навстречу им с Таймыра, превратил почти всю Западную Сибирь в сплошную акваторию [Гросвальд, 1989]. Связь между флорами и фаунами восточных и западных районов с мягким океаническим климатом разорвалась уже просто физически. Еще до сих пор идет заселение ее и с запада и с востока**.

В силу нарастания здесь континентальности климата и ныне Западная Сибирь не очень благоприятна для жизни. Суммы градусодней в воздухе отрицательны — около —2800, только на юге —400, в то время как в европейской России только —600 и соответственно заметно более 400. Показательно, что изолиния 0 в Западной Сиби-

* Хорошее представление о типах леса Западной Сибири дает оригинальная книга их известного знатока Г. В. Крылова и др: «Типы леса Западной Сибири» [1958], а в 1984 г. А. Г. Крылов публикует монографию «Жизненные формы лесных фитоценозов», на основании которой им защищена докторская диссертация.

** С запада таков пример с зайцем-беляком. Из растений заходит к нам, например, седмичник европейский. С востока некоторые насекомые, например, конек средний, в 1960-е годы не отмечавшийся западнее Енисея, а в 90-е в массе обнаруженный под Новосибирском, а затем и под Омском.

ри, проходящая уже в степях, в Европе характерна для юга Кольского полуострова [Гаврилова, 1981]*.

Изменения состояния, а особенно химизма биogeосистем под воздействием хозяйства еще недавно касались в основном окраинных, а точнее сказать, порталных частей Западной Сибири, но в последнее время сильно и своеобразно нарастает прессинг и на ее внутренние области.

Сельскохозяйственная деятельность угро-финнов собирателей-охотников с незапамятных времен и донныне в виде рыболовно-охотничьего и очагово-скотоводческого хозяйства локализуется лентами по долинам рек во внутренних районах. Со времен Ермака землепашество, опираясь на его начатки у местных татар, распространилось лишь на Туранскую равнину, хорошо расчлененную и дренированную реками, спадающими с Урала в Tobol, начиная с самой северной р. Туры с выросшей на ней Тюменью. Здесь расположен самый крупный в Западной Сибири массив дерново-подзолистых почв с борами. Позже землепашество естественно распространилось до Иртыша, чуть севернее Tobольска. В последующее время оно стало двигаться к югу вверх по Иртышу, затем Таре и потом распространилось в пределах лесов, главным образом в виде заимок в обход Васюганских болот вдоль по образовавшемуся Московско-Сибирскому тракту через г. Каменск и Колывань на Томск. Здесь развивалось пастбищное животноводство, посевы пшеницы сменялись рожью и льном по избранным полям, а то и отдельным еланям. Прежде это хозяйство мало нарушало природные системы, а скорее даже наоборот, так как сопровождалось по отдельным участкам осушительной мелиорацией и обогащением почв органикой. Уже 20 лет назад полоса эта, к сожалению, стала быстро отступать к югу вследствие ликвидации заимок и роста числа деревьев. Гати, ведущие к островкам пахотно-пригодных почв, обрушились. Более того, в некоторых районах вследствие массовых рубок произошло сплошное заболачивание и после молевого сплава завал рек топляком. Население из них, конечно, бежало. Жалко, но так природа защитила себя. Рациональное обживание и геохимическое облагораживание последней территории еще впереди и может предоставить проверку благородства современной науки.

Промышленность в местах, благоприятных для сельского хозяйства, развилась слабо. Серьезным очагом ее стал межгорно-котловинный, в основном лесной район между Салаирским краем и Кузнецким Алатау в среднем течении Томи. Усиленное его действие на примыкающие равнины Западной Сибири связано с формированием Кузнецко-Магнитогорского комбината, в основу деятельности которого положены массовые перевозки угля вдоль Московского тракта, да часто еще и в открытых вагонах. Достаточно сказать, что отсюда вывозится примерно столько же угля, сколько его ввозится в Центральный район страны. Тяжкие последствия этого «надпространственного технологического процесса» были вскрыты и обнародованы лишь в недавние годы крупным исследователем и защитником природы Сибири,

* Насколько условия в западно-сибирской тайге суровы, говорит сравнение с аналогичными районами в Канаде у Гудзонова залива. Сумма градусо-дней за летний период + 2000 и + 1400 соответственно.

теоретиком биосферологии академиком СО РАН Александром Леонидовичем Яншиным. Это хорошо проявляется в наличии вполне масштабного прижелезнодорожного «моста» третьего балла техногенного давления ($5^{10}—10^{10}$ т/(км² · год)), между широкими очагами этого давления в самом Кузбассе и на Урале вместе с узкоприлегающей к нему частью Западной Сибири к северо-западу от Тюмени (см. рис. 40). В этих двух очагах особенно возрастает (до уровня, свойственного Эстонии) техногенное давление по сере (около 2 т/(км² · год)), что кажется даже малым, так как масса добываемого в этом районе угля на треть больше, чем в большинстве иных, за исключением, конечно, Днепровско-Донецкого. Удержанию и накоплению загрязнителей в этих очагах, особенно в Кузнецкой котловине в зимнее время при интенсивном морозном снегообразовании очень способствует антициклональный режим. Так что средние, например, для области цифры служат скорее для вуалирования нестерпимых ситуаций в промышленных центрах.

Между тем именно зимой в связи с близостью к ядру центрально-азиатско-сибирского антициклона через Кемеровскую область проходит (с частотой в безштилевые дни до 60 %) вынос воздуха, а следовательно, заброс загрязнений к северу, северо-востоку до широт севернее Сургута, т. е. в восточную часть западно-сибирского бассейна. Этот перенос охватывает помимо лесной Западной Сибири широкий юго-восток европейской части страны, в том числе и Донецко-Приднепровский район с вдесятеро большим техногенным давлением, чем на юго-востоке Западной Сибири. В этом контуре воздушный перенос направлен в основном с запада и особенно с юго-запада все на тот же северо-восток, т. е. в область замедленной деструкции и выноса загрязнителей в почвах, болотах и в холодных водах. Они в свою очередь сносят попавшие в них загрязнители примерно в том же направлении. Относительно автономными в этом отношении, благодаря водоразделу Сибирских увалов остаются бассейны рек Таза, Пура и Надыма.

Вероятность самоочищения воздушного бассейна и территорий в Западной Сибири оценивается как противоречивая. Так, вероятности штилевых погод, когда снос загрязнителей воздуха возможен лишь в 50 % дней, что почти вдвое больше, чем над лесами европейской России. В то же время именно в такие дни полностью реализуется возможность фотохимической деструкции загрязнителей в воздухе за счет ультрафиолетовой радиации, общая интенсивность которой здесь ($100—200$ Вт/(ч · м²)) на треть больше, чем над лесами западнее Урала, вследствие большой устойчивости антициклональных погод с безоблачным небом. Если, как мы отмечали, зимние ветры способствуют переносу загрязнителей к северу в глубь территорий (и к еще более приполюсным районам), то летние ветры (как раз иногда вызывающие резкие похолодания, столь опасные для животных) способны выдувать их к югу, если они не успели войти в состав почв. О консервации загрязнителей в местных заболоченных почвах и в медленно текущих почвенных водах мы уже говорили, а это имеет особое отношение к нефти.

Нефтяная опасность для биосистем оказалась очень большой как из-за недренированности и заболоченности почв, которая в соче-

тании с малой теплообеспеченностью обуславливают замедленные темпы разрушения и удаления разлитой нефти, так и из-за поспешности освоения, ненадежности оборудования и частой повреждаемости трубопроводов.

Сибирская нефть отличается большой ($> 30\%$) долей легких, наиболее ядовитых фракций, обычно быстро испаряющихся, но здесь задерживающихся и успевающих расти. Видимо, это объясняет то, что почти все почвенные организмы исчезают здесь в местах разлива практически мгновенно. Это было установлено почвенно-биологической лабораторией Казанского филиала АН СССР [Артемьева, 1989]. Концентрация же парафиновых фракций в биологически активном приповерхностном горизонте остается большой, так как в местные переувлажненные почвы нефть почти не впитывается. В этих условиях в некоторых месторождениях сказывается наличие серы и меркаптана, ведущее к сероводородному заражению вод, что окончательно губит биоту уже в водоемах. Парафиновая цементация окончательно изгоняет из почв кислород. Даже в случае отсутствия повторных разливов детоксикация и начало восстановительной сукцессии наблюдаются лишь на 6—9-й год после исходного поражения, захватывающего при одной средней по масштабам аварии десятки квадратных километров.

Если нефть все же стараются не разливать, то пластовые воды, извлекаемые попутно с нефтью, наоборот, стремятся сбрасывать, а они в Западной Сибири содержат на 1 л до 50 г хлоридно-натриевых солей, вызывающих в этих северных почвах за несколько лет соответствующие засоления (обычно свойственные в этом виде пустыням). Наконец, все технические сооружения, особенно металлические, вызывают протаивание многолетней мерзлоты с деформацией микро-рельефа, разрывом конструкций, а особенно трубопроводов и стеканием тиксотропных почв в понижения. В этих случаях авторелаксация занимает многие десятилетия.

В целом в Западной Сибири никак нельзя полагаться на авторегенерационные и самоочистительные силы биогео- и гидросистем, а также и атмосферы. Внесение в природу любых чужеродных веществ, в том числе и через сельское хозяйство, должно быть минимальным, защита от аварий должна быть утроена, а допустимые выбросы в атмосферу должны рассчитываться применительно именно к штилевым погодам. Все природо- и гигиеноохранные мероприятия должны планироваться с учетом особенностей малых ландшафтных выделов и ни в коем случае не позонально. Очевидно, что стоимость планирования и пионерного освоения здесь должна быть большей, чем где-либо. Только в этом случае Западная Сибирь будет способна обогатить всю страну, а не оставлять ей изможденные техногенной проказой пространства.

СРЕДНЯЯ И ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ

Этот регион в его лесном выражении площадью побольше Западно-Сибирского, но во многом его антипод, особенно в рельефе. Располагаясь на Восточно-Сибирской платформе с оконтуривающими ее го-

рами, он состоит из ряда нагорий и плато, в том числе и лавовых. Из этого имеется два важных следствия.

1. Территория густо, глубоко и проточно дренирована. Модуль поверхностного гидрохимического стока здесь вдвое-втрое больше, чем в Западной Сибири и составляет 20—40 т/(км² · год). Это дополняется и повышенной подвижностью почвогрунтов, в том числе и по склонам за счет их мерзлотных пертурбаций.

2. Всюду как материнские для почв преобладают изверженные и древнеосадочные богато минеральные породы, а не сиаллитные, как в Западной Сибири. В Якутии есть даже заметные площади карбонатных лесов. Вообще, всюду присутствуют поля и пятна остаточного литогенного кальциегенеза. В целом преобладают породы литофильно-кальцефильной специализации в катенных биогеосистемах, которые здесь, следовательно, развиты хорошо, но не глубоко, так как подстиляются не только плотными породами, но и вечной мерзлотой.

Положение на этих нагорьях, а особенно в самой широкой части континента, т. е. в центральной части сибирско-центральноазиатского стационарного антициклона и на предельном удалении от истоков западного влажного переноса, обуславливают функционирование биогеосистем в условиях максимального континентального климата с уменьшенным атмосферным увлажнением до уровня, свойственного степям и вдвое менее высокого, чем в соответствующих местах Западной Сибири, при сокращении теплого периода (на 30—40 дней) и при вообще большей морозности зимы. Понятно, что в этих условиях биота обеднена, но очень стойка. Леса здесь в основном лиственнично-сосновые, а чаще лиственничные, следовательно, зимне-хвоеопадные, что позволяет этому дереву легче переносить значительные понижения температуры во время суровых зим, снижать испарение, избавляться от тяжелых снежных шапок, отягощающих ветви и приводящих к ветлолomu. Кроме того, очень важно, что они еще и редкостойные, часто парковые, в которых сомкнутость не в кронах, а в приповерхностных и распланных ризосферах, что связано с мерзлотой. Можно сказать, что выживание здесь обеспечивается за счет строго соблюдаемой цензурной организации*. Редкостойность, т. е. освещенность, создает возможность развития в этих лесах подлеска и травяного яруса, который, в свою очередь, за счет особого соотношения продукции и биомассы обеспечивает форсирование биотического круговорота и гумусообразования в почвах.

Местные мерзлотно-таежные почвы, особенно на транзитных участках катен, почти вдвое гумуснее, чем подзолы (до 5 %), а за счет первичных минералов горных пород и заметно менее кислы, однако фульватны. Гумус вместе с железом легко вымываем, но не глубоко, так как останавливается мерзлотой. Более того, при начале осеннего подъема мерзлоты элементы плодородия вновь выдавливаются в мелкий корнеобитаемый слой. Так что при этом такие почвы как бы са-

* Лиственница, славящаяся долговечностью своей древесины, обусловленной большим количеством смол, танинов, пропитывающих ее, совершенно не выносит застойного увлажнения. Отличается и рядом других особых приспособительных свойств, в частности, к гумусности почвы, ее температурному режиму. Таковы же и ее спутники, например, сосна, ель, пихта.

мозовозобновляются раз за разом, припадая к материнской породе, питающей их щелочными минералами. Недаром здесь выделяются так называемые подбуры, близкие по некоторым признакам буроземам Западной Европы. Так, каменистость, мерзлотность и сильно угнетенные формы местных лесов оборачиваются формированием активных и заметно плодородных биogeосистем. Задача человека очень бережно сохранять это чудо биосистемной организации большой инвестицией труда, совершенствовать его.

Использование природных биogeосистем человеком и его последствия. По мнению академика А. П. Окладникова, уже с неолита здесь в недрах палеосибирской расы складывается та этническая общность, которая получает название тунгусов, а позже эвенков. В начале XX в. на территории нашей страны их насчитывалось едва более 65 тыс. человек, однако они являлись хозяевами таежных пространств, равных более чем дюжине Франций. (Да еще в Манчжурии они занимали немалые территории.) Такая рассредоточенность населения при небольших его скоплениях лишь в отдельных наиболее благоприятных урочищах посреди суровых просторов вполне объяснима при том единственно возможном здесь естественном образе жизни странствующих охотников и отчасти рыболовов. Культуру тунгусов (включающую неповторимую орнаментику обуви, одежды и берестяной посуды) развили эвенки — жители легких переносных берестяных чумов, постоянно вооруженные «пальмой» или большим ножом на конце длинной палки, служащей в первую очередь для прорубания ходов среди тайги. Инфраструктуру составляла система отлично разработанных тысячекилометровых троп. Главным помощником при передвижении малых семейных групп эвенков служил олень, выюнный и верховой, только для этого и содержавшийся. Скотоводство эвенки стали перенимать только после IX—XI веков у якутов. В то же время и на современных картах можно видеть, что, например, в Якутии главные районы промышленно-пищевой добычи оленей, лосей, косуль, медведей, а также пушных зверей (белки, соболя и горностая) приходится на нынешние скотоводческие и земледельческие области. Якуты — тюрки, пришедшие сюда из Забайкалья под натиском других народов, очень быстро заселивших Приленье, главным образом по степеобразным участкам — порождением утрированной локальными условиями континентальности климата и щелочности почв. Они принесли с собой скотоводство, в том числе разведение особой породы, а может быть и вида лошадей на мясо. Занимались они и массовым оленеводством. Будучи полностью оседлыми, легко восприняли от пришедших сюда русских частично и земледелие, но только во второй половине XVII в.

Заложено земледелие было знаменитым Ерофеем Павловичем Хабаровым, главным государевым охотником на верхней Лене у нынешнего г. Киренска. Здесь им были подобраны сорта, разработаны новые агротехнические приемы и создана система земледельческих поселений. Отсюда-то он дошел до Амура в поисках Даурской земледельческой России на востоке и основал первое русское поселение на Амуре — Албазинский острог, а затем и Ачинский городок. Удостоен высоких государевых наград, благоверно завещал все свои устроенные

земли и даже мельницы у Киренска возникшему здесь монастырю, ставшему, как велось на Руси, на века до самого лихолетья, образцовым хозяйством и природоустройством.

Ныне в Якутии пашенных хозяйств более 500, занимающих около 4000 га в районе самого Якутска и недалеко от него по р. Амге. Более половины площадей посевов заняты выносливым к краткости теплого периода ячменем, около трети приходится на овес и лишь местами рожь и пшеница. Замечательно, что пашни еще удобряют навозом в достаточных количествах, а минеральных удобрений пока к счастью, не так много. К несчастью, в Якутии порой против саранчевых для защиты лугов, а следовательно, сена в массе используются инсектициды, действия которых могут легко распространяться и на окрестные леса.

Как показывает опыт корейских мастеров в Якутии, очень продуктивным может быть многосортное огородничество и даже бахчеводство, благодаря влаге из подтаявшей мерзлоты и интенсивности солнечного сияния в условиях длинного летнего дня, преобладающих здесь антициклональных погод. Последнее обстоятельство делает очень актуальным использование закрытого грунта. Бережное земледелие здесь, конечно, должно поощряться.

Промышленный прессинг в Эвенкии и в Якутии местами, конечно, может быть весьма ощутим со стороны угольных топок, в том числе и коммунальных, но главную современную опасность составляет добывающая промышленность с ее карьерами, отвалами и хвостохранилищами. Разрушительным может быть и строительство дорог. Нужно помнить, что здесь всюду легко наступает протаивание мерзлоты, оплывание и осыпание грунтов. И главное, что почвенный растительный покров тонок, а продуктивность и рост растений снижены, поэтому регенерация биогеосистем очень ослаблена, как и сопротивляемость даже небольшим и чисто механическим давлениям. Поэтому сукцессионное восстановление биогеоценозов может затягиваться на века. Ведомственное, а не региональное подчинение добывающих предприятий, а особенно их безнаказанная независимость от региональных органов управления в этих условиях превращает такие предприятия в чужеродных драконов-разорителей.

В то же время в недалеком будущем почти вся территория Якутии, включая и Эвенкию, может подвергнуться одновременному заливанью нефтью и засыпанию угольной пылью, чего нет даже в Западной Сибири, так как в Якутии открыты большие угольные и нефтяные бассейны. Большая осторожность должна быть проявлена и при начале добычи калийных и фосфорных солей. Эта страна не чужда и промышленного дыхания Западной Сибири, а так как соответствующий циркуляционный воздушный бассейн в этих местах и заканчивается, то продукты этого дыхания могут здесь оседать.

В южной части Средней и Восточной Сибири население сосредоточено в узкой полосе, напоминающей таковую в Западной Сибири. Однако экологическая ситуация совсем иная. Здесь развита мощная (отравляющая и воздух, и воды) перерабатывающая, особенно химическая промышленность, сжигающая угля даже на 20 % больше, чем на юге Западной Сибири. Главная же беда состоит в том, что в силу особен-

ностей рельефа промышленность образует вокруг некоторых городов, расположенных в межгорных котловинах, очень плотные дымящиеся и парящие узлы, особенно зимой, так как котловины заполняются неподвижной массой стекшего со склонов холодного воздуха. Все ПДК здесь в этот сезон оказываются многократно превышенными, а с таянием снега происходит и своеобразная весенняя ядозарядка почв*.

Между тем все котловины имеют повышенную ценность и флоро-фаунистическую, и для сельского хозяйства, и просто для жизни человека. В том числе такие, как Муйская, Чарская и в районе Нюренгри на трассе БАМа, так как среди гор они ближе к уровню земли и обладают особым температурным солнечным летним сезоном, а в почвогрунтах большей проточностью и быстрым протаиванием мерзлоты. Малые миры котловин должны особенно тщательно и бережно использоваться как островки спасения жизни. Между тем, как удобные для строительства, а также для превращения их в водохранилища, они нещадно эксплуатируются организациями пионерного освоения. Эта проблема должна быть не просто под общим, а под специальным природоохранным контролем.

Вероятность самоочищения территорий и атмосферы по дозе суммарной ультрафиолетовой радиации и числу гроз, в том числе и в горах, в которых их в 2 раза больше, чем в Западной Сибири, невелика. Связано это и с большей вероятностью штилевых антициклональных погод, а следовательно, и с уменьшением возможностей рассеивания загрязнителей, например, газов и аэрозолей в несколько раз по сравнению с Западной Сибирью. Вынос же жидких продуктов благодаря отмеченным особенностям рельефа и гидросети здесь на ту же меру больше, что, однако, чревато и быстрым их разносом на большие расстояния. Это тем более опасно, так как биофильтрационное самоочищение вод, к тому же всюду текущих к северу, в зонах постоянного недостатка тепла понижено.

В целом создание промышленных загрязняющих объектов на удобных площадках естественно, но при дефиците последних в данном районе ведет к их локальным скоплениям и должно, по возможности, сдерживаться, а при контроле следует особо обращать внимание на долгосрочные, а в связи с реками и на далеко прослеживаемые последствия.

ДАЛЬНИЙ ВОСТОК

Устройство земной поверхности и особенно стока здесь совмещает в себе признаки низких равнин Западной Сибири (по Амуру-Уссурийской, а далее к северу до Магадана и узкой плоской приморской равнине) с признаками возвышенностей типа восточно-сибирских (к северу от Амура и по горам Сихотэ-Алиня). Есть сходство и геохимических ситуаций. Но здесь совершенно иной климат. За счет летних муссонов с океана количество осадков в относительно узкой полосе (особенно по берегам Охотского моря) по сравнению с Восточной Сибирью возрастает примерно в 3 раза и достигает, особенно на широте

* Давно известно, что мерить концентрации биоцидов следует не в среднем за год, а по погодным их отпечаткам и не только в воздухе, но и в снегу.

60° с. ш., уровня, свойственного Карпатам. К соответствующему уровню приближается и длительность теплого периода, на юге превышающего 200 дней в году, и сумме градусо-дней в почве, которая южнее Хабаровска делается выше 0 °С. Уже сказанное, невзирая на холодную зиму (со средней температурой около —15 °С) создает условия для существования здесь ряда южных животных и растений, особенно широколиственных. Однако есть тому и более глубокие причины. Это, прежде всего, отсутствие здесь в прошлом заметных оледенений и постоянная территориальная связь без особых горных преград между этим краем и Юго-Восточной Азией с ее джунглями. А в итоге местные леса при большой роли разнообразных широколиственных пород отличаются сложной ярусной структурой.

Все это обуславливает образование здесь ряда особенностей почвенного покрова. Так, на 60-й параллели (почти у Магадана) обнаруживаются подзолистые почвы, едва проникавшие в предыдущий регион с Запада. Ближе к Амурии развиваются и дерново-подзолистые, наконец, отсюда и до Владивостока идут в целом бурые лесные почвы, западнее в лесной полосе отмечавшиеся лишь в Карпатах. Более того, на юге Дальнего Востока, особенно у подножия склонов, бурые почвы приобретают признаки субтропических желтоземов, известных из причерноморской Грузии, характеризующихся особенно сильным оглинением низа профиля и вообще относящихся к надтипу ферралитных (сильно ожелезненных) почв тропиков. Оглинение, обусловленное муссонностью климата, сильно выражено во всех местных почвах и связано с интенсивным внутрисочвенным выветриванием материнских пород, которые сопровождаются образованием гидрослюды и коалиновых минералов. Следовательно, не происходит внедрения профиля почв в литосферу, а также идет образование повышенного количества органических кислот, причем с большой долей гуминовых. В среднелетний период, когда приход очень влажного океанического воздуха совпадает с сильным прогревом, сказывается и сухая (но над уже напоенными почвами), но главная теплая осень. Можно сказать, что и то и другое как бы поддерживает, так сказать, процессуальную память местных биогеосистем об их тропическом прошлом в третичном периоде.

Несмотря на слабое развитие оподзоливания, вынос материалов из этих почв при обилии осадков и склонов очень силен, особенно в форме лесиважного выноса илистых частиц, в умеренной форме свойственной и бурым почвам. Это, с одной стороны, объясняет почему под сельскохозяйственными полями на месте сведенных лесов почвы быстро теряют плодородие и эродированы, особенно ближе к осени, а с другой, сильную покатенную дифференциацию местных биогеосистем, что также необходимо учитывать при оценке химических сторон антропогенного прессинга.

Интенсивному выносу способствует и довольно долго сохраняющаяся сезонная мерзлотность почв, препятствующая весной просачиванию талых вод, что создает приповерхностную оглеенность, повышает миграцию железа. В результате этого, а также наличия у западного подножия гор полосы мощных древнеаллювиальных и делювиальных отложений, здесь складываются особые трансэлювиальные сильно ак-

кумулятивные геохимические ландшафты под широколиственными лесами со своеобразными почвами, называемыми подбелами, а не подзолами. Они могут накапливать в себе многое*. Вообще наличие больших массивов переувлажненных лугов и низовых болот по краям долин неспешно текущих приуссурийских рек (да еще при усилении оводненности и поддержании восстановительной среды) при местной рисокультуре может обуславливать образование обширных очагов накопления длительно существующих загрязнителей агро- и техногенного происхождения. Если все это, включая и атмосферные загрязнения, так или иначе связано с мощным муссонным дыханием океана, то режим самоочищения атмосферы может быть связан с антимуссоном зимы, когда быстро охладившийся материк сбрасывает свой плотный морозный воздух в океан. Однако здесь нужно иметь в виду, что под прикрытием гор именно такой воздух, особенно контактируя с влажным, способен резко усиливать конденсацию, а с нею и смогообразование. Дальний Восток прекрасен, многолик, но легко раним и «многоопасен» (правда, это до времени скрыто от не очень просвещенного в краеведении взгляда). Его природа заслуживает самой тщательной и дорогостоящей защиты и не только ради самой природы, но и ради сохранения возможности жить в этом краю и людям.

* Здесь мы не касаемся сопрягающихся с этими лесами равнинных лесостепей прерийного типа, так как это уже преимущественно травянистые биogeосистемы, о которых (как и в Западной Сибири) должна идти особая речь.

ВОДА, ГИДРОСФЕРА, БИОГИДРОЦЕНОЗЫ

На любой карте России можно видеть, что ее главнейшие реки, впадающие и в северные и в южные моря, имеют свои истоки именно в лесной зоне (или, по крайней мере, именно в ней начинаются их важнейшие притоки). Та же картина и на других континентах. Так что именно те воды, которые как бы притягиваются с неба лесами, пропускаются по их листьям, стволам и процеживаются через их подстилку и почвы, как раз и поят океан. За счет этих вод океан на всей своей огромной площади, составляющей 71 % поверхности нашей планеты, ежегодно как бы покрывается почти четырехметровым слоем, можно сказать, уже биогенной, рождаемой лесами воды.

«Вода! У тебя нет ни вкуса, ни цвета, ни запаха, тебя не опишешь, тобой наслаждаешься не понимая, что ты такое. Ты не просто необходима для жизни, ты есть сама жизнь». Так сказано о воде человеком, который знал ей цену и толк еще во многих хрустальных сокровищах Вселенной — Антуаном де Сент-Экзюпери [Планета..., 1964].

Вода буквально пропитывает собой все организмы и почвы, висит в воздухе и просачивается до раскаленных глубин литосферы. Можно сказать, что в биосистемах Земли она вездесуща. Сейчас в биосфере ее так много, что будь поверхность Земли ровной, она оказалась бы затопленной более чем трехкилометровым слоем воды. В этой толще вклад снежно-ледовых образований составил бы 60 м, всех поверхностных вод суши (озерных, речных, болотных) — менее 1 м, а если бы вся вода, находящаяся в атмосфере, пролилась одним дождем, она добавила бы еще 0,3 см. Так что главные запасы гидросферы сосредоточены в Мировом океане, его вклад в общую массу воды составляет 91,3 %. Учитывая прозрачность и подвижность воды, ее уникальные свойства как растворителя, можно представить, какой огромный объем (именно объем, а не поверхность) образует в биосфере вода для развития, обобщенно говоря, биосистем. Во всяком случае этот объем в 4—5 раз больше, чем на суше.

Однако так было не всегда. На заре развития жизни на Земле, по мнению многих авторов, объем океана, этой колыбели организмов, был намного меньше. Сюда, на поверхность планеты, вода поступала из глубин Земли за счет процессов дегазации мантии. По модели О. Г. Сорохтина, рост массы гидросферы, начавшийся около 4 млрд лет назад, сначала был небольшим. Единый океан, сомкнувшийся через 2—2,5 млрд лет при затоплении срединно-океани-

ческих хребтов, по массе приблизился к современному около 1 млрд лет назад.

Вода, поступающая при дегазации мантии, помимо пополнения гидросферы затрачивалась на гидратацию пород, образующих ложе океана. Такое химическое связывание (серпентинизация) происходит и сейчас, хотя в 3—5 раз менее интенсивно, чем в прошлом. Серпентинизация составляет один из фрагментов геологического цикла воды: породы постепенно погружаются в зонах субдукции, попадают вновь в область высоких давлений и температур, где вода «выплавляется» и вновь связывается с расплавами. Полагают, что за миллиарды лет вся вода прошла по этому циклу несколько раз; даже сейчас в нем ежегодно участвует около 3 км³ воды. Общий баланс геологического цикла сохраняется положительным, и гидросфера ежегодно пополняется на 1 км² за счет глубинных ювенильных вод.

Казалось бы, эта порция воды, составляющая 1/1 500 000 000 часть современной гидросферы, имеет для нее значение не большее, чем для нас бананы в далекой Латинской Америке. Но, подчеркнем, практически вся вода на поверхности Земли ведет родословную от глубинной мантии*, однако, для личных потребностей всего населения требуется всего в 5 раз больше такой порции новой воды. Кстати, именно ювенильным водам приписывают особые целебные свойства.

Впрочем, люди издревле ценили пресную (или сладкую, как ее именуют немцы) воду, на долю которой приходится лишь 0,25 % всей массы гидросферы. Конечно, из этого не следует, что другие ее части несущественны для живого на Земле. О, нет — вся вода, океаническая, подземная, почвенная, речная, в атмосфере, ледниках и в самих живых организмах играет совершенно исключительную роль в биосфере, чему способствуют поистине волшебные свойства самой обычной воды.

ВОЛШЕБНЫЕ СВОЙСТВА ВОДЫ

Многие свойства воды необычны в сравнении с другими веществами. Это самым непосредственным образом влияет на весь облик биосферы, на разнообразные процессы энерго- и массообмена, химические превращения многих веществ, в том числе в клетках организмов. Стоит нам представить мир, в котором вода утратила бы свою уникальность, как мы поймем, сколь волшебны ее свойства. Судите сами: по аналогии с гидридами своих соседей по VI периоду системы элементов Д. И. Менделеева (H₂S, H₂Se, H₂Te), H₂O должна была бы замерзать при —90 °С, а закипать при —70 °С. Но тогда на поверхности Земли исчезла бы жидкая вода — она превратилась бы в пар и улетучилась в атмосферу. Это привело бы к дополнительному разогреву поверхности планеты за счет «парникового» эффекта (напомним, что и при современном ничтожном содержании воды в атмосфере ее вклад в этот эффект — 62 %, т. е. выше, чем всех остальных газов).

* Незначительное количество воды на поверхность Земли поступает из космоса с метеоритами, в которых ее содержание в среднем 0,5 %; это количество на несколько порядков ниже поступления из глубин планеты.

К уникальным свойствам воды «подогнаны» важнейшие процессы в атмосфере*. О некоторых из них речь впереди, а сейчас обратимся к причинам волшебства обычной воды.

Эффекты кооперации. Скажем сразу, что H_2O — не единственное соединение водорода, отклоняющееся от закономерного изменения свойств в ряду схожих соединений, т. е. от одного из фундаментальных законов природы — Периодического закона Д. И. Менделеева. В рядах $\text{HF}—\text{HCl}—\text{HBr}—\text{HI}$ и $\text{NH}_3—\text{PH}_3—\text{AsH}_3—\text{SbH}_3$ первые члены тоже аномальны по многим свойствам, в том числе по температурам плавления и кипения. Общность молекул H_2O , HF и NH_3 — способность образовывать ассоциаты (двойные, тройные и т. п. комплексы) за счет водородных связей, и H_2O в этой способности преуспевает особо.

Способствуют такому лидирующему положению воды свойства обоих слагающих атомов — водорода и кислорода**. При их взаимодействии у двух Н остается избыток положительного заряда, а у одного О — две неподеленные электронные пары, дающие отрицательный заряд. Таким образом, каждая молекула имеет возможность образовать четыре водородные связи, чему способствует и наиболее выгодная для трехмерного пространства их тетраэдрическая направленность. Ансамбли из одиночных молекул, заполняющие пространство ажурными постройками, характерны и для твердого льда, и для жидкой воды. Лишь в паре водородные связи оказываются недостаточными, чтобы соединить «буйные», богатые кинетической энергией одиночные молекулы H_2O . Образующиеся в ажурных постройках полости могут заполняться разными «гостями», как родственными, так и совсем посторонними молекулами, причем непохожими по своим химическим свойствам.

Неудержимая склонность молекул H_2O к кооперации как друг с другом, так и с посторонними «гостями» проявляется не только в физических, но и в химических свойствах. Вода охотно образует клатратные соединения (лат. *clathratus* — клетка). В таких соединениях подходящий по размерам «гость» как бы стимулирует построение определенного каркаса молекулами «хозяина» — H_2O , причем без «гостя» такой каркас может и не быть выгодным. Но если возникла новая, клатратная молекула, ее свойства могут значительно отличаться от свойств и гостя, и хозяина. Сюрпризом выглядит образование твердого клатрата, например, из газообразного метана и жидкой воды. Это соединение термодинамически устойчиво в условиях, соответствующих глубинам в океане от 150 до 2500 м. Полагают, что именно в твердых клатратах законсервированы основные запасы природного газа, в большей части — продуктов микробиологического разложения органического вещества. По оценке Ю. Ф. Макагона, они составляют не менее $1,5 \cdot 10^{10} \text{ м}^3 \text{ CH}_4$ — в пересчете на массу это больше, чем вся атмосфера.

* Сводки аномальных свойств воды в сравнении с другими веществами и их проявлений в физических и биологических явлениях имеются в отечественных учебниках и справочниках по гидрохимии.

** Так, т. е. рождающими воду, назвал эти элементы Лавуазье.

В ажурных полостях могут размещаться не только целые, относительно небольшие молекулы-гости, но и фрагменты крупных макромолекул, например белковых. Дополнительная стабилизация такого фрагмента в воде играет огромную роль в химии живого. Здесь вода выступает не индифферентной средой, а активным участником процессов, в которых проявляется тонкая специфичность таких похожих биомолекул.

В самой воде ассоциаты из молекул H_2O имеют переменный состав, непостоянный во времени, зависящий от температуры, давления и других факторов. Недаром эта ситуация в одной из моделей структуры воды получила образное название «мерцающие кластеры». Сосуществование разных, переменных по составу ассоциатов и мономерных молекул H_2O обуславливает особенности физических свойств воды.

Кристаллические структуры воды. Не будем забывать, что вода в биосфере представлена не только жидкой фазой, но и твердыми льдами и снегами, и паровой фазой в хрустальном куполе — атмосфере. В кристаллической структуре льда молекулы H_2O занимают фиксированные положения в ажурном каркасе. Очевидно тот факт, что температура плавления льда на 90°C выше, чем следовало бы из аналогии с рядом $\text{H}_2\text{S}—\text{H}_2\text{Se}—\text{H}_2\text{Te}$, в определенной степени характеризует уникальность не только жидкой воды, но и льда. В первую очередь, отметим его аномально низкую плотность — следствие ажурности структуры. Это свойство удачно сочетается с тем, что плотность жидкой воды при температуре плавления оказывается выше, и лед плавают на воде. Казалось бы так и должно быть, настолько привычно видеть такую картину в природе. Нет, для подавляющего количества других веществ появление свободы движения молекул при плавлении ведет к тому, что они занимают больший объем — плотность жидкости меньше, и она всплывает над твердой фазой. Представляете, что произошло бы с реками, озерами, морями, если бы лед нарастал от дна! Это было бы полной катастрофой для всех гидробионтов — и водных растений, и обитателей дна, и рыб — куда же им пришлось бы деваться зимой?

При плавлении льда часть молекул H_2O сохраняет связь друг с другом, образуя ажурные ансамбли, а другая может занять места внутри их каркаса. Так, по О. Я. Самойлову [1952], объясняется не только рост плотности при плавлении воды, но и совершенно аномальное явление — сохранение этой тенденции до 4°C . Здесь заключена причина стратификации воды по плотности подо льдом, когда температура повышается от нижней его кромки ко дну от 0 до 4°C .

Заметим, что теплота плавления льда ($6,02\text{ кДж/моль}$, или $332,4\text{ Дж/г}$) очень высокая и уступает лишь аммиаку. Это определяет существенный термостатирующий эффект в сезонных переходах осенью и весной. Подсчитано, что при замерзании и таянии аккумулируется и выделяется (в форме теплоты плавления) количество энергии, эквивалентное сжиганию $2 \cdot 10^{11}$ т угля, что намного превышает его добычу.

Теплота испарения воды ($40,7\text{ кДж/моль}$, или $2258,5\text{ Дж/г}$) рекордная среди других веществ: так трудно разорвать все связи между

молекулами и придать им способность существовать порознь! Конечно, эти аномалии воды играют гигантскую роль в перераспределении тепла в биосфере, в том числе в переносе его от океана к континентальной суше. Для разных по масштабу процессов переноса, запаса- ния и выделения тепла важны теплопроводность и теплоемкость — свойства, по которым вода либо рекордсмен, либо находится в числе лидеров. А летучесть воды — минимальная среди родственных соединений водорода с элементами подгруппы кислорода, как это важно для сохранения влаги почвой, другими телами и материалами биосферы!

Интересное следствие вытекает из еще одного аномального свойства воды. Для обычных жидкостей вязкость увеличивается с ростом давления, а для воды сначала уменьшается, проходит через минимум и лишь затем начинает расти. Вот и подвижность пород, «смазанных» водой, по мере удаления от поверхности в глубь Земли, сначала увеличивается, а потом уменьшается. Эта аномалия определяет закономерности перемещения подземных вод, а вместе с ними массы других веществ.

Вязкость воды как среды обитания разнообразных гидробионтов конечно, наложила отпечаток на строение тела, органов движения специфических приспособлений, обеспечивающих циркуляцию воды а вместе с ней и питательных взвесей к органам захвата пищи.

В процессах перемещения воды и водных растворов по узким капиллярам в толще Земли и в почве важную роль играет поверхностное натяжение. Вы не ошиблись в предположении, что и по этой характеристике вода отличается от других жидкостей. Да, и здесь она оказывается рекордсменом, тем самым облегчая смачивание и перемещение воды против градиента силы тяжести, вплоть до подъема на десятки метров к верхним этажам кроны деревьев, чтобы обеспечить ярусное строение леса.

Очень важным свойством воды, определяющим ее функции как биорастворителя и другие биологические функции является чрезвычайно высокое значение диэлектрической проницаемости (D), которое сводит к минимуму силы притяжения в водных растворах и препятствует их рекомбинации. Известно очень мало веществ, диэлектрическая проницаемость которых выше, чем у воды.

Использование организмами свойств воды. Живые организмы удивительно успешно используют необычайные свойства воды. Вследствие высокой удельной теплоемкости клеточная вода позволяет сохранять постоянство температуры клетки даже при заметном изменении температуры в окружающей среде. Высокая теплота испарения лежит в основе эффективного механизма теплоотдачи или уменьшения испарения воды с поверхности тела у животных или листьев растений. Высокая степень упорядоченности жидкой воды, обусловленная водородными связями, используется высшими растениями для транспорта растворенных питательных веществ из корней в листья в процессе транспирации. «Плавучесть» льда, о которой мы упоминали выше, оберегает воду от замерзания и спасает таким образом бесчисленные водные организмы. И, наконец, наиболее существенным для всех живых организмов является то, что многие жизненно важные

свойства макромолекул, и в первую очередь белков и нуклеиновых кислот, обусловлены взаимодействиями с окружающими их молекулами воды.

Таковы некоторые аномалии самой обычной воды, благодаря которым явления разного масштаба, глобальные и такие незаметные, определяют привычный нам облик биосферы. Нет в ней ни одного уголка, который так или иначе не был бы в зависимости от процессов с ее участием. Посмотрим, как распределена вода между такими уголками.

ВОДНЫЕ МАССЫ ПЛАНЕТЫ

Наконец, скажем читателю, видимо, изголодавшемуся без весо-
мых цифр, что все количество воды, реализованное из мантии, а затем и из стратисферы и не вошедшее в структуру косного вещества, в настоящее время в биогеоценотической оболочке составляет $14,965 \cdot 10^{17}$ т, из коих 97,5 % находится в океане. Другими словами, на континентах находится $1,265 \cdot 10^{17}$ т и еще $1,4 \cdot 10^{12}$ т, составляющие 0,001 %, постоянно висят в атмосфере (рис. 41).

Вся эта масса отличается большой подвижностью, или активностью полного водообмена (особенно, конечно, пары атмосферы — всего за 4 с небольшим дня). В целом в среднем водообмен произошел более 100 млн раз за время существования биосферы, конечно, отдельные массы, например в литосфере, сменялись за время почти вдвое более долгое, а в ледниках даже в 3 раза. Но и в таком варианте число водооборотов за время существования жизни на Земле остается очень большим. Это обеспечивает колоссальный и постоянный принос к биостроме новых порций питательных веществ и удаление веществ избыточных, в том числе и токсичных продуктов самой жизнедеятельности.

Вода в организмах составляет до 90—99 % их массы у гидро- и 50—85 % у атмобионтов*, причем у растений ее чаще в 1,5—2 раза больше, чем у животных. Рекордными по содержанию воды на суше среди растений можно назвать арбуз (до 98—99 % от массы), а среди животных в первую очередь тех, которые питаются за счет даже избыточного для них притока растительных соков, о чем говорит выбрасывание последних из полости тела через специальные трубочки, как, например, тли (до нескольких процентов от массы тела). Запасы сукулентов составляют 300 % от собственной массы. Водное содержание организма, так сказать, весьма проточно. Так, за счет транспирации 98 % поглощенной растениями воды вновь возвращается в атмосферу. Одно растение за вегетационный период способно прогонять сотни литров воды через свои ткани. Отражением этой возможности

* Так, большая часть клетки водорослей составляет вода. Цитоплазма их клеток может содержать до 85—90 % воды и даже такие богатые липидами образования, как митохондрии и хлоропласты содержат не менее 50 % воды. У некоторых растений-атмобионтов содержание воды колеблется в значительных пределах в зависимости от органа растения. Так, в сочных плодах, корнеклубнях ее может быть 75—85 %, в листьях 70—80, в хвое 50—70, в древесине 40—50, а сухие семена могут содержать 12—20 % воды.

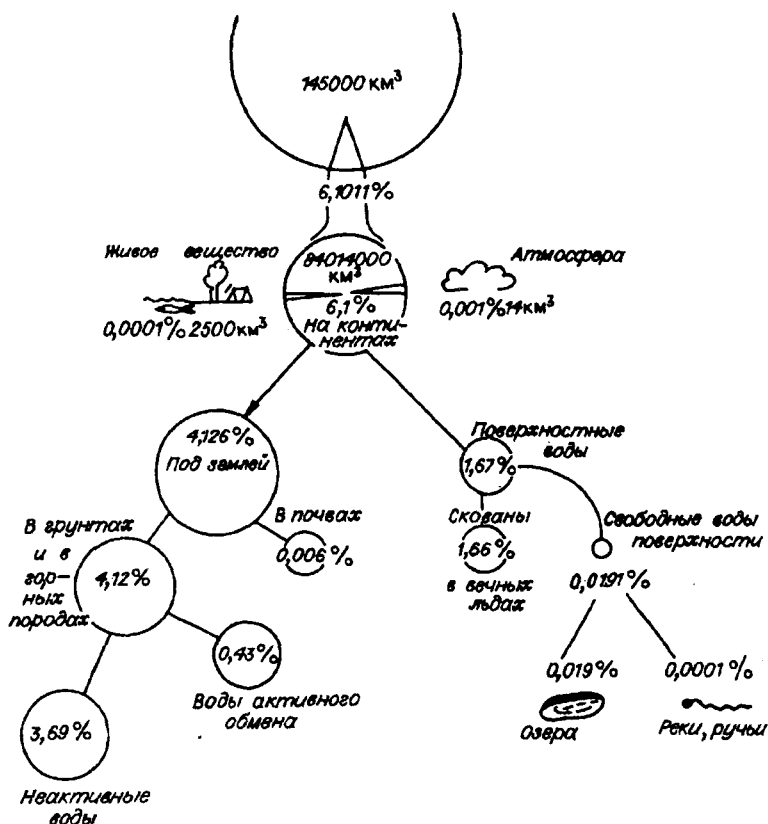


Рис. 41. Долевое распределение воды в биосфере и ограниченность запасов живых поверхностных пресных вод.

является транспирационный коэффициент, который показывает количество воды в граммах, израсходованное растением на накопление 1 сухого вещества. Так, транспирационные коэффициенты могут колебаться в значительных пределах: клевер луговой — 310—900, люцерн — 844, рожь — 500—800, свекла — 734. Достигнув листа, меньшая часть воды используется, а до 90 % ее выбрасывается при транспирации, гуттации в атмосферу. В целом ежегодно растительность земного шара отдает в атмосферу в виде водяных паров 600—70 триллионов литров воды.

Полный оборот всей гидросферы через наземную растительность совершается приблизительно за 50 тыс. лет. Что касается водорослей в первую очередь одноклеточных, то крупнейший знаток биологии моря В. Г. Богоров полагал, что они пропускают через себя весь Мировой океан (напомним, составляющий 91,5 % гидросферы) всего лишь за год. Учитывая же массу открываемого сейчас мельчайшего пикопланктона, эту скорость можно удвоить. Один человек пропускает через свои почки около 1000 л жидкости в день, т. е. ее полное сс

держание в организме 200 раз в сутки, а по «потокам» 0,6 л с потом и 1 л с мочой, да еще с дыханием 0,4 л, или в целом 2—3 % собственной массы тела. Отсюда можно представить и роль в этом отношении основных позвоночных животных на суше, если человечество составляет не более десятых долей этой величины. Для океана известно, например, что животное население коралловых рифов, занимающих всего 0,2 % поверхности дна, способно пропустить через свои тела всю океаническую воду за 40 тыс. лет. Кроме того, и наземные, и водообитающие животные как деструкторы совместно с бактериями за каждую тысячу лет высвобождают из отмершей органики за год приблизительно 1/50 000 воды всей гидросферы. Особенно впечатляет то, что одна единственная клетка инфузории за счет пульсации внутриклеточного осморегуляторного пузырька (вакуоли) в пресной воде перекачивает только за 1 ч, так сказать за борт, массу, равную около пяти ее собственных объемов. Можно принять, что у млекопитающих внутри клеток содержится 70 % их внутренних вод, а 30 % — между ними. У человека же при общем содержании воды около 60 % массы тела внутриклеточная вода составляет 40 %, межклеточная жидкость 16, а внутрисосудистая — 4,5 %.

Взаимодействие с водой весьма активно как на плазматических мембранах, «одевающих» клетки, так и на мембранах эндоплазматического ретикулума, пронизывающего сеть всю цитоплазму. Мембраны являются многокомпонентными системами, где далеко не все компоненты имеют непосредственный контакт с водой. Вода в мембранах — прежде всего организующий фактор, с помощью которого формируется пространственная бислойная структура мембран, включая образование довольно сложных систем в составе мембран, связанных, например, с процессами фотосинтеза, биоэнергетическими процессами, процессами детоксикации. Внутри клеток вода обеспечивает жидкую фазу для протекания жизненно важных физико-химических процессов. В то же время вода — биорастворитель. Она непосредственно участвует в формировании нативной структуры биологических макромолекул и влияет на ход и эффективность биологических реакций.

В то же время нужно иметь в виду, что организмы в состоянии образовывать воду при окислении жиров (100 мл из 100 г углеводов). Растения же в основном обречены ее разлагать. Ежегодно фотосинтезики разлагают 139 млрд т воды, из которых около 75 % приходится на долю наземных растений.

Сколь бы малой не казалась масса или доля воды, непосредственно связанная с организмами, составляющими живое вещество, но именно она за миллиарды лет своим неустанным действием, в том числе через почвы, и превратила H_2O в биокосное тело природных вод, как их назвал В. И. Вернадский.

Теперь обратимся к наиболее разнообразному комплексу природных вод на континентах, где вода эта рождается, буквально вытекая из биогеоценозов, в основном лесных, и откуда она стекает в моря, наполняя их.

Воды и биогидроценозы континентов. Отправившись на поиски живой воды и ее биотической свиты на континентах, мы сразу стал-

киваемся с тем, что более четверти всей такой воды (1,6 % от всей воды планеты) застыло в массах материковых ледников. Обновление воды в ледниках происходит за 8 тыс. лет, в 2,5 раза медленнее, чем в океане, хотя в ледниках ее в 50 раз больше, чем в океанах. Около 99 % от этой массы (24 млн км³) сосредоточено в полярных материковых ледниках, спускающихся прямо в океан, это имеет для него заметное значение и в тоже время не сказывается на судьбах континентальных вод в современную эпоху оледенения*. Впрочем, нужно иметь в виду, что технологически полностью разработана транспортировка огромных ледяных айсбергов, прикрытых особым образом от таяния, с помощью буксиров и с использованием попутных морских течений: из Антарктиды вдоль берегов Чили до Калифорнии, в Южную Африку, в Австралию, а от нее и в Аравию. Из Гренландии айсберги можно было бы доставлять в Северо-Западную Африку и в Европу. Нужно иметь в виду, что к берегам Франции айсберги, бывало, приплывали и сами. Стоимость такой воды должна быть не больше, чем добываемой из буровых скважин на месте потребления и, во всяком случае, меньше привозимой теперь в Аравию в бутылках на самолетах из Новой Зеландии, где наиболее чисты не только воды, но и воздух.

Основная масса воды на суше (почти 3/4) находится не на ее поверхности, а в почве ($1 \cdot 10^{14}$ т) и в горных породах ($1 \cdot 10^{17}$ т). В сумме эта «спрятанная» вода составляет около 6 % массы всей воды на Земле. По условиям формирования и воздействия на жизнь биоценозов подземные и почвенные воды совершенно различны, и их следует рассматривать отдельно. Доля озер и рек, увы, еще меньше — около 0,02 % всех запасов на Земле и около 0,3 % от запасов на суше. Эти-то воды и представляют для человека наибольший интерес. Но даже с утилитарно-прагматической точки зрения было бы неправильно ограничиться рассмотрением только поверхностных вод. Тем более это неверно, если вспомнить о генетической взаимосвязи всех вод на Земле. Мы начнем наше знакомство с наиболее крупной части континентальных вод — подземных.

ПОДЗЕМНЫЕ ВОДЫ

Понятно, что чем глубже от поверхности она находится, тем менее достоверны наши сведения о количестве и составе подземной воды. И не только потому, что лишь немногие скважины достигли больших глубин. Есть и другая причина недостаточности информации. Она заключается в большом разнообразии таких параметров, как давление, температура, состав вмещающих пород. В надкритических условиях (для пресной воды 374 °С, для насыщенных рассолов 425 °С и давление 218 атм) вода переходит в особое состояние в о д я н о й п л а з м ы, когда стирается разница между жидкостью и паром. На меньших глубинах, где давление и температура ниже критических,

* Не нужно, однако, забывать о возможности затопления заметной части суши в случае большого таяния этих ледников, вследствие «парникового эффекта» атмосферы.

доля пара и жидкости будет меняться. Следовательно, нельзя говорить о единых характеристиках подземной воды, как если бы она была собрана в одном месте. Результаты бурения Кольской сверхглубокой скважины показывают, что жидкая вода может существовать на глубинах ниже 5, а в некоторых конкретных условиях и ниже 10 км.

Где же, если не в едином бассейне, она «прячется»? В разломах, трещинах, порах, каких немало в самых разных породах и которые вода способна заполнить, принуждаемая не только собственной охотой к перемене мест, но и давлением. Средняя пористость осадочных пород такова: глины — 35 %, песчаника — 18, известняка — 8 %, а трещиноватость изверженных пород достигает у базальтов 19 %, диабазов 12, габбро 1 %. Кроме способности заполнить различные пустоты, важна и влагоотдача, т. е. возможность перемещения воды в породе. В одних ситуациях может образоваться водопроницаемый слой, в других — водоупорный, хотя и насыщенный влагой (как у глины). Поэтому резонно выделить зоны затрудненного и активного обмена.

Подземные воды зоны затрудненного обмена. Зона затрудненного обмена располагается ниже одного-двух водоупорных горизонтов, как правило, ниже 300—500 м от поверхности Земли. Глубинные воды, длительное время находящиеся в контакте с твердыми породами, не могут не быть насыщенными водорастворимыми компонентами этих пород. И действительно, если из всех подземных вод 98 % относятся к минерализованным (<10 ‰), соленым (10—35 ‰) и рассольным (>35 ‰)¹³, то для глубокоподземных вод эта закономерность еще более усиливается. Как правило, они представляют хлоридно-натриевые и хлоридно-кальциевые (или магниевые) рассолы с преобладанием последних по мере роста минерализации. Так, максимально минерализованная вода из вскрытых к настоящему времени (скважина Бей-Сити на Северо-Американской платформе) содержит 642 г солей/л; среди анионов доминирует хлорид (99 %), а среди катионов — кальций (90 %) и магний (5 %).

Условия взаимодействия глубинных вод с породами способствуют выщелачиванию из них разнообразных микроэлементов. Наиболее часто встречаются Br, I, Li, Rb, Cs, Sr, Ra и др. Иногда такие воды формируются вблизи рудных тел; в этих случаях они могут содержать рудообразующие элементы (Pb, Zn, V и др.) в более высокой концентрации.

Если их формирование происходит в областях нефтяных или газовых месторождений, воды содержат много растворенных органических веществ (РОВ). В расчете на органический углерод суммарная концентрация РОВ достигает $n \cdot 100$ мг/л при средней для глубокоподземных вод 40 мг/л. Заметим, что в поверхностных водах РОВ меньше (в среднем, в речных водах 3, а в океанических 1,6 мг/л). Для последних характерны РОВ гумусового ряда, т. е. продукты жизнедеятельности и биотического разложения растительных и животных организмов. В глубинных водах органические вещества представлены, главным образом, продуктами термических и термокаталитических процессов разложения органического углерода, захороненного в породах. Эти вещества, которые относят к нефтяному ряду, включают низкомолекулярные жирные кислоты, фенолы, сложные эфиры и др.

Для глубинных вод характерно высокое содержание растворенных газов, обусловленное высоким давлением. Так, в некоторых регионах Западной Сибири обнаружены подземные воды, содержащие до 1500 см³ газов/л. Полагают, что общая масса газов, содержащаяся во всех подземных водах, близка к массе атмосферного воздуха и, во всяком случае, больше, чем масса газов, растворенных в океане. Однако состав газов другой: здесь преобладают метан, сероводород, диоксид углерода, азот; в меньшем количестве присутствуют He, Ar, Rn. Метан и другие углеводороды образуются при разложении рассеянного в горных породах органического вещества, которое является источником части сероводорода и углекислого газа (другая их часть появляется из неорганических веществ). Инертные газы и водород в основном проникают из глубин Земли по трещинам, а радон — продукт радиоактивного распада — может образовываться и на месте залегания водного горизонта.

Благодаря повышенному содержанию тех или иных микроэлементов некоторые глубокоподземные воды обладают целебными свойствами. Люди давно используют минеральные самоизливающиеся воды не только как лечебные, но и как столовые, и некоторые источники приобрели мировую известность. В последнее время к ним добавляются новые, специально пробуренные скважины бальнеологического назначения. Интересно заметить, что появились сообщения об успешном использовании минерализованных вод для выращивания солелюбивых водорослей как белковых добавок к кормам.

Все большую ценность приобретают минерализованные подземные воды в качестве «жидкой руды» в связи с истощением богатых месторождений. Так, около 70 % мировой добычи брома извлекают из подземных вод. Потребность нашей страны могут полностью удовлетворить богатые этим элементом воды, разведанные в Западной Сибири. Подсчитано, что рентабельно извлечение и ряда других элементов при их содержании в водах: бора — 100 г/л, лития — 10, рубидия — 3, цезия — 0,5, германия — 0,05 г/л. Самоизливающиеся источники на п-ве Челекен ежегодно выносят в Каспий десятки тонн цинка и меди; металлами часто обогащены и шахтные воды.

В некоторых регионах (у нас — на Камчатке, в Дагестане) на поверхность выбиваются перегретые подземные воды. Термальные воды с менее высокой, чем в гейзерах, температурой залегают и во многих других регионах, и в ряде случаев рентабельно их использование как теплоносителей, для обогрева жилищ, теплиц, получения электроэнергии.

Такое расширяющееся вовлечение глубокоподземных вод в наземные биоценозы не всегда несет им благо. Сброс минерализованных вод после использования тепла, извлечения того или иного компонента, может привести к засолению не только почв, но и рек. Неблагоприятное воздействие могут оказать и те элементы, содержание которых не так уж и велико, но значительно превышает фоновое для данной местности. Все это требует внимательного отношения к технологиям использования подземных вод.

Могут ли глубокоподземные воды осваиваться жизнью естественным путем? Впервые бактерии в нефтяных пластовых водах были об-

наружены еще в 1901 г. бакинским инженером В. Шейко. Однако интенсивное изучение глубоководной микробиотической жизни началось лишь после работ В. Д. Таусона в 1925—28 гг. [Кузнецов и др., 1962]. Жизнь бактерий оказалась возможной и при температурах, близких к 100 °С, и в насыщенных растворах солей. Сульфатредуцирующие бактерии появлялись на питательных средах, стерильно внесенных в вытяжки из глубинных известняков и гипса. Эти и другие бактерии анаэробны, так что недостаток кислорода не создает здесь проблем. На глубинах около 2000 м в породах с признаками нефти обнаруживается до 50—70 млн кл./г породы. Исследователи пришли к мысли, что для бактерий нет проблем питательных органических веществ даже при содержании их по углероду в долях миллиграмма на 1 мл воды (в то время как значение этой величины в природе 2—3 г). Уже известный нам замечательный биогеохимик А. И. Перельман приходит к выводу, что за время геологической истории микроорганизмы съели целые месторождения нефти [Биокосные системы..., 1977; Геохимия..., 1982].

Все это не только комплекс консументов нефти, точнее редуцентов. Обнаруживаются здесь и производители первичной биологической продукции, но, конечно, не фото-, а хемосинтетики, впервые открытые в природе замечательнейшим русским микробиологом С. М. Виноградским (1856—1953). Если ко всему этому прибавить, что Г. А. Заварзиным [1992] прямо в клокочущих гидротермах на склонах вулканов были найдены целые маты из бактерий, дифференцировавшихся на построенные ими функционально дополняющие друг друга горизонты, то очевидно, что уже в глубинных подземных водах литосферы мы вполне можем предполагать наличие прокариотических (бактериальных) биогеоценозов. Есть основание считать их биогеоценозами или биогидроценозами, так как земная кора вглубь на несколько километров оказывается сильно вторично измененной по своему химическому составу по сравнению с исходным в момент образования этих пород, с одной стороны, обедненной рядом первичных минералов, а с другой — обогащенной минеральными новообразованиями биогенного характера, что особенно четко проявляется по карбонатам и соединениям железа. Оригинальные полевые исследования на этот счет даже привели А. И. Перельмана [1968, 1977] к заключению о том, что кора, промываемая глубоководными водами, подобна биокосному телу почвы.

Вопрос о происхождении подземного биогеоценоза (биогидроценоза). Пока нельзя полностью отказываться от возможности автохтонного подземного происхождения хотя бы части его, но учитывая последние данные Г. А. Заварзина [1992] о полифилетичности происхождения членов подземного биогеоценоза, вполне обоснованным будет и признание реальности проникновения сюда этих организмов из приповерхностной (точнее, почвенной) пленки сгущения жизни. По мнению микробиологов, специально занимавшихся этой проблемой, время, необходимое для такого продвижения в глубь земной коры на 1,5 тыс. м, должно быть больше 25 лет, т. е. превышать период выживания бактерий. Но это возможно только при полном отсутствии в воде органики (а как мы видели, это не так), тем более, что поверх-

ностные кислородные воды у тектонических разломов зарегистрированы на глубинах около 2 км. Значит, жизнь могла «вползать» сюда из поколения в поколение.

Закономерен вопрос и о фауне этой «глухой», как бы «катакомбной» провинции биосферы. Классический пример — имеющие многокамерные раковинки живые одноклеточные форамениферы каспийских видов, найденные в подземных водах под толщей каракумских песков в бывшем сотни тысяч лет назад заливе Каспия, а ныне в сотнях километров от моря. Или рачки-бокоплавы в пещерных озерах Югославии, близкие к обитателям недалекого моря. На Кубе есть рыбы такого «катакомбного» типа. В последних случаях вернее предполагать проникновение животных не сверху, а по подземным горизонтальным каналам. То же возможно и со стороны наземных озер и рек через части их вод, струящихся под поверхностью дна. Видимо, за счет таких проникновений могли возникнуть и особые виды других беспозвоночных консументов, в том числе и ракообразных (Narpesticydae), которые дают о себе знать отдельными своими проявлениями в жерлах источников. В целом же биота подземных биогидроценозов до сих пор остается почти не познанной и еще ждет своего открытия, а потому заслуживает к себе особо бережного отношения.

Охрана глубокоподземных вод. Если компоненты местной биоты (как это было в биогеосистемах) здесь сильно взаимообусловлены, то следует особенно опасаться нарушения такой подземной биогеосистемы в результате внесения и чужеродной органики, и новых порций и видов бактерий, в том числе и через буровые скважины. Между тем уже известно, что загрязненность подземных вод, особенно при их нагнетании через буровые для подъема нефтеносных пластов, уже сейчас местами приближается к таковой в реках, протекающих по нефтепромышленному району. И вообще, охрана полей глубоких минерализованных «термальных вод» заслуживает не меньшего попечения, чем возможная жизнь иных планет, тщательно охраняемая от организмов с Земли. Пример тому плачевное санитарное состояние группы источников минеральных вод на Северном Кавказе*.

Вопрос о стоке отработанных подземных вод приобретает все большую актуальность. Кто должен об этом думать? Достаточно ли для этого кругозора добытчика? Напомним, что до конца века планируется в 3—4 раза увеличить производство электроэнергии на гидро-термальных станциях. В сочетании с другими проектами использования глубокоподземных вод объем их извлечения на поверхность, безусловно, будет расти. Сброс отработанных вод на почву или в водоемы при их высокой минерализации может оказаться губительным для биоценозов (вспомните о катенах!). Закачивание назад, в глубинные горизонты, кажется более предпочтительным. Но представьте, что побывавшая на поверхности вода измененного состава вернулась в прежние условия (например, обогащенная кислородом — в анаэробную среду). Не вызовет ли наше неумелое вмешательство в потаен-

* Что касается других районов, в том числе и Сибири, то на этот счет, как и о гидрогеологии вообще, можно узнать много важного и полезного из книги Е. Пиннекера [1984].

ную биогеохимическую жизнь подземного океана неблагоприятных для него последствий? Не стоит ли в этой ситуации проявить такую же осторожность, как и при посылке космических аппаратов на другие планеты? Очевидно, назрела необходимость создания специальной инспекции по охране подземных вод, от источников их питания до мест излияния на поверхность.

Воды активного обмена. Эти воды составляют всего 6,6 % от всех подземных и десятую долю процента от всех вод планеты. Они залегают выше первых-вторых водоупорных горизонтов и находятся в постоянном общении с поверхностными водами. Скорость их движения достигает нескольких сантиметров в секунду, т. е. заметно выше, чем для глубинных вод. Однако полный обмен совершается лишь в 1,5 раза быстрее, примерно за 3 тыс. лет. Переливаясь в разных пластах осадочных пород, они содержат вещества, как поступившие из более глубоких горизонтов, так и отфильтрованные через окружающие породы и почвы поверхностных вод. Понятно, что в зависимости от интенсивности обменных процессов, воды этой зоны отличаются разнообразным составом.

В целом по сравнению с глубокоподземными водами снижается общая минерализация, содержание РОВ и газов. По мере уменьшения глубины залегания преобладающий анион глубинных вод — хлорид — сначала заменяется сульфатом, а затем — гидрокарбонатом, а преобладающим катионом остается кальций. Нередко чередование водопроницаемых и водоупорных горизонтов создает благоприятные условия для формирования крупных бассейнов пресных подземных вод. Такие бассейны обнаружены даже под самыми засушливыми пустынями (в Туркмении, Казахстане, Сахаре).

Еще ближе к поверхности (выше первого водоупорного горизонта) находятся грунтовые воды, состав которых оказывается в большой зависимости от гидрометеорологических условий. Так, при обилии осадков, фильтрующихся через почвы и грунты, последние обеднены растворимыми солями, и грунтовые воды будут маломинерализованными. Для засушливого региона количество солей в грунтовых водах может быть высоким вблизи поверхности (из-за сильного испарения) и значительно ниже уже на глубине несколько метров. Грунтовые воды Севера обычно бедны солями ($n \cdot 10$ мг/л) и богаты РОВ; в засушливых южных районах содержание РОВ невелико, а минерализация достигает 100—150 г/л.

Итак, состав грунтовых вод тесно связан с процессами, происходящими на поверхности Земли — в почвах, водоемах, атмосфере. Это делает такие воды если еще и не полностью живыми, то все же можно сказать — живительными*. Это воды наших колодцев и родников. И именно это делает их очень уязвимыми в первую очередь в местах их питания, в том числе часто достаточно удаленных. Примером могут служить родниковые воды Крыма, о прошлом изобилии которых свидетельствуют многочисленные там бронзовые грифоны с иссохшими пастями¹⁴. Воды для них собирались в карстовых воронках яйлы Крымских гор, за счет обычных осадков, но кроме того существовал и

* Интересный тест отличных питьевых качеств воды предлагал Гиппократ: «Лучшие воды мягки, чисты и могут удерживать на поверхности легкое вино».

Рис. 42. Деформация уровня грунтовых вод колодцами и ее влияние на уровень вод в реке.

1 — поверхность земли; 2 — колодцы с постоянной и временно появляющейся водой; 3 — исходный уровень; 4 — деформированный депрессионными воронками одиночными и часто расположенными колодцами; 5 — то же у реки.



еще один путь сбора. Там росли сосны. И вот когда морской пар переваливал через хребет, он конденсировался, но не настолько, чтобы дать много снега, однако достаточно для того, чтобы осесть на длинной хвое пушистым инеем. Он-то, тая, и «питал» через воронки грифонов, научно выражаясь, за счет горизонтальных осадков. Сосенки были сочтены за излишество (яйла — для процветания скотоводства) и, видимо, также и за хороший стройматериал (итог для курортного Крыма очевиден, а исправление греха перед родниковыми водами возможно лишь с очень большими затратами и только через много лет). Так зависят глубокие чистые воды и от былинки, так как не вытоптанные травы, как говорят в народе, «обданные» жемчужными росами, в принципе играют ту же роль. Известно, что на пастбище деревни впитывающаяся вода может мутнеть настолько, что пути сливающихся мелких струек могут забиваться мелкоземом, или *к о л ь м а т и р о в а т ь с я* (как и скважины), и родниковые воды уходят от поселения. Что уже говорить о непосредственной окрестности источника!

Вычерпывание вод из источников и колодцев не должно приближаться к их дневному дебиту. В противном случае уровень воды падает не только в них самих, но и вокруг. Создается депрессионная воронка (рис. 42), снижающая уровень питания данного источника, и исчезает возможность вырыть колодец вблизи, во всяком случае, той же глубины. Далее высыхают другие окрестные источники и, наконец, происходит резкое снижение грунтового, а позже и поверхностного питания рек¹⁵. Заметим, что поддерживающую роль здесь могут играть недалеко расположенные болота, в том числе верховые. Так, в Полесье с 1960 по 1980 гг. была осушена половина заболоченных земель. Теперь видно, что через 15—20 лет сильно проявляется снижение уровня грунтовых вод под полями, использовавшимися веками. Они выходят из строя и уже необратимо.

Естественно, что снижение уровня грунтовых вод происходит в местах, изобилующих шахтами (достигающими теперь 4 км глубины), особенно при откачке шахтных вод (на 1 т добытого угля — 2—3 м³). Это вызывает и ряд нарушений поверхности водосбора. Естественно, что то же происходит и в местах постоянной откачки грунтовых вод для хозяйственных нужд. Так, в Москве уровень грунтовых вод понижен на 60 м и даже в окруженном болотами Санкт-Петербурге — на 50 м. В результате в радиусе многих десятков километров проседание грунта идет со скоростью 30—40 см в год, а глубина просадки может достичь 10 м*.

* Огромные просадки в виде неожиданных провалов, способных поглотить автобус, возникают на дорогах даже дальних окрестностей Аральского моря именно вследствие быстрого и глубокого снижения уровня его подземных вод.

Меж тем на эти неглубокие и обменные подземные воды, которые по количеству (4 млн т) составляют более 15 % пресной воды во всех ледниках, человечество на практике как раз и возлагает наибольшие надежды. Большинство крупных городов снабжается водой именно из них (в Нью-Йорке до 400 л на душу населения в день). В целом по разным расчетам они удовлетворяют запросам человечества на 10—30 %, а по питьевой воде и значительно больше. На территории бывшего СССР запас таких вод определен пока не точно от 7 до 30 тыс. км³ (включая и солоноватые воды, как вдвое более минерализованные, чем пресные), из коих эксплуатационные составляют едва более 200 км³, а допустимая их добыча на всей территории 54 км³/год. Это не так уж мало, так как равно четверти годового стока такой первостатейной реки, как Волга или половине стока Заамбези. Сберегая этот большой родник страны, нужно, однако, не забывать, что по крайней мере половина эксплуатационных запасов ежегодно возобновляется за счет текущей дождевой влаги и их благополучие (в том числе и состава) зависит от природного состояния впитывающей и фильтрующей мембраны почвенно-растительного покрова.

Многообразие компонентов состава вод и факторов, влияющих на их количественные соотношения, столь велико, что каждое конкретное проявление природной воды неповторимо. Тем не менее определенные закономерности обогащения подземных вод относительно вмещающих пород одними элементами и обеднения другими удалось выявить известному геохимику А. И. Перельману. Развивая идеи Б. Б. Полюнова, он предложил в качестве количественной характеристики способности элемента X переходить в природные воды и мигрировать с их потоками — коэффициент водной миграции K_X .

$$K_X = 100m_X / (a \cdot n_X),$$

где m_X — содержание элемента X в воде, мг/л; n_X — то же в породе или литосфере в целом, мас.%; a — общая минерализация воды, мг/л. Поскольку отношение $(100 \cdot m_X) / a$ дает процентное содержание X в минеральном составе воды, K_X представляет отношение кларков X в воде и породе. При $K > 1$ элемент X, очевидно, легко расстается с твердой породой и отправляется странствовать с водным потоком. Если $K < 1$, вымывание X затруднено.

На основании данных гидрогеохимика С. Л. Шварцева [1978] о средней концентрации 50 элементов в подземных водах верхней части земной коры, обобщившего результаты анализов более 25 тыс. проб, А. И. Перельман приводит следующие ряды миграции:

Интенсивность миграции	K_X	Состав ряда
Очень сильная	$n(10-100)$	S, Cl, B, Br, I
Сильная	$n(1-10)$	Ca, Na, Mg, F, Sr, Zn, Mo, Se, Au
Средняя	$n(0,1-1)$	Si, K, Mn, P, Ba, Rb, Ni, Cu, Li, Co, Cs, As, Tl, Ra
Слабая и очень слабая	$< 0,1$ и	Al, Fl, Ti, Zr, Th и др.

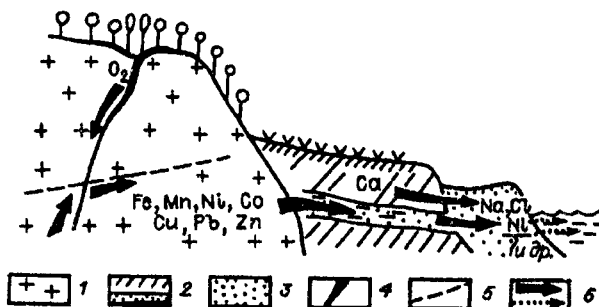


Рис. 43. Подземные водно-химические барьеры и их связи с наземными биогеоценозами и биогидроценозами (по: [Перельман, 1961] с упрощениями).

1 — гранит; 2 — слоистые отложения древних суглинистых террас рек; 3 — супесчаные нижние террасы; 4 — разломы; 5 — кислородный барьер; 6 — пути миграции в породах, грунтах и в воду.

Итак, по совокупности действия самых разных факторов (распространенности минералов, их растворимости в заданных термодинамических условиях, биотических и абиотических превращениях по пути водного потока и т. п.) интенсивно мигрируют анионогенные элементы. «Чемпионом» является хлор ($K_{Cl} = 644$), с легкостью он вымывается из пород и уносится со стоком в океан. Естественный компаньон хлора в океанической воде — катион натрия — заметно менее подвержен страсти к водным путешествиям ($K_{Na} = 4,2$), а другие щелочные катионы (K^+ , Rb^+ , Cs^+), не спешат мигрировать и вовсе. Наибольшую верность своему земному назначению хранят Al ($K_{Al} = 0,008$) и Ti ($K_{Ti} = 0,005$).

В целом эти закономерности выполняются и для поверхностных вод (например, для «средних» речных вод лишь для некоторых элементов значение K отличается более чем на порядок от представленных выше для подземных вод). Следовательно, ряды водной миграции — отражение некоего общего правила.

Но в природе всегда и везде мы наблюдаем тенденцию к нарушению однообразия. И как сама вода необычна среди родственных соединений, так и каждый родничок отличается специфическим набором растворенных веществ. Изменения в этом наборе могут происходить на ограниченном участке, где возникает резкий градиент таких параметров, которые влияют на переход одного или нескольких компонентов в твердую фазу. А. И. Перельман в 1961 г. предложил название **г е о х и м и ч е с к и е б а р ь е р ы** для переходных зон со сменой геохимической обстановки (рис. 43). Причиной образования барьеров могут быть изменение температуры, давления, смена пород, смешение вод разного состава. По сути дела, это своеобразные трансэлювиально-аккумулятивные ландшафты подземных водных биогеохимических систем, часто связанных с надземными. Показан один из примеров геохимических барьеров. Здесь же проиллюстрирована ситуация активизации водной миграции никеля за счет образования металлоорганического соединения.

Увеличение миграционной способности ряда элементов, косвенно связанное с биотическими процессами, конечно, играет существенную

роль в их геохимической судьбе и для состава водных сред. Наиболее мощные комплексообразователи, благодаря которым многие металлы способны переходить из твердых пород в воду, это гуминовые и фульвокислоты. Они образуются не в самих организмах, а как результат разложения остатков отмерших организмов в почве и донных отложениях.

Растворенные органические вещества (РОВ) грунтовых вод, представляющие как истинные, так и коллоидальные растворы, способны совершенно менять реагентные свойства почв. Они представлены уксусной, масляной кислотами и аминокислотами, но более всего гуминовыми, а особенно фульвокислотами, как известно легко вымываемыми из почв. Общая концентрация их всех около 35 мг/л. По углеводу же (в том числе и неорганическому) — до 55 мг/л. Общие запасы их, по В. М. Швецу [1979], составляют примерно $2,5 \cdot 10^{12}$ т, минимум вдвое больше запасов торфа и приближаются к запасу живого вещества земли.

Биогеоценотическая оценка грунтовых вод. Молекулярная структура РОВ в подземной воде несет признаки не только деструкции, возможно, унаследованные от почв, но и вторичного синтеза, который можно считать местным, а его продукт автохтонным. Следовательно, можно говорить о наличии собственных микробиоценозов и о том, что такие воды весьма своеобразное (хотя и зависимое от почв) заметно автохтонное биокосное тело. Однако микроскопическая жизнь этих вод изучена еще плохо. Может быть потому, что здесь не находят своих ведомственных интересов ни геологическая, ни почвенная микробиология.

То же, пожалуй, относится и к животному населению этих вод. Оно иногда дает о себе знать самым неожиданным образом в родниках. Сильно отличаясь от такового в ручьях, животное население удерживается лишь недалеко от kloкочущего жерла, где вода еще без взвесей и часто очень холодная, но уже быстро обогащающаяся кислородом, может иметь экзотический для окружения ионный состав. Здесь сказывается то, что можно назвать «эффектом Байкала». Поскольку обычные обитатели озер, рек и даже ручьев, в которые впадают родники, сюда вселиться не могут, их возможные места обитания сохраняются за необычными видами. Они подчас принадлежат к реликтовым или мало эволюционно подвинутым группам. Таковы, например, низшие черви, а особенно так называемые ресничные черви (класс Turbellaria). Нежнейшими, пластичными в движениях черно-бархатными «лепестками» они могут покрывать все чистое песчаное дно родника. Эти очаровательные существа вместе с другими могут служить прекрасными биоиндикаторами чистоты первородных поверхностных вод. Недаром на Руси над источниками ставились кровли, кресты и часовни, вокруг огороженные. Уход родников вследствие загрязняющего колыматажа оценивался как проклятие или грозное предупреждение.

Нужно сказать, что родников гораздо больше, чем мы видим. Многие из них расположены на дне и изливаются сразу в озера и особенно в днище реки. В общем, за счет них ежегодно формируется около трети поверхностного стока вод.

Взаимодействие грунтовых вод с биогеосистемами у воздушной поверхности состоит не только в их простом слиянии. Для нас важна роль леса; в своей подстилке он задерживает поверхностный сток, насыщает его органикой и затем длительно и постепенно подпитывает грунтовые воды. Но дело и сложнее. Отсасывая воду корнями из глубин и интенсивно испаряя ее с огромной суммарной поверхности листьев, деревья тем самым удерживают зеркало вод на определенной глубине. При вырубке леса на больших площадях зеркало поднимается и происходит, как мы знаем, заболачивание вырубок. Но важно, что при этом поначалу возрастает и водность рек, а с нею и сила углубления их ложа. Последнее же, в свою очередь, снижает уровень грунтовых вод, уже иссушая почву, а чуть позже приводит к обмелению самих рек.

Еще большую роль играет почва. Она, как известно, насыщает просачивающуюся вглубь воду растворами, а с помощью своего поглощающего комплекса освобождает ее от взвесей. В то же время почва, оказываясь, еще и добывает новые порции будущих вод из воздуха, конденсируя его пары. Таким образом, почвы — это как бы легкие грунтовых вод, поражаемые туберкулезом при их нарушении. Скорость их работы очень велика, полный оборот воды в них (в почве) занимает всего менее года, т. е. в несколько раз быстрее, чем вод грунтовых. Теперь мы можем перейти к месту слияния подземных, атмосферных и почвенных вод — к поверхностным водам.

ПОВЕРХНОСТНЫЕ ВОДЫ

Они образуются из не успевших впитаться в почву дождей, вод вновь выступивших из нее, излившихся из глубин или стекших с ледников, но пока не успевших сбегать в океан. Уже из сказанного ясно, что их немного и что на самой суше они недолговечны. И действительно, общая масса поверхностных вод 280 тыс. км³ составит всего 0,6 % от общего количества воды на континентах и едва 0,02 % от общего количества вод на Земле. Это воды озер и прудов, рек и ручейков со средней скоростью полного водообмена около 7 лет, причем в озерах около 17, а вот в реках — только 4—17 дней, что свидетельствует о легкой нарушаемости этих вод (и о большой скорости распространения этих нарушений на тысячи километров). О том же говорит и ничтожность массы поверхностных вод, которые столь важны для растений, животных, а также в хозяйственной деятельности человека. На озера приходится всего 1,14 % всех континентальных вод, причем из них только 48 %, т. е. менее половины пресны и составляют только 0,019 % общего запаса вод, а для рек соответственно 0,006—0,0001 %, т. е. в 230 раз меньше, чем для озер. И пусть нас не вводят в заблуждение абсолютные цифры — пресные озера 91 тыс. км³ и 2 тыс. км³ в реках, что между прочим в 5 раз меньше, чем в болотах*. Теперь обратимся к свойствам пресных вод.

* Не нужно пренебрегать болотными водами. Во времена парусного флота в далекие плаванья вода бралась именно из болот, как не подвергавшаяся порче из-за своего богатства фенолами.

По содержанию растворенных и взвешенных минеральных и органических веществ каждый ручеек, река или озеро индивидуальны. Это отражает специфику условий формирования их вод в зависимости от состава подстилающих пород и почв, рельефа, климата (количества осадков, интенсивности испарения) и ряда других факторов, сочетание которых неповторимо. Действие этих факторов, очевидно, проявляется для поверхностных вод значительно сильнее, чем для подземных вод зоны активного обмена. Но главное — здесь гораздо ярче проявляется активная роль живых организмов в химических процессах, и, соответственно, в показателях состава водной среды.

При всей индивидуальности отдельных водоемов, конечно, можно выделить закономерности общего характера, в том числе относящиеся к речным и озерным системам. Здесь мы затронем самые общие из них.

«Средний» состав речных вод мира может быть показан в виде зависимости логарифма концентрации C (в мг/л) от порядкового номера элемента X в Периодической системе Д. И. Менделеева. Эта зависимость очень похожа на зависимость логарифмов кларков элементов в земной коре: легкие и четные элементы имеют преимущественное распространение как в земной тверди, так и в текучих водах. Большинство из 80 элементов, обнаруженных в речных водах, присутствуют в микроколичествах, на уровне сотых, тысячных и менее долей миллиграмма.

Суммарная минерализация «усредненных» речных вод близка к 100 мг/л, т. е. примерно в 4 раза ниже, чем для подземных вод зоны гипергенеза. Среди главных анионов — гидрокарбонат (52 мг/л); сульфата и хлорида значительно меньше (8,3 и 5,8 мг/л соответственно), а среди катионов лидируют кальций, натрий и магний (13,4, 5,2 и 3,4 мг/л соответственно). Для России маломинерализованные текущие воды характерны на севере европейской части, в Сибири и на Дальнем Востоке. Воды средней минерализации распространены в зоне лесов и лесостепей в средней полосе европейской части, а наиболее минерализованы реки юга России.

Поскольку состав озерных вод генетически связан с составом питающих рек, в отношении главных ионов сохраняются те же закономерности. Однако более 98 % озер бывшего СССР — мелководные, с глубинами в сезон снеготаяния 1—1,5 м и значительно усыхающими (некоторые — полностью) в разгар лета. Для таких озер изменения состава воды во времени имеют особый характер. Основные запасы озерных вод сконцентрированы в 15 крупнейших озерах мира, причем лишь в трех из них минерализация превышает 1000 мг/л. В самом крупном пресноводном водоеме планеты — оз. Байкал — сосредоточены 26 % мировых запасов; соответственно, вклад Байкала и еще нескольких крупных озер в средние показатели достаточно заметный. Вот некоторые данные для трех крупнейших пресных озер России:

Озеро	Объем, км ³	Стрж. км ³ /год	Ca ²⁺	Химический состав, мг/л						Eu
				Mg ²⁺	Na ⁺ +K ⁺	HCO ₃ ⁻	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻ +Br ⁻		
Байкал	23000	59,3	15,2	3,1	5,8	66,5	5,2	0,6	96,4	
Ладожское	908	73,7	7,1	1,9	8,6	40,2	2,5	7,	68,0	
Онежское	295	19,4	5,4	1,6	1,5	20,4	1,3	0,8	31,7	

Как видим, минерализация в крупных озерах может быть очень низкой, причем это прекрасное свойство передается со стоком и вытекающим речным водам. Онежское озеро является лидером среди крупных озер мира по малой минерализации, Ладожское даже превосходит Байкал по стоку более пресной воды. Понятно, что такие озера играют особую роль в формировании специфических биогеоценозов на значительной площади не только по берегам, но и далеко вниз по долинам вытекающих рек.

Значительная часть микроэлементов в поверхностных водах может находиться не в растворенном, а в сорбированном на различных взвешях состоянии. Поэтому концентрация взвешенных веществ является важным показателем для миграции тех элементов, которые не образуют хорошо растворимых в природных водах соединений. Текущие речные воды могут уносить значительное количество таких элементов из мест их поступления в водоем. Так, в результате поступления в реки Обь, Енисей, Лена, Амур, Печора, Северная Двина большого количества органического вещества, с которым в коллоидной форме мигрирует железо (III), его вынос в Северный Ледовитый океан очень велик.

Растворенное органическое вещество в поверхностных водах имеет три источника: автохтонные РОВ попадают извне с подземным питанием или со стоком с водосборного бассейна, а аллохтонные РОВ образуются в самом водоеме за счет процессов жизнедеятельности. В первых значительную долю образуют гуминовые и фульвокислоты, которые преобладают в составе РОВ подземных вод. Аллохтонные РОВ представлены широким спектром таких соединений, как углеводы, амины, фенолы и др. В пересчете на органический углерод содержание РОВ в «средних» речных водах составляет 3 мг/л, в озерах — 2,5—19, в водохранилищах 4,8—23 мг/л, т. е. при уменьшении проточности оно возрастает. В северных водоемах содержание РОВ, как правило, выше.

В отличие от подземных вод, находящихся под давлением, в поверхностных пресных водах растворено меньше газов. Своим происхождением они обязаны не только прямому контакту с атмосферой, но и мощным биотическим процессам. Прежде всего, это относится к кислороду и диоксиду углерода — активным компонентам реакций синтеза и деструкции биомассы. Газовая функция живого вещества, которую выделял В. И. Вернадский, включает и другие газы: метан, сероводород, аммиак и т. д. Поэтому состав и концентрация газов, растворенных в поверхностных пресных водах, сильно варьируют для разных водоемов, а в пределах одного и того же — в зависимости от сезона, глубины, степени проточности и даже времени суток. Вообще говоря, это характерно не только для содержания растворенных газов, но и для ряда других показателей состава поверхностных вод, которые в существенной степени связаны с жизнедеятельностью гидробионтов.

Это демонстрирует рис. 44, где показана суточная динамика таких ключевых показателей, как рН, содержание кислорода, величина окислительно-восстановительного потенциала E в зависимости от освещенности L . (данные наблюдений для непроточного уча-

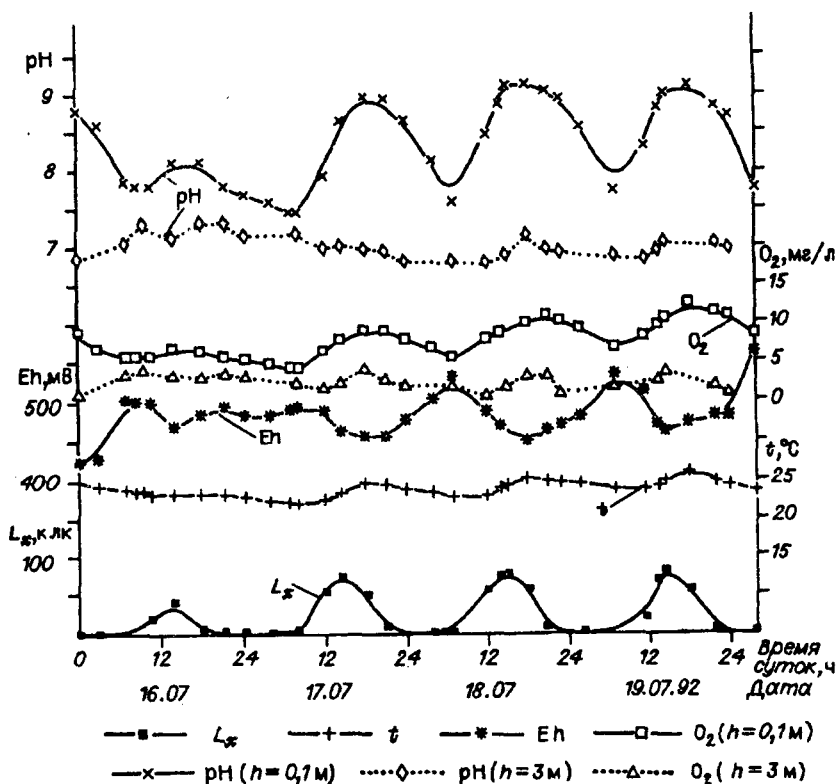


Рис. 44. Суточная динамика ключевых показателей состава воды для непроточного участка Новосибирского водохранилища.

стка Новосибирского водохранилища, Смоляков Б. С., 1992 г.). На поверхности водоема суточная амплитуда pH достигает 1,5 единиц за счет изменения концентрации диоксида углерода: ночью, в отсутствие фотосинтеза, она растет как результат деструкции и дыхания организмов, а днем падает, так как интенсивно потребляется фотосинтетиками на прирост биомассы. Суточный ход pH совпадает с динамикой содержания кислорода, «соучастника» диоксида углерода в фотосинтезе, дыхании и деструкции, антибатный характер имеет величина E . Минимальные значения pH и O_2 наблюдаются на рассвете; как только лучи солнца «запускают» созидательную деятельность продуцентов, эти показатели начинают расти и достигают максимума к вечеру. При снижении освещенности ниже 3—5 клк дыхание и деструкция преобладают, содержание кислорода начинает уменьшаться, диоксида углерода — расти. Та же тенденция, но гораздо слабее выраженная, наблюдается и у дна, на глубине 3 м. Это обусловлено меньшей активностью фотосинтетиков из-за резкого ослабления светового потока.

О том, как те же показатели меняются по глубине, можно судить, взглянув на рис. 45. В разные периоды в одной и той же точ-

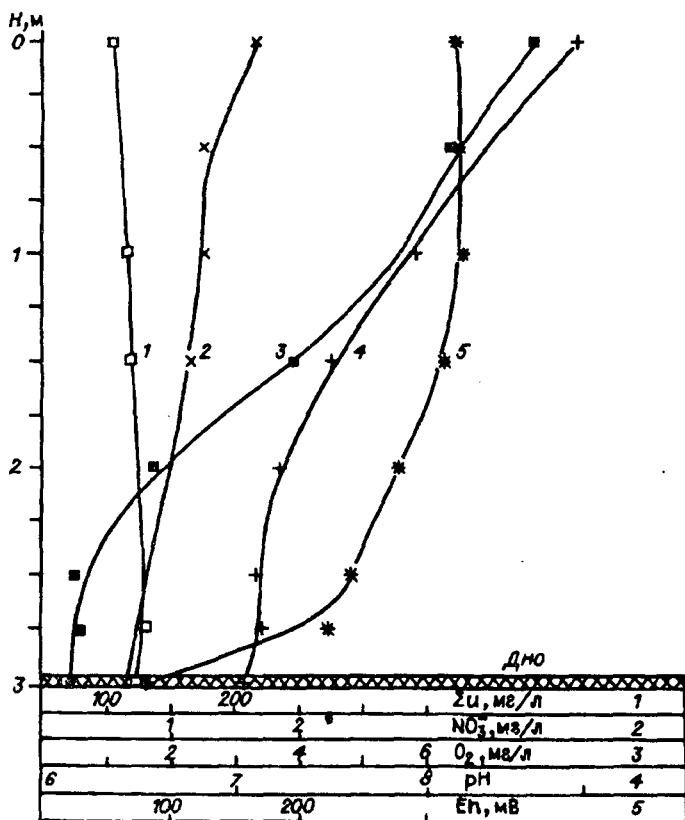


Рис. 45. Вертикальный профиль основных показателей воды летним днем в пресноводном биогидроценозе.

ке наблюдений вертикальный профиль складывается по-разному, что связано с изменением прозрачности, численности организмов, соотношения разных видов, проявлением перемешивания воды и других естественных факторов. Эти данные свидетельствуют, насколько состав воды в природных водоемах динамичен во времени и в пространстве; следует иметь в виду, что распределение многих элементов по различным химическим формам прямо связано с такими ключевыми показателями, как pH, содержание кислорода и окислительно-восстановительный потенциал. Не будем забывать и о сезонных изменениях интенсивности жизнедеятельности гидробионтов, водности поступлений и стока водоема; да, древние философы были правы, утверждая, что в одну и ту же воду нельзя войти дважды. Мы убеждаемся в их правоте, получая количественную информацию о химическом составе поверхностных вод, сами оставаясь на суше. А как параметры среды обитания сказываются на гидробионтах?

СПЕЦИФИКА УСЛОВИЙ ЖИЗНИ В ВОДЕ И ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ К НИМ

Кажется, что нет в нашей жизни ничего привлекательнее воды, меж тем из андронидов в ней живут одни русалки.

Подводная благодать. Эти условия хороши, но и опасны. Нет сомнения, что жизнь организма в постоянном окружении воды имеет целый ряд преимуществ. В первую очередь, это, конечно, снятие опасности обезвоживания тканей (крайне опасно на 10 % и почти неизбежно губительно на 25 %). Более того, многим гидробионтам постоянно приходится даже заботиться о некотором снижении содержания воды в своем теле. Далее, в естественных водоемах вода почти никогда не перегревается, так как самоохлаждается через испарение. Зимой же она при замерзании даже теплеет, затем сохраняя под льдом температуру выше нуля. И вообще водоемы, как мы отмечали, вследствие теплоемкости воды являются запасниками тепла. В общем, постоянство гидротермического режима, которое на суше каждой букашке дается огромным «физиологическим трудом», в озерах и реках в значительной мере поддерживается самим естественным домом гидробионтов, во многом, правда, подобно тому, как это имеет место в почве.

В сравнении с последней для растений в водоемах очень благоприятно еще и то, что необходимые для их жизни органогены (N, P, K) и другие элементы находятся не где-то там внизу, куда нужно тянуться и вращать корешками, а просто вокруг каждого листка. Впрочем, как выясняется в последнее время, та же ситуация оказывается важной в процессе питания через их покровы и для животных, правда, больше в связи с разнообразными РОВ.

Есть еще одна простая вещь, требующая, однако, экологического осознания. Дело в том, что при погружении гидробионта всего на 10 см и соответственно увеличения давления на 0,1 атм его избыточный по отношению к вытесняемой воде (или так называемой остаточный) вес сокращается в десятки раз. Так что, погружаясь вглубь, в том числе и произвольно, каждый гидробионт может быстро достигнуть нулевой плавучести и как бы избавиться от необходимости тратить силы. Быстро это наступает еще и за счет вязкости воды, особенно при большой удельной поверхности тела. То же может быть отнесено и к взвешенным органическим частицам, в том числе и пищевым, образующим при этом как бы конфетные гирлянды. Существенную роль играет накопление в теле жира, который, в частности, легче крахмала.

Внешне мало заметны в воде и своеобразны ее информационно-проводящие свойства. Для воздушных звуков толща воды, в общем, глуха, но вот звук от подводных источников идет в ней более чем в 4 раза быстрее (1450 м/с), что ближе к звукопроводности металлической струны. Кроме того, нужно учитывать, что в прослойках перепалда плотности и температуры рассеивание звука в пространстве уменьшается, а скорость и дальность его распространения по обра-

зующемуся таким образом волноводу сильно возрастает*. Возможность более тонкой биохимической коммуникации обеспечивает именно вода.

Свойства воды как растворителя имеют прямое отношение к специфике эколого-биохимических взаимодействий в водных биоценозах. Именно вода обеспечивает возможность более тонкой биохимической коммуникации, чем в менее устойчивой воздушной среде. Выделяемые гидробионтами экзометаболиты обладают самым разнообразным действием, способны ингибировать и стимулировать процессы жизнедеятельности как отдельных особей, так и целых популяций, включая экзогормональную регуляцию роста и дифференциации клеток в онтогенезе. Множество веществ могут воздействовать непосредственно на рецепторы живущих в воде организмов, т. е. выполнять информационную, сенсорную функцию. Такими «запаховыми» сигналами управляет поведение лососевых рыб, когда они направляются из морей и океанов на нерест в верховья рек в свои «родные» водоемы, которые они покинули еще мальками. Специфический запаховый сигнал водоема создается ни чем иным, как метаболитами его растений и немигрирующих рыб. Пресноводные хищные рыбы, например сом, воспринимают своими хеморецепторами ничтожные концентрации метаболитов, выделяемые их жертвами — карасями и карпами в окружающую воду, и таким образом отслеживают их. В свою очередь, «добыча» — карась и пескарь — избегают встреч с сомом и щукой благодаря той же хеморецепции, улавливая растворенный в воде «запах» этих хищников в ничтожных концентрациях. Значение подобной рецепции животных тем более важно, что даже на небольшой глубине у большинства рыб граница резкого видения, несмотря на оптическую способность их глаз видеть четко, лежит в пределах 0,1—5 см.

Сигналом настоящего «бегства» для ряда морских организмов являются вещества, выделяемые морскими звездами астриасами. Морские млекопитающие выделяют через кожу вещества, которые являются «фактором тревоги» для рыб. Оказалось, что одним из активных веществ этого фактора является аминокислота L-серин, которая даже в совершенно ничтожных следовых концентрациях изменяет поведение рыб. У актинии *Anthopteura elegantissima* феромоном тревоги является бетаин, который выделяется при повреждении, воспринимается соседними актиниями и вызывает у них смыкание щупалец.

В жизненном цикле водорослей при слиянии двух гаплоидных клеток важную роль играет привлечение их друг к другу с помощью химических веществ — феромонов. Структура таких сигнальных веществ установлена у многих водорослей. Так, несколько видов ламинариевых водорослей выделяют половой феромон ланоксириин. Половые аттрактанты выделяют в воду самки креветок *Leander serratus* и крабов *Carcinus maenas* и другие ракообразные, привлекая таким образом самцов. Интересно, что мальки некоторых рыб умуд-

* Со всем этим связаны и успехи дальней и точной гидрофоники, а также эхолокации в океане, позволяющие выявлять даже видовую принадлежность, скорость и направление движения стай не только рыб, но и рачков в океане, а также составлять точнейшие карты рельефа дна, в том числе и в глубинных рифтах.

ряются выделять специальные вещества, улавливаемые хеморецепторами взрослых рыб, и стимулировать их заботиться о потомстве. Не удивительно после всего вышесказанного, что метаболиты образуют долго сохраняющиеся и протяженные следы миграционных путей морских млекопитающих китов и дельфинов. Эти следы образуют как бы дорожку в толще воды, которая служит ориентиром для животных.

Помимо информационной функции, многие метаболиты гидробионтов включаются в пищевые цепи, т. е. выполняют трофическую функцию. Среди пищевых метаболитов водорослей — полисахариды, пептиды, витамины, органические кислоты. Они могут утилизироваться в процессах жизнедеятельности других организмов, соседствующих с ними в этих гидроценозах. В свою очередь, водоросли используют пищевые метаболиты сопутствующих организмов и в большой степени бактерий. При этом метаболиты бактерий могут влиять на длинную трофическую цепь и на более высокие трофические уровни.

Метаболиты гидробионтов могут выступать как экзогормоны, регулирующие рост, размножение и даже онтогенетическую дифференцировку других организмов. Метаболиты, выполняющие подобную функцию, встречаются у растущих головастиков, которые выделяют в воду довольно стойкие вещества, задерживающие рост других головастиков. Многощетинковые черви выделяют в воду вещества, стимулирующие созревание гамет у противоположного пола. Водоросли, в частности хлорелла, выделяют метаболиты, которые тормозят рост некоторых бактерий и способны к аутоингибированию, т. е. тормозят рост свежих посевов этой же водоросли. Широко распространено у водорослей и межвидовое ингибирование, опосредованное выделяемыми метаболитами. Синезеленые водоросли выделяют вещества, тормозящие развитие зародышей амфибий.

Экзометаболиты токсического антагонистического действия используются гидробионтами для борьбы с противодействующими формами, для удержания ареала в биоценозе. Среди них — токсины паралитического и диарретического действия, нейротоксины. В общем, это ценный арсенал «биологического оружия». Огромно число антибиотических метаболитов, выделяемых водорослями и губками. Все эти вещества, как правило, обладают широким спектром действия и влияют на самые различные организмы.

Наиболее сильными токсинами обладают синезеленые водоросли, и среди них *Microcystis aeruginosa*. Один из двух водорастворимых токсинов этой водоросли выделяется сопутствующими бактериями, а другой образуется в процессах биосинтеза в клетках водорослей и представляет собой циклический полипептид, содержащий семь аминокислот. Вырабатываемый *Chlorella pyrenoidosa* хлореллин является смесью высших жирных кислот и обладает сильным антибактериальным действием. У некоторых моллюсков обнаружен яд сакситоксин, высокотоксичный для позвоночных.

Сказанное выше об экзометаболитах гидробионтов еще раз подчеркивает их роль как экологических хемомедиаторов, выполняющих самые разнообразные информационные, регуляторные и трофические функции. Эти эколого-биохимические взаимодействия настолько важ-

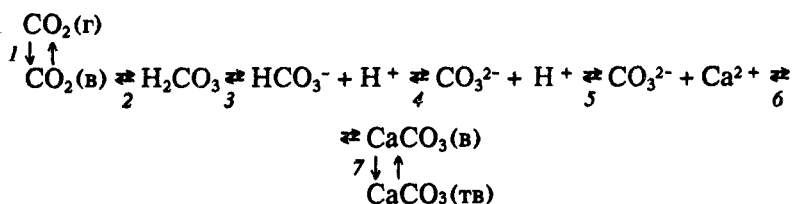
ны, что, конечно, должны учитываться при антропогенном поступлении веществ в воду (вплоть до пота людей) как возможные агенты блокировки и прерывания информационных сетей биоценозов в воде, как ни в каких других экосистемах связывающих их в единое целое.

Подводные невзгоды, естественно, связаны в первую очередь с газами, часто удушающими, и с ионами, которых в пресных водоемах, как говорится, «то недосол, то пересол».

Газы распространяются в воде посредством диффузии в 320 раз медленнее, чем в воздухе, а водные ветры — течения, как правило, на порядок медленнее и ближе замирающие, чем воздушные потоки. Распространение движений в глубину измеряется лишь в океанах десятками метров, в озерах же чаще всего лишь дециметрами, так что даже небольшое нарушение водоциркуляции может оказываться для гидробионтов молниеносно губительным. Поэтому же выравнивание содержания газов не только по вертикали, но и по горизонтали происходит слабо, создавая и поддерживая на определенных глубинах избыток одних и недостаток других.

Сероводород и метан в избытке (даже небольшом) особо опасны, тем более, что производятся они в основном на глубине, где и застаиваются. Сероводород производится гнилостными сульфатредуцирующими бактериями. Они встречаются в основном в сероводородном иле в условиях анаэробного разложения органических веществ. Сероводородные бактерии приспособились использовать продукты неполного разложения углеводов (жирные кислоты, спирты, водород и др.). По данным Г. Ш. Шлегеля [1987], загрязненные воды содержат от 10^4 до 10^6 сульфатредуцирующих бактерий на 1 мл, а сероводородный ил — до 10^7 . Именно эти бактерии считают ответственными за образование большого количества сероводорода в глубинных слоях (более 200 м) Черного моря. В некоторых озерах в застойный сезон без вертикальных токов эти бактерии могут создавать концентрацию сероводорода до 780 мл/л, в то время как для большинства гидробионтов смертельная доза измеряется первыми десятками миллилитров. Во многих местах сероводород пропитывает грунты, делая их черными. Помимо прямого действия губительно сказывается и косвенное, так как легко окисляясь, он, при как будто бы спасительном для глубинных животных перемешивания вод с помощью серных, пурпурных и некоторых зеленых бактерий, легко изводит на свое окисление и без того дефицитный для гидробионтов свободный кислород. Установлено, что большинство имеющихся месторождений серы имеют не вулканическое происхождение и являются отложениями биогенной серы прошлых геологических эпох.

При растворении в воде диоксида углерода (из атмосферы или выделяемого при дыхании организмов) образуется угольная кислота, которая диссоциирует на ионы водорода H^+ , гидрокарбоната HCO_3^- и карбоната CO_3^{2-} . Последние могут выпасть в осадок в виде $CaCO_3$, если уровень концентрации кальция и карбоната будет выше некоторого предела — произведения растворимости. Таким образом, карбонатная система природных вод оказывается сложной совокупностью ряда отдельных этапов, отраженных на схеме:



Этап 1 выделяет динамическое адсорбционно-гидратационное равновесие газообразной (г) и растворенной (в) форм CO_2 . Этапы (2—4) отражают последовательную диссоциацию H_2CO_3 в воде. При обычной кислотности в природных водах преобладают HCO_3^- , что сдерживает связывание Ca^{2+} на этапе 6, а затем и выведение CaCO_3 (тв) в осадок на этапе 7. Взаимосвязь равновесий (1—7) приводит к тому, что изменения, происходящие на отдельных этапах, компенсируются другими формами. Так, прирост в воде CO_2 (например, в результате преобладания дыхания над фотосинтезом) снижает pH, уменьшает концентрацию CO_3^{2-} и способствует растворению отложений CaCO_3 . И наоборот, при уменьшении концентрации CO_2 (например, при активном фотосинтезе) pH сдвигается в щелочную область, доля CO_3^{2-} растет, а избыток Ca^{2+} выводится в осадок.

Метан (CH_4) — тоже ядовитый, чаще образующийся в затопленных водоемах продукт бактериального анаэробного разложения клетчатки. Интересно, что окисляется он особыми бактериями, действующими только при малых дозах кислорода (до 1 мг/л). Очевидно, что нарушения режимов стока, снижающих насыщение вод кислородом, еще не действуя сами по себе, могут неожиданно из глубины водоемов выводить на авансцену эти почти что боевые отравляющие вещества. Запасы метана весьма значительны. Проведенные подсчеты позволяют Г. Шлегелю [1987] заключить, что углерод, поступающий в результате минерализации органического спада в виде CO_2 в атмосферу, сначала попадает туда в виде метана и лишь затем превращается под воздействием гидроксильных радикалов в CO , а потом в CO_2 . Метан особенно интенсивно образуется в экосистемах тундр, болот (недаром у него есть еще название болотного газа), рисовых полей, лиманов, маршей, эстуарий и т. д. Не менее интересно отметить, что он образуется и в рубцовом отделе желудка 10 видов жвачных животных.

Углекислота занимает особое положение. Углекислый газ растворяется в воде в количестве, в 35 раз большем, чем кислород, в атмосфере же его в 700 раз меньше. Основным резервуаром углекислого газа являются воды Мирового океана, так как в них растворено от 40 до 50 см^3 газа/л, тогда как в пресной воде его 0,5 см^3 /л при температуре 0 °C и 0,2 см^3 /л при температуре 24 °C. В отличие от растений углекислота для животных в повышенной концентрации смертельна, именно это проявляется в некоторых мертвых углекислых родниках. К счастью, здесь есть два спасительных обстоятельства. Во-первых, углекислота, имеющая особо высокую концентрацию внутри самих животных (за счет дыхания их тканей) легко диффундирует наружу даже через панцирные покровы. Во-вторых, избыток

углекислоты в воде быстро связывается Са в карбонаты и в этой форме выпадает на дно. В общем, биокосное тело природной пресной воды в этом случае выступает подобно и почвенным растворам как авторегуляторная буферная система такого типа. Видимо, она допускает ограниченное, но искусное стимулирование.

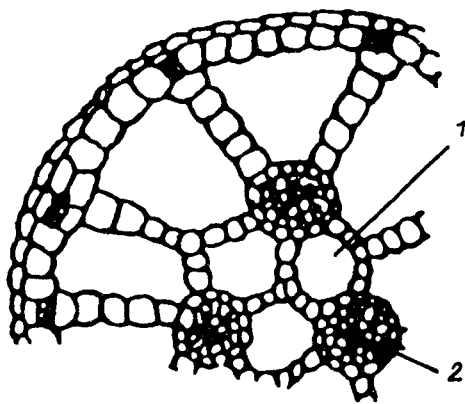
К и с л о р о д — наиболее острая проблема для биоты в воде. Благодаря слабости диффузии в воду, в том числе и при низких температурах, его оказывается в ней даже у поверхности в 25 раз меньше, чем в воздухе (10,29 мл/л, а в соленых водах даже 7,7). Его растворимость в морской воде 80 % от растворимости в пресной. При нагреве воды всего до 15 °С, в связи с уменьшением растворимости газов, O₂ уже и в 400 с лишним раз меньше, чем в прилежащей к воде атмосфере.

В этих условиях диффузия кислорода внутрь тканей организмов делается постоянной проблемой. Отметим, что для некоторых видов, держащихся стаями или даже группами всего в несколько особей, разгон их компании или просто частое вспугивание животных ведет к резкому росту потребляемого количества кислорода, а следовательно, ускоряет гибель от асфиксии, на грани которой они могут находиться. Нужно помнить: рачок в пруду — это не стрекоза на его берегу. Вспугни и она увеличит темп дыхания, улетая вдаль. Не зря в озерах и реках, в отличие от моря, много эволюционно вторично-водных форм, живущих за счет кислорода, запасаемого при выныривании, как у тюленей. Некоторые делают это, оставаясь под зеркалом вод, но постоянно выставляя наверх дыхательные трубочки с несмачиваемыми краями и начинающимися большей частью на заднем конце тела. То же можно сказать и о многих других растениях, например, кувшинках, у которых масса устьиц лежит на верхней поверхности надводных, в том числе широких плавающих листьев. Здесь число устьиц в несколько раз превышает таковое у наземных растений и достигает 1300 шт./мм², а весь стебель пронизан воздухоносными сосудами (рис. 46). Отметим, что некоторые насекомые, например, личинки жуков-радужниц (*Lacea*) селятся именно в них, наконец, личинки стрекоз часто запутываются в нитчатую массу водорослей и дышат выделяющимся ими кислородом.

Дефицит кислорода в любом водоеме вызывает дилемму для полных гидробионтов: или иметь большую удельную поверхность, т. е. быть мелкими как планктонты (или, как иногда грубовато пишут, планктеры) или иметь движители, способные в одних случаях еще при малых размерах тела обновлять воду возле себя (таковы разные фильтраторы), а в других — достаточно быстро продвигать само тело из одной порции воды в другую (таковы быстро плавающие нектонты, или нектеры). Нектичность оказывается подчас единственным спасением и для одноклеточных гидробионтов, к тому же наделенных и мощным для них реснитчатым фильтративным аппаратом. Таковы сидячие похожие на инфузории сувойки, которые при недостатке кислорода отделяются от субстрата и преобразуются в быстро плавающего рыбообразного реснитчатого одноклеточного нектонта — охотника за кислородом. Это проявляется и у водных макрофитов, тянущихся вверх через несколько слоев воды и колышимых даже легким движе-

Рис. 46. Поперечный срез листа кувшинки.

1 — большие воздушные полости; 2 — проводящий пучок.



нием волн. Макрофиты, в том числе и крупные, в большинстве случаев имеют длинное плоское тело, т. е. с малым расстоянием его внутренних точек от его поверхности, что облегчает использование кислорода*. Так кислородная проблема объясняет характерную черту водной жизни — четкую

разделенность на крупных и мелких, блуждающих (гр. *planctos* — блуждающий) и несущихся в воде (гр. *necton* — плавающее), что в значительной степени определяет специфику трофических отношений в биогидроценозах по сравнению с в общем-то атмосферными биогеоценозами.

Прозрачность воды, как ни странно может это показаться, влияет на возможность газообмена животных, одноклеточных растений. Жизнь в насквозь прозрачной воде без щелей и других укрытий, как в почвах, незащищена и вызывает необходимость защищающего от врагов уплотнения покровов, что связано одновременно и с необходимостью осморегуляции, о чем мы еще скажем. Это же в свою очередь понятным образом обостряет трагедию снабжения внутреннего пространства организмов кислородом. Выход находится в образовании сильно ветвистых или пористых жабр, к тому же располагающихся обычно на постояннодвигающихся частях тела у раков, под жаберными крышками у рыб, из-под которых вытекает вода, попадающая в рот уже просто при плавании. У крупных водных растений этому соответствует характерная расчлененность листьев. Конечно, покровы жабр приобретают повышенную проницаемость, в том числе и для ионных растворов, и для частиц взвесей. В этом проявляется страшная уязвимость гидробионтов от малых доз ксенобиотиков и биоцидов, а это значит, что начинают разрушаться трофические сети биогидроценозов, а с ними и биопродуктивности, в том числе и рыб. Между тем это самоочевидное обстоятельство убежденно игнорируется теми, кто узаконивает медицинско-ветеринарные предельно допустимые концентрации загрязнителей (ПДК) на том основании, видимо, что не какие-то там рачки или коловратки, а человек есть мера всех вещей, в том числе биосферы, таков «инженерный гуманизм» наших дней.

Между тем человеку совсем нетрудно прийти на помощь гидробионтам (в том числе и прокормителям рыб) по части их кислородного голодания, например, с помощью маленьких водопадов и даже фонта-

* Малоподвижные крупные формы в основном длинны и тонки, и особенно растягиваются при снижении количества кислорода.

нов или своеобразных компрессоров, подобно тем, что работают в аквариумах. Все это просто и красиво, и именно спасает мир, в том числе и малозримый подводный.

Концентрация солей в воде, как известно, путем осмоса определяет и импорт, и экспорт в организм через его оболочки как самой воды, так и физиологически необходимых ионов. Главное здесь — постоянство поддержания их концентрации в протоплазме, крови и пр. Естественно, что в море, где солей почти всюду и всегда одно и то же количество, в этом отношении особых проблем нет. Для защиты от всевозможного «засоления» или «опреснения» соков тела (после жарких или, наоборот, дождливых дней) оказываются почти, а иногда и вполне достаточными и несколько уплотненные покровы, остальные же осморегуляторные (в то же время и выделительные) органы повседневно могут играть почти вспомогательную роль. Недаром 9/10 этапов эволюции животных прошли именно в море.

Что касается растений, то у них концентрация соков и осмотическое давление выше, чем в окружающей морской воде, что обеспечивает тургор тканей. Как раз избыточному обводнению противостоит тургорное давление. Т. Г. Горышина [1979] отмечает интересные особенности морских водорослей, одни и те же виды которых, обитая в условиях различной солености воды, имеют разную концентрацию клеточного сока. Однако превышение ее над концентрацией морской воды примерно одинаково. Кроме того, большинство растительных гидробионтов обладают способностью выделять большое количество слизистых веществ (порой до 300 % от собственной массы, как у некоторых синезеленых водорослей). Обычно это гетерогенные полисахариды, составляющие от 15 до 90 % всего ассимилированного углерода. Многие морские травы выделяют сахара, входящие в состав матрикса клеточной стенки или слизистых оберток, влагалищ, слизистых стебельков (как у морской водоросли гомфонемы), в состав фибрилл таких морских водорослей, как циклотелла, талласиозира и др. Все эти выделения способствуют при прочих функциональных нагрузках, лежащих на них, еще и осморегуляции.

Совсем иное дело в пресных водах. Здесь по законам физической химии ионы солей как бы рвутся покинуть тело, а пресная вода даже смертельна для гидробионтов: у речного рака при 0,05 мм, а у улиток уже при 0,2—0,4 мм осмотического давления. В такой ситуации покровы могут лишь символически участвовать в барьерной функции, оставаясь, правда, единственным средством осмотической обороны, например у икринок, в том числе и за счет ослизнения их. Определяющую роль играют особые и, нужно сказать, энергоемкие процессы, обеспечивающие постоянство внутреннего осмотического давления от 0,5 до 1 мм и возврат ионов (особыми формами захвата) и, наконец, замену их специфическими агентами поддержания внутреннего осмотического давления, по величине напоминающего таковое в морской воде. Даже раки, приобретшие эволюционно лишь остаточную выделительную систему в виде одной пары специальных желез в своих члестях, снижают с их помощью содержание солей в своей моче по сравнению с кровью, точнее с гемолимфой, почти в 10 раз, делая последнюю лишь в 4 раза соленее воды. Гипотоничность (лучше ска-

зять, водянистость) мочи сильнее выражена у рыб, обладающих настоящими почками. Если в лабиринтной (осаждающей) части почки концентрация солей на 7 % больше, чем в крови, то в выводной части уже на 54 ниже, чем в ней же, а в мочевом пузыре даже на 95 %. Водянистость мочи естественно обеспечивает и постоянную откачку воды из тела. У Protozoa, из водорослей у хламидомонад, эвглен внутри клеток есть особые водооткачивающие пульсирующие вакуоли, об интенсивности работы которых мы уже говорили. Сказанное в частности объясняет, почему проникновение морских форм в реки и озера и ныне, и в масштабе миллиардов лет оказывается очень трудным. Незримый осмотический барьер, иногда залегающий в водной массе одного водоема, оказывается менее преодолимым, чем даже барьер на пути из воды на сушу (имея в виду, конечно, смачиваемую). Тем более это относится к проникновению из воздушной среды, у обитателей которой вырабатываются строго работающие механизмы поддержания постоянства в теле количества солей и H_2O . Например, с помощью особых выделительных органов — мальпигиевых сосудов, свойственных большинству членистоногих кроме ракообразных. Недаром такой большой процент обитателей в пресных водах составляют эволюционно вторично-водные насекомые, несмотря на то, что им при этом приходится сильно видоизменять свою дыхательную систему.

Для дополнительного к получаемому с пищей количеству ионов, способному перекрыть их отток, еще служат тончайшие покровы тех же жабер, а у личинок некоторых комаров и специальные бугорки на покровах.

Наконец, для поддержания постоянства осмотического давления в заменяющей у них обычную кровь смешанной, т. е. в гемолимфе насекомых и некоторых раков, используют крупные, а потому, по-видимому, легче удерживаемые молекулы аминокислот, которые удовлетворяют соответствующую потребность на 60—70 %, оставляя лишь 30—40 % на долю хлоридов. Это активный механизм, так как при снижении солености у одной и той же особи количество таких молекул возрастает.

Все сказанное о подводных невзгодах показывает, что жизнь гидробионтов буквально висит на волоске из-за непостоянства подвижно-равновесного физико-химического состояния биокосного тела природных вод, особенно пресных, в том числе и в связи с сильной обусловленностью его в озерах и реках событиями в катенных сериях биогеоценозов их водосборных бассейнов.

Важнейшие общие особенности функционирования пресноводных биогеоценозов в первую очередь проявляются в стоячих водоемах. Их биогидроценозы возникают, можно сказать, молниеносно и жизнь в них бьется очень напряженно. Как-то после нескольких дождливых дней мы поднимались на знаменитый потухший вулкан Арагац и на высоте более 3000 м заметили, как на фоне неба вздрагивают гребешки туфовых скал. Оказалось, что в кавернах этой ноздреватой породы образовались озерки, где с чашку, где с ложку. Они все были уже затянuty покрывалами, плотно сотканными из зеленых нитчатых водорослей (видимо, улотриков, хормидиумов). Под ними же, используя одноклеточные водоросли, роями прыгали, заставляя своими

головками пульсировать покрывала, ветвистоусые рачки-дафнии. Вспомним и о водорослях и рачках так называемых водных глазков, в кавернах гранитных скал пустынь, о которых мы уже писали.

Свет в водоемах с глубиной слабее, но его еще хватает, чтобы макрофиты могли почти всегда расти с глубины около 1 м, а одноклеточные водоросли образовать зеленую завесу до глубины 10—15 м. Однако вода значительно быстрее, чем атмосфера, снижает реакцию. Длинноволновые тепловые лучи (желтые, оранжевые, красные) с длиной волны от 550 до 760 нм поглощаются уже в первых миллиметрах водной глади, инфракрасные — в первых сантиметрах толщи воды. Ультрафиолетовые лучи проникают на глубину от нескольких дециметров до метра. Фотосинтетически активная радиация (ФАР) с длиной волны около 500 нм проникает до больших глубин, где царит в море сине-зеленый, сумеречный свет. Много причин обуславливают световой режим водоемов. Прежде всего сама толща воды поглощает радиацию, много теряется радиации при прохождении ее через планктон, детрит, взвеси. В мутных проточных водах [Лахер, 1978] уже на глубине 50 см количество света может уменьшиться до 78 %, т. е. до такой же величины, как и под пологом елового леса. Альбедо (отражательная способность) сильно снижает радиацию: так, гладкая водная поверхность отражает 6 % падающего света, а при сильном волнении — около 10 %. Фотосинтез в основном происходит в области излучений в 380—680 нм, т. е. в красных и оранжевых лучах. На втором месте стоят УФЛ (300—500 нм), т. е. фиолетовые, синие, голубые. Известно, что с глубиной прежде всего исчезают красные лучи, на глубине 10 м их всего 2—2,5 %. Конечно же, адаптации у фитогидробиионтов к свету вырабатывались многоплановые. Это и большой набор фотосинтезирующих пигментов (их у водорослей более 5), каждый из которых работает в своем спектре света, да еще может стимулировать работу другого. Это имеет большой экологический смысл и позволяет водорослям расти на разных глубинах, определяя их ярусное распределение и снижая конкуренцию за свет. Кроме этого водоросли способны изменять концентрацию хлорофилла: при увеличении интенсивности освещения в 20 раз хлорелла увеличивает концентрацию хлорофилла в 10 раз. Аналогичные адаптации отмечены и у высших растений. Могут перестраиваться скорости энзиматических процессов, сопровождающиеся сохранением концентрации пигмента в клетке. Это отмечено особенно для диатомовых водорослей, из зеленых известно для сценедесмуса и других водорослей. В регуляцию фотосинтеза могут включаться газовые вакуоли клетки водорослей, как бы экранируя падающие лучи. Может изменяться кутикула, утолщаться клеточная стенка, изменяться эпидермис, ультраструктура мембран хлоропластов. Перечислять можно долго. В итоге КПД фотосинтеза у водорослей оказывается в 10 раз выше, чем у наземных растений.

Отношение фитопродукции к фитомассе у одноклеточных водорослей может измеряться сотнями процентов, а у макрофитов быть порядка такового у степных трав (около 8—10 т/(га·год)), так как древесины у них тоже нет. Если принять за основу данные Международной биологической программы, то в океане отношение годовой про-

дукции фитомассы к общим ее запасам составляет около 300, а на суше это отношение равно 0,07. В итоге скорость ежегодного воспроизводства биомассы фитопланктона в 4300 раз больше, чем на суше. Это объясняется огромной скоростью регенерации одноклеточных водорослей фитопланктона. Велик этот показатель и у консументов первого-второго порядков, так как вследствие кислородной проблемы они в основном мелкие, а следовательно, короткоживущие и могут давать несколько поколений даже в короткое лето лесной зоны. Все это лежит в основе актуальной для нас биопродукции водоемов в виде уловов рыбы даже в малом, но здоровом пруду. Так что повышенная биопродуктивность биогидроценозов не может вызывать сомнения у любого человека, тем более, что, как мы отмечали, именно эта продуктивность озер и рек «подняла на своих плечах» целые особые цивилизации, в основном рыболовные, на всех континентах.

Главная и притом биогеосистемная причина большой продуктивности континентальных водоемов, а особенно озер и прудов, состоит в том, что в них со всех сторон сходится много стоково-геохимических катен, с большей площади которых биогидроценозы собирают в свою сравнительно малую акваторию обильную разнообразную биохимическую дань в виде N, P, K и того, что становится РОВ, и даже сами крупные растительные остатки. По-видимому, всякий видел дно, установленное принесенными ветром листьями. Именно эти не местные (автохтонные), аллохтонные вещества и определяют статус плодородия озерного биогидроценоза, как предельно зависимого в понятии биогеохимии. Нужно только помнить, что зависимость эта чревата концентрацией малых нарушений соответствующих режимов, рассеянных по всему водосборному бассейну. В шутку можно сказать: «Хочешь иметь уху — береги сушу».

Между тем для развития внутренней дифференциации и собственного круговорота веществ существует и важный лимитирующий фактор, на этот раз автохтонный, это недостаток кислорода, быстро нарастающий с глубиной. У дна его большей частью так мало, что только микроаэробные бактерии минерализуют, а следовательно, и возвращают в воду необходимые для водных растений органогены лишь в очень малой степени. Воистину, что на дно упало, то пропало. Спасительную роль здесь играют бентосные животные, перерывающие и тем аэрирующие ил. Есть и другие индивидуальные для разных озер аэрирующие факторы. Но в принципе картина именно такова. Ничего не поделаешь — систем, физико-химически подобных почвам, их поглощающим комплексам и восходяще-нисходящим потокам вод, обеспечивающим возвращение сторицею всего того, что в почву попало, в озерах нет, тем важнее невосприимчивость почв на берегах.

БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ОЗЕРНЫХ БИОГИДРОЦЕНОЗОВ

Рассмотрим вкратце биомассово-продукционную энергетическую модель, а трофико-динамическую, как это мы делали и для лесов, совместим с вертикально-ярусной.

ОСОБЕННОСТИ БИОМАССОВО-ПРОДУКЦИОННЫХ МОДЕЛЕЙ ОЗЕР*

Биомасса растений в озерах средней тайги европейской России (имеется в виду в основном фитопланктон) примерно в 7 раз меньше, чем зеленая масса местных лесов и составляет в столбе воды до 15 м (что примерно соответствует высоте крон) — 12 т/га акватории. В то же время отношение ежегодной продукции к фитомассе в озере примерно в 27 раз больше, достигая 80-кратности за год (при 0,7—0,9 за один летний день) [Китаев, 1984]. При такой возобновляемости не должна вызывать удивления в общем-то обычная для биогидроценозов картина превышения зоомассы поедателей фитопланктона-зоопланктона массы поедаемых одноклеточных водорослей в 1,5 раза, что эта масса тоже возобновляется за сезон, соответствуя всего 1/2 фитопродукции. С использованием фитопродукции косвенно связан зообентос дна, имеющий массу примерно вдвое меньшую, чем зоопланктон, с продуктивностью гораздо более низкой, чем у последнего. И все же те и другие консументы вместе имеют биомассу почти в 2,5 раза большую, чем у их потенциальных прокормителей, что совершенно не свойственно наземным биогеоценозам и связано с очень высокой оборачиваемостью (Р/В) озерной фитомассы.

В массе консументов особого внимания заслуживают таковые второго порядка, т. е. большинство рыб (редко являющихся здесь фитофагами). Их биомасса составляет всегда менее 1/20 суммарной биомассы зоопланктона и всего бентоса. Продукция же продуцентов составляет к их биомассе едва 1,2, а по отношению к фитопродукции — менее 0,2, т. е. примерно в 3 раза меньше, чем зоопланктона и бентоса по отдельности. Вся же зоомасса озер в таежной зоне приближается к 300 т/га, что примерно втрое больше, чем в окружающих лесах. Это, конечно, могло бы обеспечивать великолепную деstrukцию, если бы в отличие от лесных почв не сказывался так сильно недостаток кислорода, гасящий соответствующие процессы, и фоссилизация мортмассы (в том числе и животных).

Природно-зональный аспект продуктивности озер. Именно лесные озера отличаются наибольшей насыщенностью своей трофической пирамиды. Так, например, в тундровых озерах фитомасса раз в 20 меньше, правда, при соотношении Р/В лишь немного меньшем. Столь же меньше и масса зоопланктона, а вот бентоса — только в 12 раз. Видимо, за счет этого отношение суммы зоопланктона и бентоса, а также и масса рыб (ихтиомасса) вдвое меньше в пользу первых, хотя абсолютная величина ихтиомассы и не больше. Недаром рыболовные культуры свойственны более северным водам. Интересно, что по рыбности и по некоторым другим показателям биомасс и продукции снижение прослеживается и к югу лесной зоны.

Из сказанного следует, что наиболее богатые и устойчивые озерные биогидроценозы как бы тяготеют в Западной Сибири и в евро-

* В этом плане озера поштучно изучены полнее, чем какие-либо другие биогеосистемы мира и самыми утонченными методами (что стимулируется прямой заинтересованностью человека в продукции рыбы и облегчено простой отцеживаемостью биоты воды), но, может быть, поэтому количественные сведения отличаются порядочным разном и дискуссионностью, а обобщенные схемы в самых основательных руководствах отсутствуют. Поэтому приводимые нами данные носят порядковый характер.

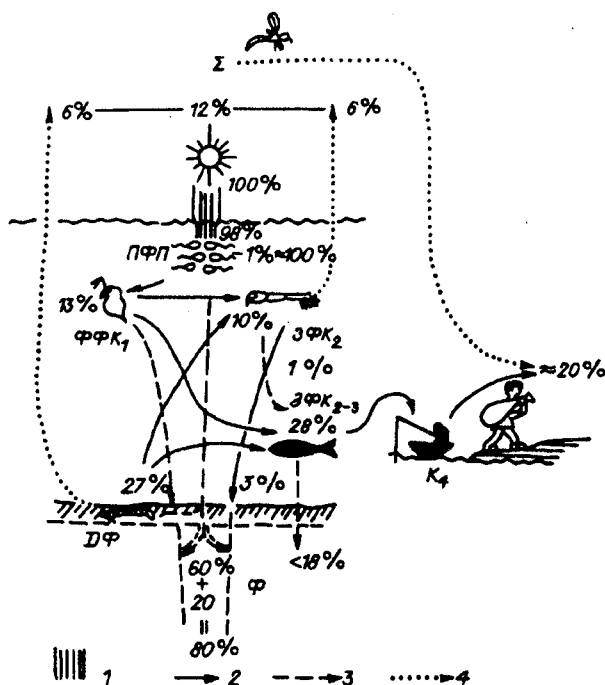


Рис. 47. Упрощенная схема энергопотоков в небольшом озере.

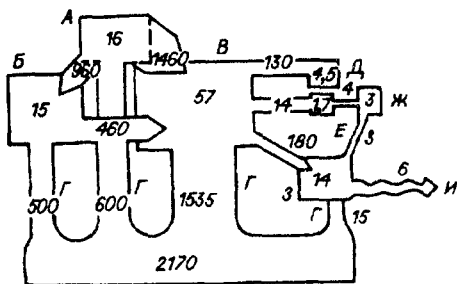
1 — поток солнечной энергии; 2 — переход энергии с пищей; 3 — опад отмершего; 4 — вылет взрослых насекомых из воды. ПФП — продукция фитопродукторов; ФФ — фитофаги консументы 1-го порядка; ДФ — детритофаги; ЗФК₁, ЗФК₂ — зоофаги — консументы 2 и 3-го порядков; Ф — фотосинтез и переход в осадочные отложения. Пояснение: 1 % усвоенной ПФП принимается за 100 %.

пейской России к средне-северной тайге в полосе 58—62° с. ш. и приурочены к ближним окрестностям или к самым возвышенностям, таким, как в первом случае Сибирские увалы и во втором — Северные увалы и южный край возвышенностей Балтийской гряды в Карелии, а также Валдайская возвышенность. Западнее эта полоса с несколько выраженными (из рассматриваемых) чертами озер отклоняется к югу (до 54° с. ш.), сохраняя связь с Балтийской грядой и образуя Поозерья восточных окраин Прибалтики и северо-восточной Польши. Существенно для всей гидросети, что именно в означенной полосе берут начало большинство рек, стекающих далее как на север, так и на юг. Все это достаточно хорошо отмечается на любой физико-географической карте, начиная с масштаба 1 : 8 000 000.

Энергетические модели. Начнем с упрощенной для малого водоема, но очень показательной именно для биоты пресных вод (рис. 47). Фитопланктон связывает около 1 % поступающей солнечной энергии, которая для удобства дальнейшего рассмотрения потока принимается за 100 %. Почти 90 % этой энергии с отмирающими фитопланктонами падает на дно. Из них 27 %, потребляемые живущими в илу личинками комаров семейства Chironomidae, известных как мотыль и имеющих в крови, точнее в гемолимфе, гемоглобин и потому способных жить при остром недостатке кислорода. Бактерии используют

Рис. 48. Схема трансформации веществ и энергии в проточном оз. Дальнем на Камчатке (по: [Крохин, 1969; цит. по Константинову, 1979]).

В «квадратиках» — содержание энергии в моментальной биомассе, ккал/м³; в «мостиках» — передача энергии за год. А — фитопланктон; Б — все бактерии; В — планктон и бактериофильтраторы; Г — их опад на дно; Д — хищный зоопланктон. Рыбы: Е — корюшка, Ж — голец, З — молодь красных проходных рыб, И — их сток по реке в море.



опад в этих условиях очень мало, поэтому около 60 % энергии первичной продукции из круговорота веществ исключается, захоранивается новыми порциями ила и фоссилизуется. Если приблизительно учесть еще и опад от самих животных гидробионтов, то доля только одной фоссилизации может считаться около 80 %.

Лишь 13 % энергии фитопланктона перехватывается в толще воды его потребителями — мелкими рачками (Cladocera, Copepoda), дающими корм хищным насекомым, отчасти потребляющим и донных хирономид. Закончив развитие, эти хищники вылетают из водоема, что проделывают и упоминавшиеся хирономиды. Таким образом, при индивидуальном развитии вместе с летом взрослых стадий в сумму в почву уходит около 12 % энергии, первоначально связанной фитопланктоном*.

Рыбы из разных видов корма сосредоточивают в себе примерно столько же энергии, что и хирономиды, причем примерно 1/4 ее может вылавливать и отправлять на сушу человек. Так что общий возврат навстречу стоку на сушу может приближаться к 20 %, а фоссилизации — к 80 %. Это лишний раз показывает, насколько биогеоценоз небольшого озера зависит от биоценотического окружения суши и составляет всего лишь частную его деталь.

Теперь стоит остановиться на наиболее полной, но сильно обобщенной модели оз. Дальнее на Камчатке (рис. 48), в которой видна роль бактерий и показана связь со стоком в море. Трудность восприятия этой модели состоит в том, что биомасса моментальна, а ее прирост в ней не показан, как и переход энергии за год с учетом последней, а также не выделен бентос. Зато интересно то, что показано использование энергии бактериями планктона — иными фильтраторами.

На схеме видно, как много уходит на дно и как мало утекает в море**, да и то на откорм возвращающихся в море проходных рыб. В озере же большой биомассой нерестящихся особей, отложив икру, они погибают и своими трупами подкармливают местных бактерий. За

* Нужно, однако, выяснить, какая часть из них погибает все же в водоеме во время короткого возвращения к нему для яйцекладки.

** Это только с рыбами. Авторы не приводили данных о биостоке в широком смысле слова — сносе водой и бактерий, и фито- и зоопланктонтов, да и многих бентонтов, что характерно для проточных озер и на чем выше мы еще будем иметь возможность остановиться.

счет деструкционной работы последних идет подкармливание элементами-органогенами и местного фитопланктона. Причем и то и другое возрождает кормовую базу для следующего поколения той же проходной краснорыбцы. Итак, мы видим, что сток, в том числе биосток и, что особенно важно, миграционный антисток веществ (по его направлению) могут поддерживать энергетический баланс системы водоемов, причем канализировано, а не сильным рассеиванием, как на суше.

Вода как биокосное тело. Картина, отраженная в рассмотренных моделях, страдает биоценотической неполнотой, так как в ней вода выступает в основном не как биокосное тело, а более как среда, удобная для жизнедеятельности популяций. Поэтому она требует специальных замечаний.

Природная озерная вода как биокосное тело в известном смысле биогенна даже в большей мере, чем почва. Начнем с того, что водная масса имеет не только атмосферный, как эта последняя, но и свой внутренний источник кислорода, производимого в ней самой и в основном даже не у самой ее поверхности живущими внутри нее водорослями. Приток кислорода от этого источника вполне соизмерим с таковым из атмосферы и может превосходить его даже вдвое, достигая 33,2 мг/м акватории, что особенно резко проявляется в водоемах, богатых органогенами. Конечно, вблизи этого источника усиливаются процессы окисления минеральных веществ, в то же время как в глубине влажных почв скорее развиваются восстановительные процессы.

Естественно, что с этим источником связана и активизация процессов разложения органики аэробными микроорганизмами, причем в значительной мере (более чем на 40 %) планктонными, чем бентонными, так как на дне такой источник кислорода как минимум ослаблен, хотя приход органики здесь заметно больше. Знаменательно, что в планктоне еще 10 % приходится на одноклеточных инфузорий, 1,5 — на ветвистых планктонных рачков и 6,5 % — на остальных планктонтов. Все планктонты вместе производят в энергвыражении 60 % минерализованной работы [Константинов, 1976]. Не нужно думать, что она обеспечивается лишь за счет организменных физиологических процессов. Вспомним, что микроорганизмы в основном экзoferментны, т. е. имеют как бы внешнее средовое пищеварение, так что соответствующие процессы идут именно в воде.

Биохимические процессы за счет экзoferментов в самой воде и *in vitro*, по выражению Е. М. Крепса [1979]*, т. е. в сосуде, протекают куда полнее и распространяются шире, чем в почве, тем более, что их агенты в водной массе никуда не вымываются. Эти ферменты поступают сюда не только при отмирании и разрушении (медленно опускающихся на дно) микроорганизмов, но и с произвольными прижизненными выделениями метаболитов, которые выводятся из организмов гораздо легче без какого-либо риска для организма, так как опасность высыхания из-за потери содержащейся в теле воды здесь отсутствует.

* Академик Евгений Михайлович Крепс — ученик И. П. Павлова, организовал первую у нас лабораторию сравнительной эволюционной физиологии (1936). С начала 30-х годов вел работы на Мурманской морской биологической станции, а позже возглавлял биоокеанологические экспедиции на корабле «Витязь».

В результате всего этого окисленность продуктов в детритной цепи биогидроценоза* может повышаться в несколько раз. Более того, эти же агенты еще ингибируют в воде и ход тех химических реакций, которые могут приводить к накоплению ядовитых (и мутагенно-канцерогенных) промежуточных продуктов перекисного окисления липидов, несущих свободные радикалы, способные в свою очередь ингибировать жизнедеятельность.

Помимо рассмотренных прижизненно выделенных веществ в толще воды в гораздо большем количестве накапливаются постмортальные растворенные органические вещества (РОВ) из гумусовых кислот. Они аналогичны почвенному гумусу, но роль их здесь как активнейших членов поглощающего комплекса или, скажем, как агрегатообразователей почвы в воде, конечно, несравненно меньше. Между тем в подтверждение расчетов А. Пютера [1909], в последние годы с помощью радиоактивных меток эмпирически выясняется возможность усвоения этих веществ через покровы не только растениями, но и, что особенно важно, животными разных таксонов. Многие из них способны покрывать таким путем свои энергозатраты на 30—50 %, в том числе и с помощью бактерий на своих покровах.

В водоемах также много тонко взвешенных органических и минеральных частиц, которые могут играть роль поглощающего физико-химического комплекса почв, но, конечно, не с такой силой захвата и удержания. К тому же они, опускаясь ко дну, все время покидают водную толщу. Эту функциональную недостаточность компенсирует живая взвесь планктона, все время совершающая помимо нисходящих и восходящих миграции. Отцеживая своими фильтрами частицы, питаясь ими, а также осмотически захватывая химические формы, особенно содержащие элементы с большим коэффициентом биотического поглощения, они не только удерживают некоторое время в толще воды, но и инкапсулируют, а часто и химически разлагают биоцидные вещества, в том числе и прямые техногенные токсины, включая и ядохимикаты**.

Есть у названного механизма и еще одна сторона: в повышении трансформационных и плавательных приспособлений гидробионтов, в том числе, конечно, и планктонных. Так, по Г. Г. Винбергу [1967], во многих озерах Беларуси весь их объем пропускается через фильтровальный аппарат планктонных рачков всего за 1 сутки (360 мл/мг их массы при плотности ее 3 мг/л воды). В придонной воде огромную работу выполняют неподвижные, а потому особенно активно фильтрующие ее двустворчатые моллюски, которые способны за лето 24 раза пропустить через свои раковины весь объем такого большого водохранилища, как Волгоградское и, более того, осаждают на дно под 1 м акватории на то время около 25 м ила [Константинов, 1979]. В результате действий и

* Измеряемая окисляемостью ее сильными донорами кислорода — бихроматом калия и перманганатом. Только вода такого рода, обогащенная ко всему прочему протелитическими ферментами и витаминами, является настоящей живой и истинно питьевой водой [Константинов, 1979].

** То же относится и к неорганическим веществам, которые разрушаются более чем 100 видами бактерий, дрожжей и грибов. Таким образом, через нашу питьевую воду, которая может оставаться живой только благодаря деятельности организмов, пока жизнь есть в ней самой, они как бы заслоняют от этих веществ и нас. Так складывается механизм биологического самоочищения вод.

планктонного, и бентосного биофильтров происходит быстрое осветление вод как первейшее звено их биогенного самоочищения. Более того, своими ножками, жабрами, сифонами они обеспечивают вододвижение, чуть ли не самое главное для водоперемешивания, особенно в озерах, как бы непрерывно, но ювелирно перепаживая или, точнее сказать, бороня, подобно почвам, биокосные водные тела.

Чтобы ближе рассмотреть все это на фоне вышепредставленных моделей, необходимо обратиться к вертикально-ярусной модели, которая, напомним, охватывает прочие и позволяет сопоставлять био- гидро- и биогеоценозы.

ВЕРТИКАЛЬНАЯ ГЕНЕТИКО-ГОРИЗОНТНАЯ (ЯРУСНАЯ) МОДЕЛЬ БИОГИДРОЦЕНОЗА ПРИМЕНИТЕЛЬНО К ОЗЕРУ

Эта конкретная модель в общем соответствует генеральной [Общая биогеосистемная экология, 1993]. Мы остановимся здесь лишь на ее особенностях.

Масса приводного воздуха, подчас заполняющая чашу озерной котловины до краев, начинает генетический профиль водоема. В ней легко образуется туман. Но и в солнечный день в этом бассейне влажного воздуха постоянно купаются в полете, не выходя за его края, многие насекомые, личинки которых обитают в воде. Наиболее заметны в этом отношении многие виды мелких, но удивительно изящных стрекоз, именуемых красотками и лютками.

Напротив, многие насекомые из окрестных лесов, попав в этот воздушный бассейн, от влажности тяжелеют и падают на воду (некоторые, устав от долгого беспосадочного полета и приводняются, приняв эту поверхность за твердь и легко делаются добычей гидробионтов, в том числе и рыб). Конечно, то же происходит и с мелкой пылью, с пыльцой и летучими семенами. Так в дополнение к стоку озеро пополняет себя, используя приводный воздух как липкий лист. Так что именно генетическому горизонту приводного воздуха нельзя отказать в особой роли массообмена биогидроценоза.

Граничная поверхность воздух — вода и нейстонная (плейстонная) пленка сгущения жизни (до 0—5 см). Как следует из только что сказанного, это не только зеркало вод. Зеркало же, нужно сказать, сильное и не лишенное волшебства. Верхний сантиметровый слой воды поглощает не только все инфракрасные, но и, что особенно важно, бактерицидные ультрафиолетовые лучи*.

Э п и н е й с т о н н ы е н а с е к о м ы е экранированы от света и сверху и снизу. Таковы наблюдавшиеся всеми длинноногие темные сверху под цвет просвечивающего дна клопы-водомерки. Их брюшко покрыто водоотталкивающей серебристой шерсткой, отражающей свет, отбрасываемый от поверхности воды, что делает их непромокаемыми и невидимыми на поверхностной пленке — серебряном небе рыб. Или тоже несмачиваемые жуки-вертячки, как бы лежащие в

* Десятисантиметрового слоя оказывается достаточно для поглощения еще и более половины лучей среднего диапазона 250—260 нм. Отражаются синие и голубые лучи. Слой-поглотитель считался губительным для бактерий и других форм организмов, пока здесь не были обнаружены пигментированные и тем экранированные формы.

прогибах поверхности и окутанные снизу воздушной прослойкой. Держатся они здесь, как на тверди, на пленке поверхностного натяжения, благодаря несмачиваемости точек тела, соприкасающихся с ней (рис. 49). Водомерки скользят по воде как посуху «на коньках» своих несмачиваемых лапок, а вот вертячки имеют ножки несмачиваемые, продырявливающие пленку. Их движение можно уподобить невероятным саням с подледным водным движением*. Добыча тех и других — беспозвоночные, упавшие на поверхностную пленку или случайно прилипшие к ней снизу из воды, при этом круги, возбуждаемые на поверхности воды такой еще живой добычей, служат сигналом и ориентиром для быстрого попадания. Так что рассматриваемая поверхность раздела — это и особая информационная среда. Она и колыбель таких насекомых, так как яички их и куколки обычно оказываются на плавающих растениях.

Эпинейстонные растения. На ум сразу приходит красавица кувшинка (род *Nymphaea*) или желтая кубышка (род *Nuphar*) (рис. 50). Сюда же можно отнести гречишу земноводную, некоторые рдесты. Все их объединяет связь сразу с тремя среда-

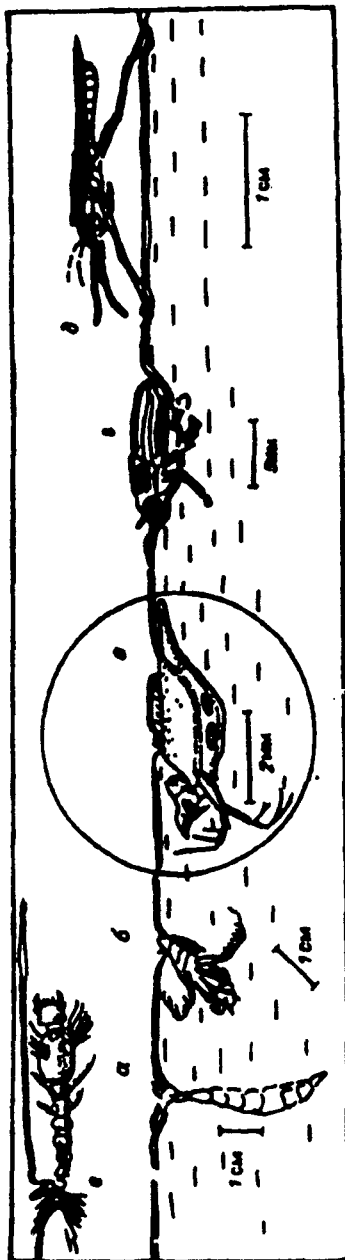


Рис. 49. Насекомые и ракообразные обитатели гипо- (а—в) и эпинеYSTона (г, д).

а — личинки мух *Stictopomidae* (несмачиваемые волоски на концы тела обеспечивают подвешенность и дыхание атмосферным воздухом); б — хищный клоп-гладиш — приспособления того же рода; в — специфичная дельфиния, «подвешивающаяся» по поверхностной пленке снизу (сильно увеличено); г — жук-вертячка с несмачиваемым телом (кроме ножек), плавающий в «чаше» протгига пленки; д — хищный клоп-водомерка, бегущий по пленке с помощью несмачиваемых лапок; е — личинки кровососущих комаров сем. *Culicidae* (по: [Линник, 1950]).

* Пользуясь случаем, мы рекомендуем читателю для ознакомления со сказочным миром водного зазеркалья, а также с методами измерений и расчетов, во-первых, прекрасную книгу А. Н. Липина «Жизнь пресных вод» [1956] и, во-вторых, многотомное академическое издание «Жизнь пресных вод» под ред. В. И. Жадиана.

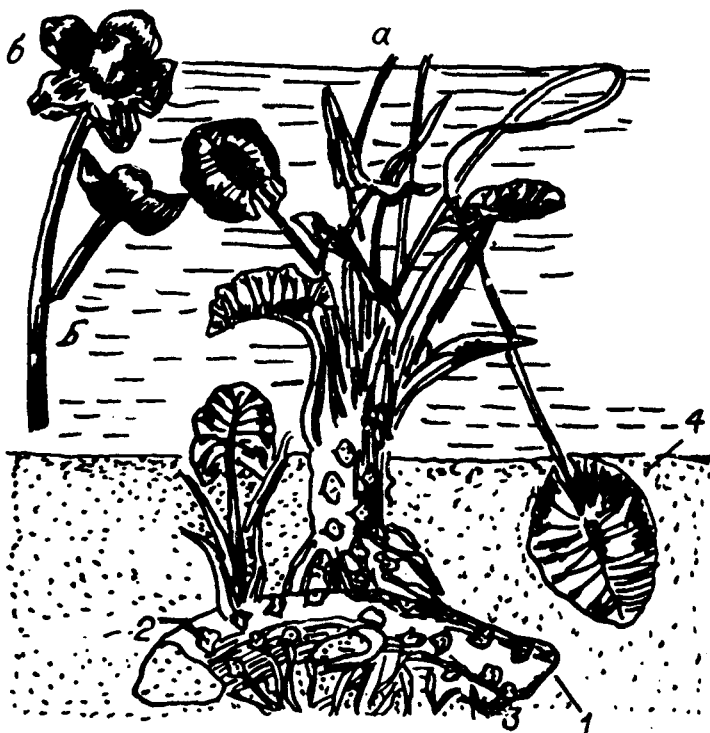


Рис. 50. Кубышка желтая с хорошо развитым корневищем, заякоривающим растение в грунте.

a — общий габитус растения с крупными листьями, входящими в эпинеuston; *б* — цветок кубышки. 1 — корневище; 2 — листовый рубец; 3 — придаточные корни; 4 — лист.

ми: корнями они уходят в грунт, большая часть растения находится в воде, а листья имеют граничную поверхность с воздухом. Конечно же, проблем экологических много. Прежде всего, корни в основном выполняют функцию заякоривания в грунте, а вода с минеральными солями поступает через всю поверхность тела. Недоразвита и механическая ткань в связи с тем, что тело растения поддерживается толщей воды. Не случайно, когда прекрасная чисто белая кувшинка оказывается в руках «горе-любителей природы», она тут же гибнет, она даже не в состоянии держать свое тело в воздушной среде. Надобность в устьицах в отличие от наземных растений отпадает. Они фактически находятся только на верхнем эпидермисе листа. Но в каком количестве! Их может быть до 600 шт./мм², в то время как у наземных [Дерюгина, 1975] их в 2—2,5 раза меньше. С кислородом в водной среде тоже не все благополучно, и у водных растений развита обширная сеть межклетников (см. рис. 46), а следовательно, выработано рыхлое сложение тканей. Это в свою очередь дает возможность наполнять эти полости воздухом. До 70—75 % объема составляют в них внутренние полости, заполненные газом. Одновременно решается еще одна проблема — резко повышается плавучесть листьев. Плавучие листики-

кораблики несут подчас целые команды жуков-листоедов и их личинок, питающихся «палубой» (*Galleruca nymphaea*). Однако у всех вышеназванных растений настоящими эпинеистонтами могут быть названы только листья.

Полностью же нейстонными можно назвать различные виды ряски, сальвинии, вольфию, водокрас, телорез. С грунтом они не связаны и потому свободно плавают по поверхности водоема. Особенно интересны ряска и вольфия бескоренная — это самые маленькие растения в мире: от 1—1,5 мм вольфия и до 5—10 мм в диаметре ряска. Это преимущественно плавающие в стоячих или медленно текущих водоемах, безлистные или с листьями-чешуйками растения с сильно редуцированным стеблем округлой, эллиптической, полусферической формы. Корень маленький, волосовидный, как правило, выполняет функцию балансира и не более. У некоторых собратьев такого корня и вовсе нет. Размножаются эти малютки чаще всего вегетативно, цветут же крайне редко. Зато энергия вегетативного размножения огромна, и ряска, например, за пару недель способна покрыть сплошь зеленым ковром заливы озера, а то и целиком превратить весь пруд, его поверхность раздела вода — суша в подобную поверхности крон леса.

Есть и специфические нейстонные и притом наполовину торчащие из воды водоросли, в том числе и фиксирующие атмосферный азот цианеи, обогащающие весь биогидроценоз азотом. Это, как правило, нитчатые зеленые и желто-зеленые водоросли, сплетающиеся в подушечки или пленки на дне водоема, а затем за счет скапливающегося газа, в основном кислорода (между нитями этих водорослей), поднимающиеся к поверхности водоема. Кроме таких временных нейстонов есть и настоящие, постоянно живущие в приповерхностной пленке, причем как в эпи-, так и в гипонейстоне. В состав пресноводного нейстона входят виды золотистых, эвгленовых, монадных зеленых, некоторых желто-зеленых и диатомовых водорослей. Некоторые из них имеют и специальные приспособления к жизни в нейстоне. Так, из зеленых водорослей у наутоккоккусов образуются слизистые парашюты, удерживающие их клетки на пленке натяжения, у крематокхлориса парашют может быть чешуйчатым, а у одного из видов крематокхлориса (из зеленых водорослей) такой микроскопический парашютик выступает над поверхностью натяжения воды в виде конусовидного колпачка, ну совсем как парусников-физалий, напоминающих этим широко распространенный в природе конвергентный характер эволюции жизненных форм (рис. 51).

Бактерионейстон заслуживает особого внимания. Подумать только, на 1 см² пленочной воды приходится много миллионов клеток бактерий, что в 500 раз превышает их обилие уже на 1—2 см ниже водной поверхности. Это представители родов *Pseudomonas*, *Achromobacter* и др.*. Можно только представить себе объем той микробиологической работы, которую они здесь производят, так как местные бактерии используют поверхностную пленку как твердое тело для того, чтобы перейти в адсорбированное состояние (с помощью особых молекулярных придатков), в котором вообще они только и де-

* Мы пользуемся случаем, чтобы в связи с этим обратить внимание читателя на весьма содержательную книгу М. В. Горленко с соавторами [1977].

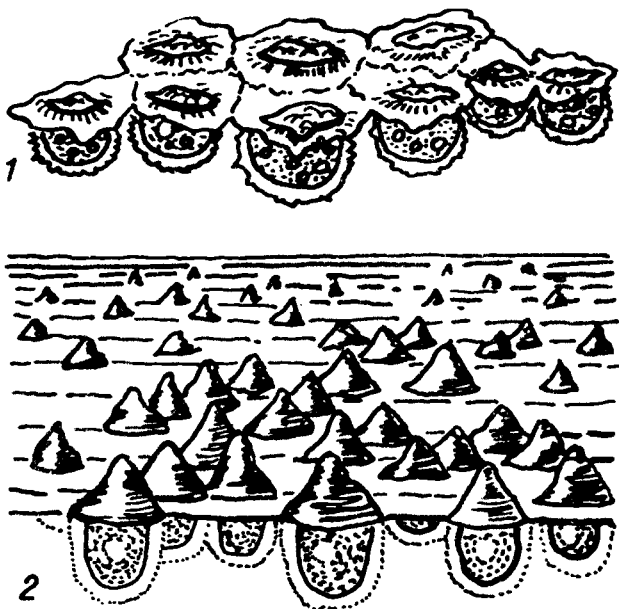


Рис. 51. Водоросли нейстона.

1 — чешуйчатые парашюты нейстонной водоросли *Kremastochrysis pendens*; 2 — микроскопический парашютик в виде колпачка над поверхностью воды, увеличивающий плавучесть у зеленой водоросли *Kremastochloris sp.*

лаются физиологически активными. Та же пленка и кормит их за счет прилипающих к ней снизу органических остатков из толщи воды — в виде биоаэрозолей.

Г и п о н е й с т о н расположен снизу под поверхностью раздела. Это касается, в частности, и некоторых водорослей, в основном одноклеточных зеленых, желто-зеленых и некоторых диатомовых, а как ясно из предыдущего, и бактерий. Здесь содержатся и некоторые специализированные животные. Так, есть ветвистоусые рачки дафнии, имеющие на спине нечто вроде несмачиваемых ранцев, которыми они подвешиваются к пленке поверхностного натяжения и, гребя ножками, скользят под ней как конькобежцы с коньками на плечах, как бы скашивая пленку фито- и бактерионейстона. Есть даже и рыбки-мальки, которых с той же целью для прилипания пленки удерживают на не смачиваемом участке спины пузырьки воздуха. С этой же целью подошвой ноги присасываются к поверхностной пленке и брюхоногие улитки, что можно наблюдать и в аквариуме. Фильтрацией занимаются здесь личинки комаров (Culicidae), которые не просто прилепляются к пленке, а выставляют сквозь нее несмачиваемую трубочку, по которой атмосферный воздух поступает в их трахеи. Некоторые из них при этом еще причаливают к краю листьев эпинейстонных растений. В. Н. Беклемишевым было показано, что обилие этих целительных для водоема личинок зловердных для человека комаров зависит в первую очередь от суммарной длины в нем этой при-

чальной линии*. Подобным способом захвата воздуха пользуются и многие другие насекомые, поднимающиеся на короткое время сюда из глубины. Некоторые из них имеют на конце трубки, несмачиваемые кисточки, которые, складываясь, уносят внутри себя в глубину еще и пузырек запасного воздуха.

Воистину пленка поверхностного натяжения на грани сред притягательна для жизни.

Биогеоэкологическая суть и беды нейстонной пленки. Первое очевидно — сюда притягиваются и вдоль поверхности распластываются массы не только организмов, но и продуктов их жизнедеятельности, так как все они в этой пленке как бы спаяны силами поверхностного натяжения и переплетены, то можно сказать, что сущность природной воды как биокосного тела выражается в нейстонной прослойке как нигде более в водоеме.

В то же время она очень уязвима для захвата и удержания аэрозолей, в том числе и биоцидных, будучи способной нести не только их, но даже железистые пленки, часто наподобие тончайших льдинок (вспомним известный опыт с плавающей в стакане с водой иголкой). Уязвима она и для опыления (различными пестицидами) и тем более для затягивания нефтепродуктами. Для того чтобы оценить опасность этого фактора по отношению в особенности к небольшим озерам, достаточно сказать, что для покрытия нефтяной пленкой 1 га акватории хватает 1 кг нефти или, тем более, бензина.

Главное последствие такого поверхностного загрязнения — это асфиксия всей биоты плейстона, причем именно там, где как раз и происходит его проникновение вглубь, что губительно при длительном стоянии абсолютно для всех остальных горизонтов водоема. К счастью, здесь нефтяная пленка в отличие от таковой на суше не вечна. Бактерии способны перерабатывать углеводороды, и через месяцы она сворачивается волнами в комочки, которые опускаются на дно, где кислородная ситуация и изначально очень тяжела.

Эуфотический горизонт, или фиталь, начинается (если смотреть снизу) сразу под серебристым небом поверхностной пленки с ее нейстоном и как бы опирается на уплотненные более холодные воды у термоклина в пресных озерах, примерно на глубине около 10 м. Он, как мы уже отмечали, обусловлен нижним пределом обычно-волнового, а следовательно, и теплового (а также и газового) перемешивания верхней толщи воды, так как диффузия тепла чрезвычайно медленна и с глубиной скоро замирает.

Концентрация кислорода к этой глубине достигается порядка 80 % от той, что у поверхности, и далее она уже мало меняется и глубже начинается быстрое нарастание концентрации метана и сероводорода. Меж тем главнейший градиент условий — это ослабление света. Вначале эта тенденция благоприятствует фотосинтезу, максимум проявления которого наступает на глубине 25—50 см, где наибольшее место в спектре занимают волны длиной в 450—680 мкм, т. е. зеленых и желто-зеленых лучей (голубые остаются блистать у поверхности) силой 3—10 тыс. лк. Отметим, что при малейшем про-

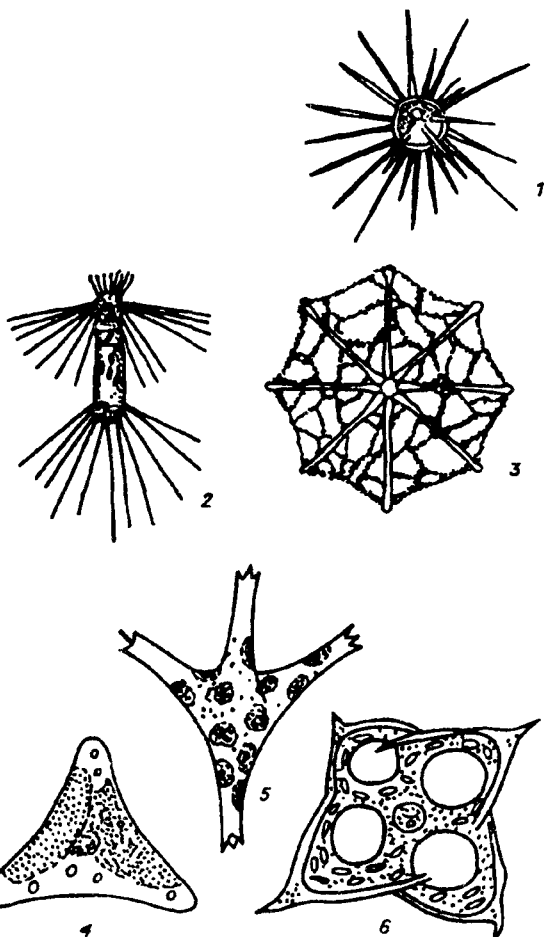
* Много интересного на сей счет можно найти в соответствующих разделах «Медицинской энтомологии» В. Н. Беклемишева [1949] и в других его работах.

грессе этой тенденции достигается область минимального проявления фотосинтеза и а, и b типов. Не удивительно, что водоросли, как и листья в нижней части густых крон леса, могут оказаться в компенсаторном состоянии. В самых прозрачных водоемах вследствие бедности РОВ и ВОВ это может оказаться на глубине 10—12 м, а в богатых ими водоемах, а следовательно, с затеняющими друг друга одноклеточными водорослями уже около 5 м (хотя N, P, K присутствуют в массе и ниже). Энергия, добытая фотосинтезом, оказывается равной ее трате на дыхание (т. е. на обычную жизнедеятельность). Это обеспечивает плотное приближение к нижним пределам яруса первичной продукции. Вспомним, что в самых темных лесах мощность этого горизонта в 4—5 раз больше. Правда здесь, особенно когда поверхность покрыта ряской, обнаруживается экологическая ниша, сохранившаяся со времен начала исторического возникновения фотосинтеза (в том числе и жгутиково-подвижных) фотосинтезирующих пурпурных бактерий (*Rhodospirillales*), использующих в качестве донора водорода не воду (как растения), а соединения серы и не выделяющих при этом кислорода.

Планктонные водоросли в озерах по сравнению с морскими обитают в более разнообразных условиях — это и определяет значительно большее видовое разнообразие пресноводных планктонных водорослей (около 3 тыс.) и их экологических комплексов. Для планктона характерны в основном представители четырех отделов водорослей: диатомовые, пиррофитовые, зеленые и синезеленые. Кроме того, встречаются эвгленовые, золотистые и др. Адаптаций к жизни во взвешенном состоянии предостаточно. Это и разного рода выросты, придатки, шипы, щетинки, перепонки и т. д. (рис. 52). Кроме того, могут образовываться полости внутри колонии, заполненные воздухом, обеспечивающим плавучесть; этому же способствует выделение обильной слизи, наличие жировых капель (диатомовые) или газовых вакуолей (синезеленые водоросли). У подавляющего большинства фитопланктонов очень мелкие размеры тела — от менее 5 мкм у мелких жгутиковых и коккоидных форм до 500 мкм у колониальных (типа вольвоксовых). Одной из существенных особенностей пресноводного фитопланктона является то, что в нем практически всегда находится большое количество временных планктонов. Это обусловлено тем, что ряд видов, которые принято считать типично планктонными, имеют ту или иную стадию развития, связанную с обитанием на дне водоема или же в прикрепленном состоянии к какому-либо предмету (так называемый перифитон). Фитопланктонные водоросли в основном одноклеточные, хотя довольно много нитчатых и колониальных форм, особенно в пресных водах. Жгутиковые организмы способны и к активному движению, что в значительной мере способствует отысканию и занятию места с оптимальной для каждого вида освещенностью и обеспеченностью элементами минерального питания. Это одна из причин слабого проявления среди них правила взаимоисключения видов [Гаузе, 1933] и очевидности постоянного использования права на сосуществование в целом, выражающегося в так называемом планктонном парадоксе, феномен которого впервые описал Хатчинсон [1961]. Парадокс состоит в том, что казалось бы в однородных эко-

Рис. 52. Водоросли планктона.

1 — одноклеточная зеленая водоросль голенкиния (*Golenkinia*) с шипами, усеивающими оболочку; 2 — одноклеточная диатомея хоретрон (*Corethron*) с тремя венчиками отростков на панцире; 3 — парашютная форма звездчатой колонии диатомовой водоросли астерионеллы (*Asterionella*) со слизистыми тяжами между клетками, образующими парашют; 4–6 — различные представители планктонных ксантококковых водорослей, снабженные выростами, увеличивающими плавучесть.



гических условиях обитают сразу многие виды, что противоречит принципу конкурентного исключения. Однако объяснение этому феномену все же есть. Прежде всего, конечно, среда подвержена изменениям и суточным, и сезонным; она весьма неоднородна по микроростациальным (микробиотопическим) условиям.

Способствует относительной сохранности особей видов фитопланктона и широко развитое явление панцирности, когда помимо целлюлозной оболочки вырабатывается еще и вторичная — кремниевая (диатомовые водоросли) или кальциевая, как у кокколи-тофорид (которые в основном характерны для морей). Твердые оболочки — домики имеют и некоторые эвгленовые, золотистые, динофлагелляты и др. (рис. 53). Наконец, такое же значение имеет и широко распространенная колониальность (рис. 54, а, б), как, например, у вольвоксовых и ценобиальность, что особенно характерно для сценедесмусов, педиаструмов, водяной сеточки, ценобий которой может достигать и 1 м [Саут, Уиттик, 1990].

Принципиально важным является выработанная так называемая хроматическая адаптация, связанная со способностью водорослей использовать различные наборы фотосинтезирующих пигментов, работающих в различных спектрах. Одновременно формируется своеоб-

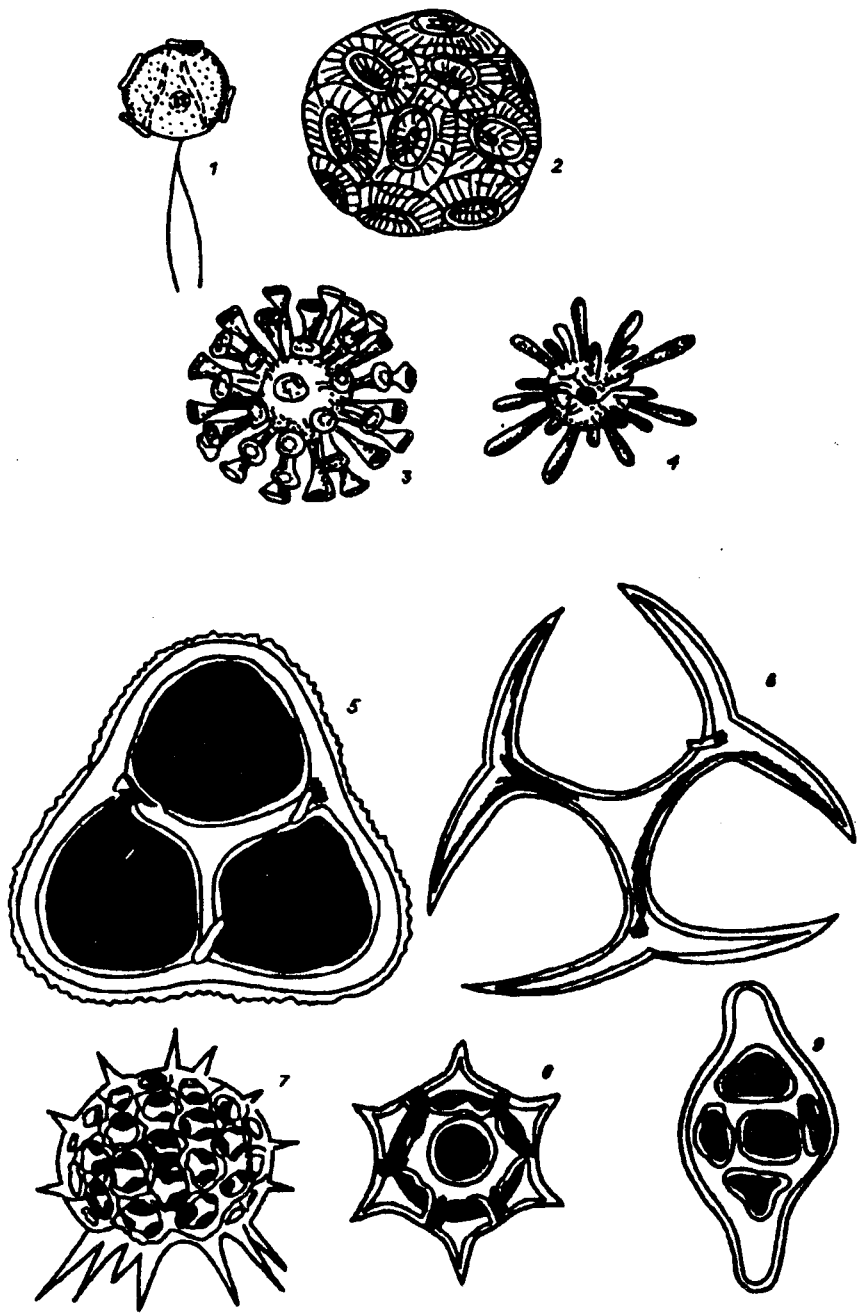


Рис. 53. Явление панцирности среди планктонных водорослей, увеличивающих сохранность клеток и их плавучесть.

1-4 — различные представители кокколитофорид, вторичная оболочка которых представлена различными формами известковых чешуек (кокколитов); 5-9 — различные представители силикофлагеллят с кремниевыми вторичными оболочками, снабженными различного рода выростами, усиливающими плавучесть.

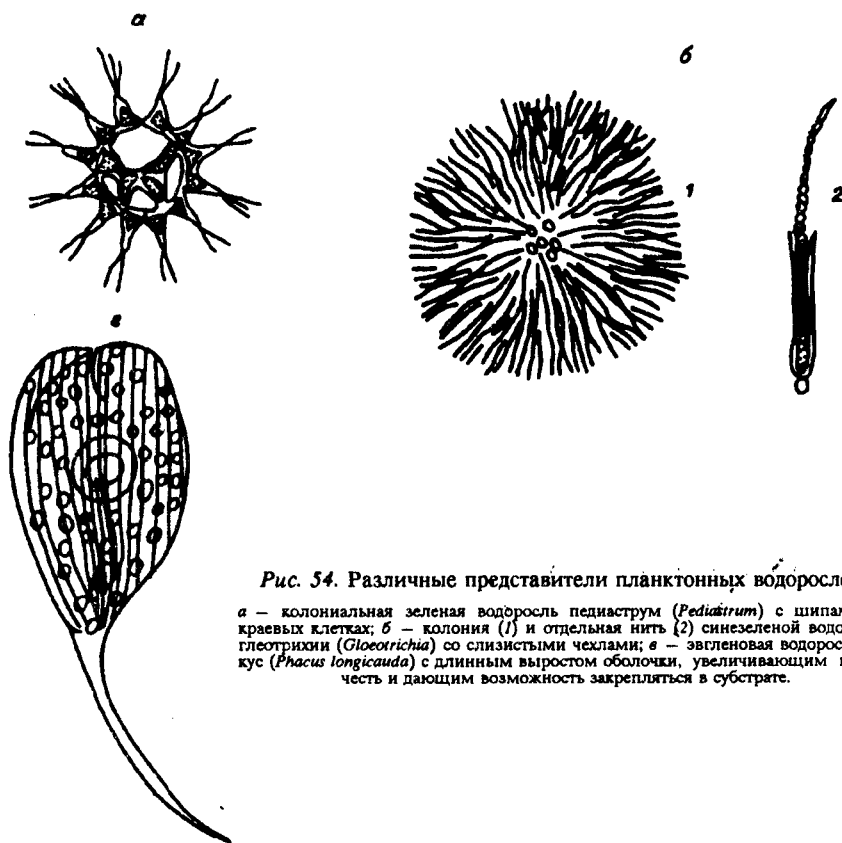


Рис. 54. Различные представители планктонных водорослей.

а — колониальная зеленая водоросль педиаструм (*Pediastrum*) с шипами на краевых клетках; *б* — колония (1) и отдельная нить (2) синезеленой водоросли глеотрихии (*Gloeotrichia*) со слизистыми чехлами; *в* — эвгленовая водоросль факус (*Phacus longicauda*) с длинным выростом оболочки, увеличивающим плавучесть и дающим возможность закрепляться в субстрате.

разная ярусность фитопланктонной толщи, а это снижает конкуренцию за свет.

Для разделения трофических ниш водорослей, сосуществующих в однородной среде, важное значение имеет и факультативно используемая некоторыми их видами способность питаться гетеротрофно, путем впитывания органических веществ или даже заглатывания, подобно животным, кусочков органики (а порой и других, более мелких организмов), взвешенных в воде. Таковы некоторые эвгленовые (Euglenophyta) (рис. 54, *в*). Одни из них в случае необходимости могут временно вообще отказываться от автотрофного способа питания. Другие же и вовсе не способны синтезировать для этого хлорофилл. Наконец, отметим, что среди жгутиконосцев есть и настоящие свободноживущие животные (большинство которых паразиты), имеющие рот или даже втягивающую воронку на переднем конце тела. Они тоже могут образовывать колонии.

Кроме того, в гетеротрофии водорослей есть еще один аспект. В процессе жизнедеятельности они выводят в воду достаточно много метаболитов:

1) промежуточных с малой молекулярной массой, какова, например, глюконовая кислота, выделяемая как при недостатке, так и при избытке света для нормального фотосинтеза;

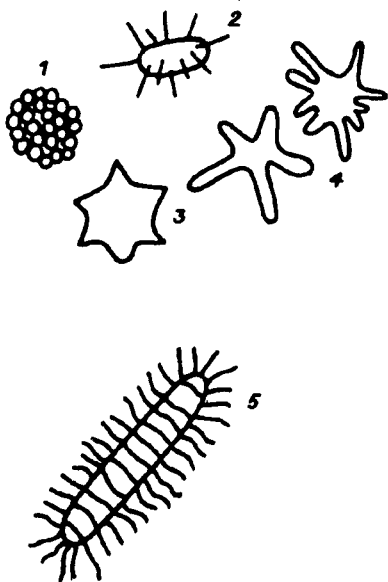
2) конечных, большой молекулярной массы — пептиды, альдегиды, кетоны, а также ряд биоингибиторов и стимуляторов. Их общее количество может достигать 100 мг/(м³·сут) многие водоросли способны тут же усваивать их из образующегося таким образом общего котла. Однако дело в том, что к этому котлу привычно вследствие их конституции, приникают и водные бактерии пелагиали, вступающие таким образом в определенный дистантный трофический симбиоз с водорослями, в том числе и потому, что они тоже поставляют свои метаболиты в этот общий котел. Следует заметить, что своими выделениями (особенно ферментов) микроорганизмы могут способствовать образованию в толще воды биохимических микроценакул, пусть даже блуждающих. Своей фильтрационной работой, осаждением взвесей, склеивающихся даже со своими экскрементами, они могут способствовать вместе с соответствующими микроорганизмами (в том числе и адсорбирующими на их теле, где пребывают даже крупные инфузории) образованию комплексных микроценакул, остающихся на месте недавнего пребывания, например, рачка, пусть даже и недолговечных.

Бактериопланктон функционально связан с фитопланктоном, но не просто как в биогеоценозе в качестве деструктора отмершего опада, а как трофосимбионт. В то же время он может быть симбионтом и конкурентом в использовании РОВ, в том числе и метаболитов, так как подобные вещества бактерии усваивают во много раз быстрее, чем сами водоросли, тем более что темпы их размножения, а порой и чистая без трат на дыхание продукция во много раз больше, чем у водорослей.

Обилие бактерий фитальной пелагиали в среднем составляет от сотен тысяч до миллионов клеток на 1 мл воды. Не следует, однако, думать, что распределение микроорганизмов и биогеохимической активности в однородной толще пелагиали равномерно. Известным русским гидробиологом Р. Н. Скадовским (1886—1962) уже давно было показано, что здесь существуют микроочаги ферментативной активности, связанные со сгущениями большого количества близко расположенных адсорбированных микроорганизмов. Иногда в них отмечают и водоросли, и мельчайшие животные, так что эти очаги, видимо, носят биогеоценотический характер и соответствуют ценакулам биогеоценозов, образующих системную мозаичность пелагиали. Причем большинство из обитателей настолько мелки, что морфологические их различия, необходимые для определения в световой микроскопии, не улавливаются. Вследствие этого такие бактерии перемещаются уже не столько в поле тяготения, сколько под разнонаправленными ударами молекул воды, которые всего в 10 тыс. раз мельче их самих. В то же время многие из них имеют жгутиковые фибриллы или плазматические выросты, служащие для парашютного удержания в пелагиали, в использовании этого эффекта можно видеть и значение розеточности колоний некоторых из них (рис. 55). Таким образом, отмирающие одноклеточные водоросли (как бы листопад) посто-

Рис. 55. Разнообразные формы бактерий (по: [Гусев и др., 1992]).

1 — колония сферической формы; 2 — бактерии, образующие шипы; 3 — бактериальная клетка в форме шестилучевой звезды; 4 — бактерии, образующие выросты (простеки); 5 — нитчатая бактерия рода *Saurothamnion*, образующая латерально расположенные жгуты.



янно проходят через густую и устойчивую завесу деструкторов, встречаясь с ними не только в конце своего пути, как это имеет место в лесу. В этом тоже состоит своеобразная повышенность «биогеосистемной» организации вод.

Об интенсивности действия этого деструкционного фильтра прямо на месте образования первичной продукции водорослей можно судить и потому, что при численности бактерий в озерной воде 3—5 млн кл./мл они усваивают за сутки около 20 мкг С/л. Численность бактерий и накопление продуктов их деструкционной деятельности увеличиваются с глубиной, т. е. по мере приближения к термоклину. При прохождении через весь эпилимнион до термоклина на глубине около 10 м и автохтонное и аллохтонное принесенное в водоем вещество, включая и гумусовые кислоты, разрушается примерно на 80 %. Окончательный эффект этой деятельности на рубеже ее угасания из-за недостатка кислорода сводится при разрушении лигнина и углеводов к образованию $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}_2$, а углеводов, целлюлозы и пектина через цикл Кребса к CO_2 , а также лимонной, яблочной и янтарной кислотам.

Зоопланктон, подобно лесным листовидным формам, способствует не просто формированию деструкционного процесса, но также и росту фитомассы (водорослей), но, конечно, в значительно большей мере, чем на суше. Регулирует он и популяции автотрофов (а также и бактерий), причем, как выясняется, не без помощи нектонных пелагических рыб. Энергосодержание зоопланктона, по Г. Г. Винбергу, составляет примерно 1/4 от такового фитопланктона.

В первую очередь зоопланктон — это одноклеточные простейшие, из которых о жгутиковых, кладущих начало сукцессии сообществ в новых водоемах, мы уже говорили. Особенно заметную роль играют ресничные инфузории, биомасса которых может приближаться к таковой у рассмотренных выше водорослей, а численность до 100 тыс. экз./л. Плавучесть некоторых из них обеспечивается пузырьковатостью протоплазмы, парашютирующими выростами, а главное, активным плаванием с помощью ресничек, служащих и для фильтрации. С помощью последних они даже втягивают в себя, скручивая их улиткой, нити водорослей и захватывают панцирных диатомовых (каждый вид определенного размера) (рис. 56).

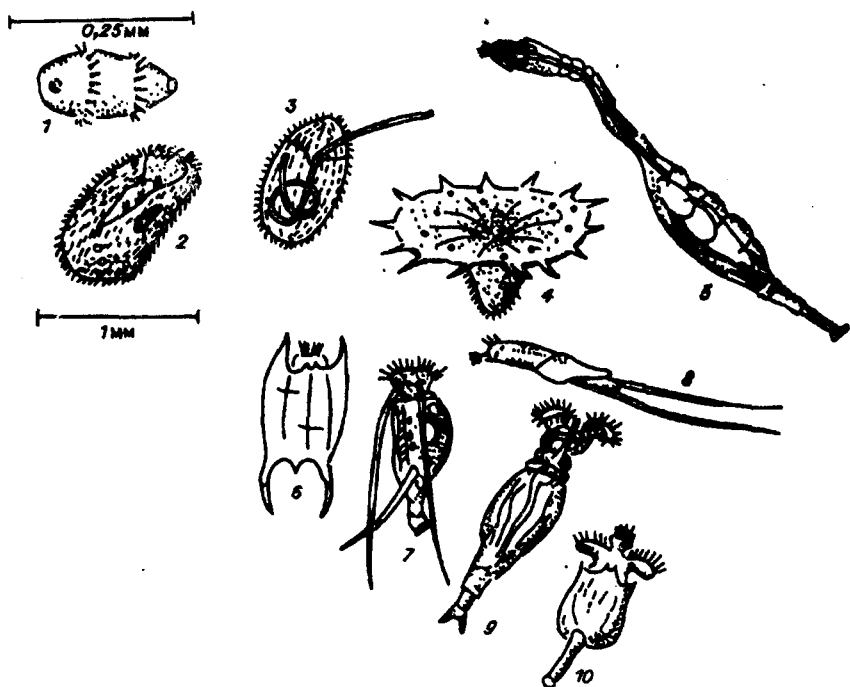


Рис. 56. Микроскопические компоненты планктонных сообществ.

Одноклеточные инфузории: 1 — хищная инфузория *Didinium* с колесами крупных гребных ресничек, 2 — *Bursaria*, или «кошелек», с равномерным покровом, но с огромной пастью, снабженной хватательными щетинками, 3 — *Nassula*, вытягивающая нитчатую водоросль, 4 — *Liliomorpha* с парашютообразным расширением тела. Малоклеточные родственники круглых червей с реснитчатыми, в основном ноговращательными, аппаратами и цепляющими прикрепительными ножками (0,04—2,0); 5 — крупная *Seison* с обычной для хищников «шеей», 6 — *Oralea*, 7 — *Notholca*, 8 — *Monomela* с парашютирующими выростами, 9 — *Phillodina*, 10 — *Proteus* с особо мощным фильтрующим аппаратом, особо охотно приседающие на растения, рачков и пр.

Еще более активными фильтрами являются самые мелкие в мире многоклеточные (0,04—2 мм) плоские черви коловратки — *Rotatoria* 1500 видов*, характеризующиеся индивидуальным развитием (занимающим лишь часы) со сменой поколений через несколько дней (см. рис. 56). Они плавают и отфильтровывают пищевые частицы с помощью мощнейшего своеобразного реснитчатого коловращательного аппарата, сами винтообразно вращаясь от этого движения. Они имеют вилки, позволяющие им прыгать, хищные формы и длинные «шеи». Их численность сильно колеблется и может достигать 0,5 млн экз./л,

* Они отличаются еще двумя тоже почти уникальными чертами: их тело состоит из строго определенного числа клеток (особенно большого в нервной системе), что коррелятивно связано с потерей способности к регенерации на местах повреждений; они способны моментально впадать в анабиотическое состояние, перенося в нем годами и полное высыхание, и температуры, близкие к абсолютному нулю.

образуя, как говорят рыбоводы, живую пыль (ценнейший корм для мальков), от которой массы воды просто мутнеют.

Питаются коловратки и бактериями, и различными водорослями, но особенно диатомовыми, для разрушения панциря которых у них служит особый аппарат в глотке, состоящий из молоточка и наковальни. Помимо физических факторов, важнейшим фактором ограничения численности коловраток являются рыбы, всасывающие их. Но коловратки обладают сильным аппаратом избегения незавидной участи. Приклеиваясь своей ножкой к краю рыбьего рта, сжимая и распрямляя ее, они выпрыгивают назад в воду, а разогнавшиеся рыбы проплывают мимо.

Низшие мелкие ракообразные образуют главную постоянную часть фильтрующего зоопланктона. При этом они непрерывно совершают вертикальные миграции, все время как бы прочесывая всю толщу фитали, но в большинстве случаев не опускаясь ниже термоклина.

Обладая высокой плавучестью (удельный вес $1,01 \text{ г/см}^3$), связанной с накоплением жира и с наличием парашютирующих выростов, в том числе и на усиках, они могут полно использовать свои движители на поиски и захват пищевых частиц, что делает эту деятельность весьма эффективной. В своем питании они водорослееды и бактериофаги-фильтраторы, однако многие предпочитают даже фито- или зоодетрит и могут быть отнесены к сапрофагам. Более того, и ветвистоусые, и веслоногие рачки могут от четверти до половины своих энергетических затрат покрывать и за счет осмотически усваиваемого через покровы РОВ и, что особенно важно, в наибольшей мере опосредованно через бактерии [Сорокин, Чардышева, 1971, Константинов, 1979]. Таким образом, будучи представленными в каждом водоеме большим числом видов с несколько различающимися экологическими нишами, они обеспечивают построение всей консументной части трофической сети, тем более, что среди них есть и хищники с жертвами из своего же таксона, а все они привлекательный корм для рыб. Таким образом, рачки — всепроникающий компонент одновременно и пастбищной, и детритной цепей, в биогеоценозах в большой мере топографически переплетенных.

Ветвистоусые рачки дафнии (п/отр. Cladocera, род *Daphnia*, в нашей стране около 160 видов, размер около 1 мм) совершают прыжки, отталкиваясь от массы воды второй парой разветвленных усиков. Вследствие этого 6 пар ножек, упрятанных в створчатые разрастания боков тела, направляются на профильтровывание воды через полуоткрытую полость между створками, используя возникающий таким образом дроссельный эффект (рис. 57). Скорость мерцания ножек 300—500 раз/мин. На щетинках ног, передаваясь ими ко рту, отфильтровываются и водоросли, но особенно бактерии. Время, необходимое для заполнения кишечника крупными клетками — 10 мин, мелкими — до 2 ч. Возможно, что в этом плане дафнии выступают как подавляющие конкуренты коловраток, при конечной концентрации пищевых частиц $1\text{—}2 \text{ млн/см}^3$ воды. Можно сказать, что дафнии заинтересованы не только в питании такими частицами, но и в

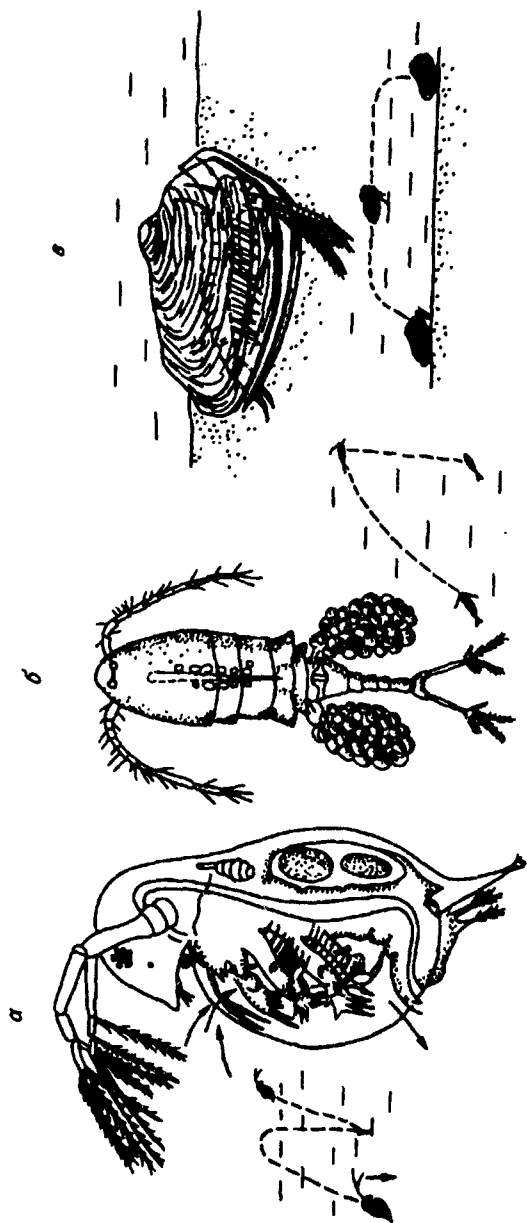


Рис. 57. Рачки-планктоны пелагиали и траектории их движения.

a — из ветвистых (Cladocera), тонкими стрелками показано направление движения фильтрующей пищи, формирующейся у рта в пищевой мочек; сзади в особой камере вынашиваются два яйца, над ними сердце; *б* — восточный рачок со спины с тропками носимых самой мягких яиц; *в* — бентопелагический ракушковый рачок, тело которого целиком спрятано в толстой друстворчатой тяжелой раковинке, фильтрует лежа на грунте, иногда всплывает.

уменьшении роста этой плотности, так как в этом случае они начинают страдать от засорения фильтров и жабр, поэтому они фильтруют и тогда, когда кишечник заполнен, даже не глотая. Черта «характера» сугубо биогидроценотическая.

При сильном снижении концентрации пищи половое созревание дафний замедляется. Порог концентрации, ниже которого начинается их отмирание — 200 тыс. частиц/см³. Так что планктонный фильтр существует только в плотных взвешях. Здесь он усиливается очень быстро, так как дафнии размножаются в этом случае без самцов партеногенетически через каждые 1—2 дня. В случае ухудшения условий (в том числе и вследствие легкого химического загрязнения) появляются самцы и откладываются уже оплодотворенные яйца, способные покоиться (даже на воздухе) долгое время и давать взрыв размножения с первым проблеском в условиях. Так кладоцерный био-фильтр избегает разрушения на популяционном уровне и быстро регенерирует.

Веслоногие рачки (Copepoda) — 600 видов подобных широко известным циклопам, размером 1—3 мм. Двигаются они, отталкиваясь от воды подгибанием и распрямлением брюшком, а парят на ветвистых и широко расставленных по длине усиках (см. рис. 57). Скорости такого движения около 150 размеров тела в минуту. Фильтрация осуществляется с помощью притовых конечностей, в объеме около 60 см³/сут, но главное для обретения добычи — хватательная корзинка, хорошо видимая анфас. Используются более крупные пищевые объекты, чем у дафнии, в особенности водоросли — диатомы, которых одним рачком может поедаться более 1000 экз. в день. В этой группе в отличие от ветвистоусых есть и хищники.

Избыточное питание рачков и биогео(гидро)ценотический механизм взаиморегуляции численности потребителей и жертв, который особенно сильно развит в океане, состоит в следующем. Скорость фильтрации всегда максимальна (она снижается лишь при очень большой плотности водорослей, когда вододвигатели ножек в них уже вязнут). Вследствие этого рацион поглощаемого может возрастать в 6 раз против необходимого для повседневной жизни. Это способствует накоплению жира, необходимого для увеличения плавучести и возможности переживать бескормицу, в том числе при сильном выедании водорослей. Кишечник при этом переполняется. Естественно, что рачок начинает регуляторно снижать коэффициент усвоения пищи минимум на 5—10 %, быстро извлекая наиболее легко усваиваемые вещества. Вследствие этого экскременты оказываются гораздо менее обедненными органогенами, чем при обычном неизбыточном питании. Такая относительная обогащенность экскрементов превращает их в особый подарок для обычной водной микрофлоры и она легко высвобождает из таких экскрементов в воду дополнительное количество органогенов, а также продуцирует витамины. Те и другие стимулируют рост и деление водорослей, тем более, что сами водоросли, теперь изреживаемые рачками, до этого сильно обеднили ими среду. Так рачки, усиленно поедая, но при этом, естественно, слабее переваривая водоросли, способствуют их возобновлению в природной среде, впрочем, так же, как это происходит и в наземных биогеоценозах

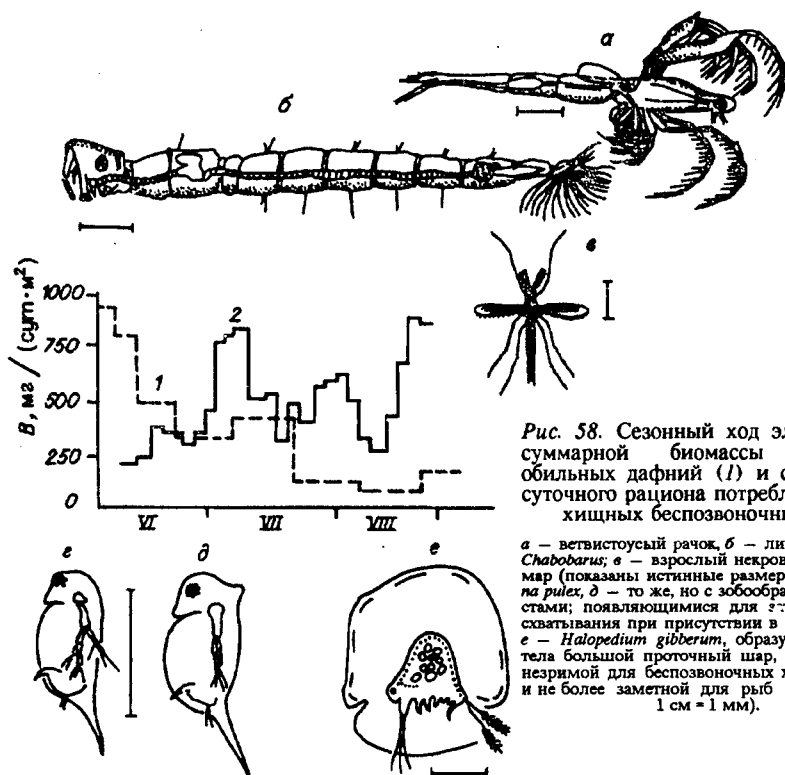


Рис. 58. Сезонный ход элиминации суммарной биомассы наиболее обильных дафний (1) и суммарного суточного рациона потребляющих их хищных беспозвоночных (2).

а — ветвистоусый рачок, б — личинки комара *Chabobarus*, в — взрослый некровососущий комар (показаны истинные размеры); г — *Daphnia pulex*, д — то же, но с зобобразными выростами; появляющимися для затруднения их схватывания при присутствии в воде каретры. е — *Halopedium gibberum*, образующая вокруг тела большой проточный шар, делающий ее незримой для беспозвоночных хищников, но и не более заметной для рыб (в масштабе 1 см = 1 мм).

с помощью наземных фитофагов и почвенной микрофлоры [Стебаев, 1968, 1984].

Мирный зоопланктон и пелагические хищники тоже представляют регуляторную систему, но гораздо более беспощадную (без заметной компенсации урона жертвам), в том числе и потому, что у хищников коэффициент усвоения пищи всегда около 85 %, но сильно колеблющийся. Одна из причин — хорошая заметность и почти полная беззащитность мирных планктонтов в прозрачной воде. Естественно, эволюционно они стремятся стать прозрачными, но их в этом случае выдают пигменты глаз, сгусток пищи в кишечнике, яйца в эпифиях дафний и гемоглобин гемолимфы. В этой ситуации наиболее эффективна охота на них или весьма мелких, или, наоборот, очень крупных хищников.

Мелкие хищные рачки из числа клadoцер (рис. 58) и особенно копепоид легче всего обнаруживают и коловраток, и мирных рачков на малом расстоянии, причем не только зрительно, но и с помощью хемо- и водовиброрецепторов, разбросанных у них по всему телу. Вообще же эффективность охоты обеспечивается числом встреч с жертвами, а это, в свою очередь, подвижностью, в том числе с помощью прыжков в поле зрения хищника, как, например, у рачка битотрефусса (см. рис. 58). От хищников сильнее страдают популяции

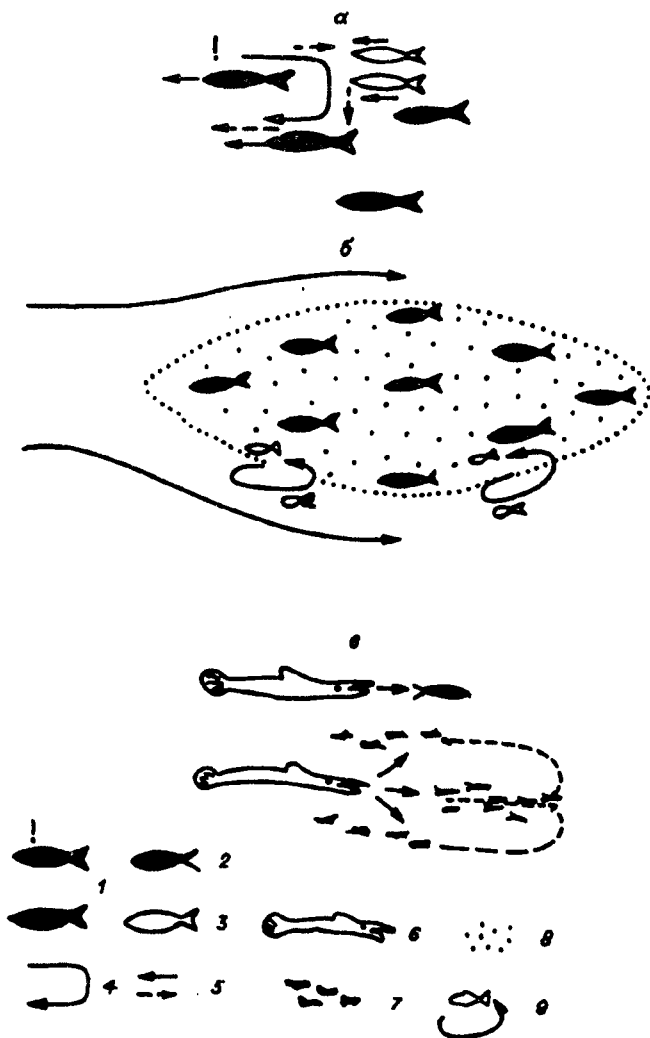


Рис. 59. Оптомоторные и гидродинамические механизмы стайной организации пелагических рыб.

а — определение взаиморасположения рыб в образующейся стае; б — стая как целое; в — успешная охота хищника на одинокую жертву и безуспешная на рыб маневрирующей стайки. 1 — начальная рыба стай; 2 — присоединяющиеся к стае рыбы, занимающие в ней устойчивое положение; 3 — занимающие неустойчивое положение вследствие сноса их микропотоком, создаваемый начальной рыбой; 4 — поток от движения хвоста начальной рыбы; 5 — сочетание направлений этого потока с направлением собственного движения присоединяющихся рыб; 6 — хищная рыба; 7 — преследуемые рыбы; 8 — масса стайной воды; 9 — краевые вихри этой массы и вытягивание в нее «отбившихся» рыб.

копепод, так как у видов этого таксона развитие не прямое, и в воде долго находятся их мелкие личинки нескольких возрастов. Избежать гибели, в том числе и от своих собратьев, можно лишь сильно увеличив свои размеры, в том числе и ложно, как это делает, заключая в себя большой воздушный пузырь, дафния-холопедия (*Holopedium gibbarum*) (см. рис. 58). Эффективность деятельности всех хищных

рачков и личинок некоторых насекомых, в том числе совершенно прозрачных хватательщиков — личинок комаров каретр может стать столь большой, что нормальный уровень численности рачков восстанавливается лишь после отмирания или вылета из воды таких хищников (см. рис. 58). Заметим, что численность последних отчасти может зависеть и от судеб взрослых комаров на суше. Не будем, однако, мечтать о начале изобилия корма рыб в случае обработки комаров на берегу инсектицидами, которые губят и комаров-кулецид (кстати, наших кровопийцев), личинки которых являются фильтраторами водоемов, обеспечивающими их кормность, а также совершенно мирных хирономид, личинки которых играют ту же роль, но для донных рыб.

Потенциальная экологическая ниша пелагических крупных хищников, можно сказать, в эволюции и создала, как бы вылепила, как в море, так и в пресных водах, у иных именно пелагических рыб торпедообразность формы тела, чешую, гасящую завихрения воды, а следовательно, и трение, сильные хвосты, а также большие глаза. Все это позволяет рыбам быстро плыть, а следовательно, очень часто встречаться с мелкими жертвами. Для зрительного их выявления рыбы ведут атаку на скопление планктона снизу под углом 54° к поверхности, равном углу преломления света о последнюю, что резко увеличивает контрастность изображения. Особенно сильно страдают от рыб крупные планктонты, защищающиеся этой своей особенностью от мелких хищников (рис. 59). Здесь естественная защита — это образование на теле выростов, делающих внешний обвод жертвы сверхкрупным, что может послужить препятствием уже и для крупных, хотя и не очень, хищников, особенно характерных для некоторых поколений одного сезона. Замечено, что если не само появление хищника, то добавка в садок воды, в которой он перед этим находился, биохимически стимулирует рост таких образований у особей, до того их не имевших. По-видимому, это действие гормональной системы воды, что в воздушной среде мало возможно.

Эволюционно рыбы, ведя отбор, окончательно загоняют планктонтов в эконишу мелюзги. Она остается на быстром ходу не замеченной рыбой или даже проскакивает через фильтры ее жабр. Напомним, мелкие коловратки способны и выпрыгивать изо рта рыб. И все же рыбы часто способны почти целиком выедать зоопланктон на большой акватории, особенно охотясь стаями и тем самым освобождая водоросли на время от пресса растительоядных рачков. Это дает водорослям возможность, пользуясь их быстрым размножением, восстанавливать свою численность как базу биопродукционных, да и деструкционных процессов в биоигроценозе озера. Последнее особенно сильно реализуется в ходе суточных вертикальных миграций всех обитателей пелагиали.

Вертикальная миграция веществ и существ в фитали озер по массе в отличие от наземных биогеоценозов больше связана с физиологическими процессами и поведением. С быстро наступающей под водой темнотой водоросли, переставая помимо CO_2 выделять и O_2 , уменьшают свою плавучесть и начинают опускаться вниз вслед за медленно нисходящими растворами и довольно быстро падающим дождем трупов фито- и зоодетрита. Опускаясь, водоросли приближают-

ся к роковой для них черте, где возможный фотосинтез по энергии равен тратам на дыхание. Более того, здесь фитопланктон подходит к дневному скоплению растительноядных в полумраке на глубине около 10 м и более.

Опасность как будто усугубляется тем, что рачки в это время с подъемом верхнего края каймы подводного мрака начинают активно всплывать вверх со скоростью 150 мм/ч, но не просто навстречу первым цепям «полуобращенных водорослей», а сквозь них в тылы их скоплений, ближе к поверхности, где строй фитопланктонов уже разрежен и где отфильтровывание их энергетически не так эффективно. С рассветом все начинает повторяться в обратном порядке так, что линейные сгущения водорослей и их потребителей не задерживаются друг возле друга, а невозможность для водорослей вечером удерживаться у поверхности вдали от губительной компенсаторной линии оборачивается для них пусть и частичным, но для популяции достаточным спасением. Что или кто заставляет растительноядных рачков своим рациональным маневром щадить эти водоросли? Это опасность дневной атаки пелагических хищников и в первую очередь рыб яснозрячих, но только на ярком свете и с наступлением сумерек вынужденно бездействующих. Нужно, конечно, иметь в виду, что только ночью рачки могут вздохнуть свободнее (и в прямом смысле слова) в более богатых кислородом приповерхностных водах. Есть еще и сезонные миграции, но они сочетаются уже с мощным сезонным вертикальным перемещением самих водных масс, о которых речь будет далее.

Граничная прослойка между эпи- и мезолимнионом на линии термоклина. Если при погружении на каждые 100 см вглубь давление повышается на 100 г/см^2 , то ниже 5 м завеса всех живых и отживших планктонов начинает опускаться все медленнее. Около 10 м глубины это проявляется еще сильнее, тем более, что примерно здесь заканчивается слой, перемешиваемый ветровыми волнами, а следовательно, и теплоаккумуляционный. Здесь вода чрезвычайно медленно прогревается почти только за счет одной диффузии, а это рубеж термоклина со скачкообразным повышением физической плотности воды и попутным сильным уменьшением ее насыщения кислородом.

Естественно, что здесь сразу зависают, резко сократив скорость своего оседания, частицы ВОВ, адсорбирующие бактерии, которые в этом положении, как и в почве, переходят в физиологически особо активное состояние. Они быстро размножаются и повышают свою численность в несколько раз по сравнению с фиталью — до 5 млн кл./см³ и более. Интересно, что даже при продолжении повышения концентрации частиц ВОВ численность бактерий не растет выше 10 млн/см³. Бактерии, выделяя пузырьки CO₂, способны вовлечь оседленные ими частицы детрита во всплывание, а с ними и в возвращение прямо в нейстон. Таким образом, термоклин не только физический барьер эмиграции энергоносителей из фитали, но с помощью микроорганизмов и аппарат активного их возвращения в нее, что особенно хорошо и постоянно выражено в океане в виде так называемого морского снега, хлопьями идущего вверх. Аборигенными видами термоклина являются, как правило, анаэробные сульфатредуци-

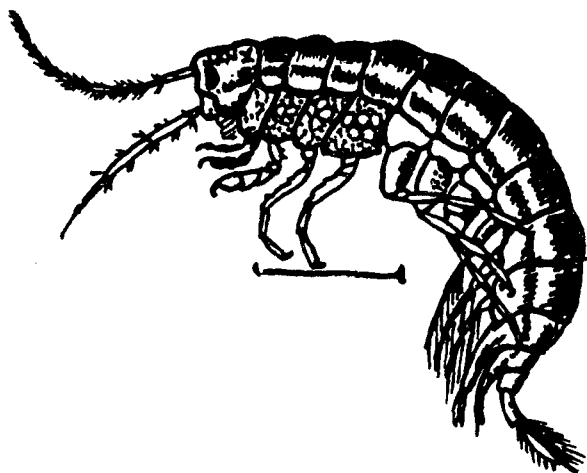


Рис. 60. Крупный рачок бокоплав, способный к цеплянию, зарыванию и плаванию прыжками.

рующие и метаноб-
разующие бактерии.
Другой группой оби-
тателей термоклина
можно назвать сине-
зеленые водоросли,
или цианобакте-
рии, — тоже из про-
кариот, но уже с
миксотрофным пита-
нием, способные вы-
носить высокие кон-
центрации сероводо-

рода, а также дефицит кислорода. Наиболее типичный представи-
тель — *Oscillatoria limnetica*.

У термоклина останавливаются нисходящие суточные миграции
большинства зоопланктонтов. Однако некоторые виды в своем стрем-
лении к спокойной ночи формирует его и образуют поведенчески
обусловленную живую связь массопереноса со следующим генетиче-
ским горизонтом пелагиали.

Генетический горизонт мезо- и гипolimниона. Это область спо-
койных темных и в основном холодных и слабонаселенных вод, в ко-
торых продолжается опускание на дно более крупных частиц ВОВ,
прорвавших термоклинный барьер. Как бы по степени сгущенности
темных черт в этом горизонте различимы два подгоризонта, особенно
по их микробному населению.

Мезолимнион до глубин 2—3 м ниже термоклина — это зона
остаточной кислородности (1—1,5 мг/л) и контакта с массами метана,
более характерного для гипolimниона. Здесь господство микроаэроб-
ных и анаэробных водородокисляющих бактерий, среди них обычно
«всеядные» органодеструкторные жгутиковые зубактерии — псевдо-
монады, внешне похожие на простейших одноклеточных животных.

Гиполимнион переполнен метаном. Его соединения
при малейшем соприкосновении с кислородом быстро деградиру-
ют, но и изводят на это около половины поступающего сюда кисло-
рода. Это происходит в верхней части гипolimниона и может обре-
кать его нижнюю часть, если она имеет большую вертикальную про-
тяженность, на почти полную бескислородность, особенно в середине
лета и зимой.

В нижней части гипolimниона, где концентрация детрита вновь
нарастает (если он достаточно глубок и особенно глубже 20 м), в со-
лоноватых водоемах образуется особая анаэробная зона. В ней в ре-
зультате деятельности бактерий, общая численность которых вновь
повышается до уровня в приповерхностных водах, накапливается

PO_4^{3-} , еще больше NO_2 , а особенно NH_3 . Местные и аэробные бактерии (в том числе и использующие серу) отличаются обилием внутренних газовых пузырьков и образованием пластинчатых колоний.

Бентосный горизонт у линии раздела вода — дно в известной мере, как и нейстон, может рассматриваться всего как соответствующая граничная прослойка, сама отличающаяся особыми свойствами в воде вблизи дна, концентрируя опускающиеся из эпилимниона частицы ВОВ. Повышается их запас здесь и за счет взмучивания со дна, на небольшой глубине в первую очередь за счет штормовых волн. На больший же глубинах более заметным делается и другой фактор — кратковременные, но частые выскакивания невысоко над грунтом его постоянных и в том числе роющих обитателей, в первую очередь относительно крупных ракообразных, например, широко известных бокоплавов *Corammaridae* (рис. 60), вызывающие «всплывание» самого ила. Естественно, что в придонной зоне может наблюдаться и некоторый подъем суммарной микробиотической активности и численности придонного планктона. В его состав входят особые виды ветвистоусых и веслоногих рачков, некоторые из которых проводят значительную часть времени, особенно днем, прячась от хищников в иле или лежа на грунте; этим особенно отличаются заключенные в тяжелые панцири близкие к названным эволюционно, но более крупные ракушковые рачки подотряда *Conchostraca* и подкласса *Ostracoda*, а также другие рачки и некоторые личинки комаров. Так что здесь существует подгоризонт, напоминающий непосредственно приземный на суше, где много не только бегающих, но и взлетающих насекомых, часто прячущихся в почве. Кроме того, особое значение для придонных вод могут иметь и некоторые двустворчатые моллюски (в озерах «горошинки» рода *Pisidium*, а в водохранилищах на реках и рода *Dreissena*), своими фильтрующими сифонами способные создавать здесь заметные придонные течения. Достаточно сказать, что последние из названных моллюсков в Волгоградском водохранилище пропускают через свои раковины за год массу воды, вдвое превышающую весь его объем.

Сами иловые отложения, в которых одни только мертвые остатки одноклеточных планктонных водорослей составляют до 60 % частиц, все время засыпаются новыми порциями опада, к тому же активно осаждаемого фильтрующими моллюсками, которые отлагают на дне не столько свои выброшенные из кишечника экскременты, сколько псевдофекалии — частицы захваченные, но не заглоченные, как малопригодные. Таких «моллюскогенных» отложений за год может накапливаться вблизи скоплений этих животных до $100 \text{ дм}^3/\text{м}^2$ дна и более.

В недавно осевших порциях осадков, прикрывающих его новыми присыпками, все звенья бактериальных сукцессий развиваться не успевают, так как почти тут же они уже оказываются в толще ила, в условиях анаэробных, тем более, что илистые отложения профильтровываются свободной водой едва лишь на 1,5—2 мм. В результате новый материал не идет по пути тех преобразований, которые происходят в почве, не вовлекаясь, как в почве, в инфильтрационные процессы, а сразу оказывается во власти фоссилизации, т. е. переходя в

состояние не биокосного, а лишь биогенного потенциально ископаемого каустобиолитного вещества*.

Это все делает деятельность бентосной биоты затрудненной, но и очень ценной, так как только она способна в этих условиях спасать для действующего гидроценоза хотя бы часть связанной им солнечной энергии от поглощения стратисферой.

Между тем, при недостатке здесь кислорода даже малейшие нарушения газового и вообще химического режима озера (ведь все в конце концов оседает на дно) может выводить из строя бентосную биоту, так что она должна быть под особенно пристальным вниманием биомониторинга. В то же время нужно отметить, что в ней обнаруживаются формы особенно устойчивые к экстремальным ситуациям, заслуживающие культивирования и, видимо, даже инокуляции в сильно обезжизненные водоемы.

Бактериобентос достаточно обилен (1—2 млн кл./г сырого ила), но сосредоточен почти исключительно у самой поверхности. При этом стратиграфия микробентоса достаточно своеобразна и напоминает слоеный пирог. Это возникает вследствие ряда причин. Прежде всего идет непрерывное засыпание сверху дождем трупов и крайне замедленное перемещение вниз даже растворенных веществ в илистых фракциях. Кроме того, здесь полностью отсутствует водное профильтрование, а проникновение веществ идет только за счет диффузии. Все это создает возможность складываться сильно различающимся тончайшим прослойкам в толще грунта порядка всего 2 мм. Эти прослойки состоят из удивительной бактериальной флоры, сугубо специфичной для каждого слоя. Кстати, об этом удивительном и очень важном с биогеоценологической точки зрения мире стало известно благодаря ставшим классическими исследованиям В. В. Перфильева [1964, 1972], впервые применившего принципиально новый к а п и л л я р н ы й метод культивирования микробов. Здесь в диапазоне 2 мм от поверхности прослеживаются не менее семи микрозон: 1) преобладание кремнийконцентрирующих диатомей; 2) накопление окисленного железа и господство сидерокапсульных бактерий, образующих сложные многоклеточные агрегации, внутри которых и нарастают железные и железомарганцевые конкреции с обилием хищных к а р и о ф а н о в ы х бактерий, выделенных в 1957 г. замечательным московским микроскопистом М. А. Пешковым, и близких к нитчатым, но в основном еще неорудненных экземпляров железобактерий. Будучи многоклеточными, они охватывают собой другие, чаще именно нитчатые, бактерии и лизируют их в окружении своего тела. Таков, например, открытый В. В. Перфильевым удивительный *Terrobacter***;

* Особое положение в этом смысле занимают осадки, называемые с а п р о п е л е м. Это однородная желеобразная масса различных оттенков: от желтого, зеленого, бурого до черного цвета, жирная на ощупь. Образуется в результате длительного химического преобразования органического вещества отмерших организмов, преимущественно водорослей. За счет органического вещества синезеленых водорослей в континентальных водоемах карбона образовывались гумусово-сапропелевые угли — б о г х е д ы. Сапропели добывают для удобрений полей и производства пластмасс.

** Все такие бактерии представляют по своей организации чудо прокариотного мира. Состоя из 100—200 клеток, часть из которых соединены друг с другом протоплазматическими мостиками (как у высших растений) и объединены общей слизистой пе-

слизистых образований, например, подушечек, валиков, ножек, подошв, стоп, слизистых тяжей. Иногда эти образования бывают пропитаны гидроксидом железа и окрашены в бурый цвет. Здесь могут встречаться ползающие по грунту хищные личинки жуков и крупных стрекоз, и быстро ползающие хищные бесцветные личинки хирономид рода *Chaboborus*, но главное, это малоподвижные фильтрующие бентонты.

Прежде всего, это губки (*Spongia*, или *Poriphera*), которые с помощью жгутиковых клеток просасывают через свои бесчисленные поры до 1 л воды/см³ своей массы, отцеживая из нее частицы, в том числе и детритные менее 10 мкм в диаметре и переваривая их внутриклеточно, как *Protozoa*. При этом активно биоконцентрируется кремний. В спокойной воде они образуют древовидные колонии до 40 см высотой, а при наличии света к тому же и зеленые, так как подобно кораллам они полны симбиотических водорослей. Отмирая каждый год, они могут, вновь нарастая на старый свой кремниевый скелет, образовывать постройки, похожие на ветвистые сооружения морских кораллов.

Основную массу фильтратов образуют частично закрывающиеся, известные как мотыль, личинки комаров-хирономид (*Chironomidae*, или *Tendirudidae*), гемолимфа которых наполнена алым гемоглобином, позволяющим им жизнедеятельствовать и, как мы увидим ниже, весьма энергично и при крайнем недостатке кислорода. С помощью выделения слизи и паутинок они строят иловые трубочки, в которых живут, перетянутые к тому же нитями и внутри. Быстро извиваясь, они пропускают через трубочки (используя дроссельный эффект) много быстро текущей воды, приносящей все новые, хоть и небольшие порции кислорода к их жабрам. Таким же образом они отцеживают на внутренних паутинках много органических частиц, в том числе и взмученных со дна. Время от времени они съедают всю эту отцеженную массу вместе с паутинками, т. е. питаются способом, известным у многих морских червей эпибентоса. Детритофагами являются в озерах и личинки некоторых ручейников (*Trichoptera*), предотвращающие своим весом всплывание трубчатых домиков, построенных из камушков. Особенно многочисленны среди них эндемичные виды Байкала и Телецкого озера.

И н б е н т о с связан с верхними 1—2 см ила, между тонкими частицами которого довольно многочисленны пробирающиеся по тончайшим полостям между ними и обладающие сильно вытянутым телом инфузории, круглые черви-нематоды и особые виды коловраток. Они, конечно, тоже связаны с разложением и минерализацией ила, но настоящими активными переработчиками являются кольчатые черви из рода *Tubiphex* (2—3 см длины), известные как трубочники, так как строят трубочки, подобные таковым у хирономид, да и кровь у них если не красная, то все же розоватая. Они типичные илоеды, поглощающие в день этот субстрат в количествах, близких к массе их собственного тела и способные подобно дождевым червям не только усиливать микробную активность окружающего ила, но напрямую стимулировать в своих кишечниках его микрофлору. При не очень плохой аэрируемости ила они живут, зарывшись в него целиком. При

остром же дефиците кислорода оставляют в нем лишь переднюю часть тела. Противоположную же часть тела, которая подчас ланцетовидно уплотнена и густо оплетена поверхностными кровеносными сосудами (поэтому кровь легко захватывает кислород), выставляют наружу, находясь все время в энергичном колебании. При этом червячки стремятся собираться группами и образовывать как бы волнующиеся на ветру дерновинки, что способствует аэрации всей придонной воды в целом. В сероводородных же соленых в доемах встречаются и такие тубифексы, которые вообще переходят к анаэробному дыханию с помощью подкожных симбиотических бактерий. Другие подобные бактерии обеспечивают как хемосинтезики и питание таких червей, у которых вследствие этого кишечник совсем атрофируется. Между тем своей роющей деятельностью они могут способствовать аэрации и сдвигу сукцессии в сторону оксигенных биогидроценозов или хотя бы их отдельных горизонтов.

Многие бентонты, в том числе и хирономиды, днем уходят глубже в ил, дальше от и без того дефицитного кислорода, иногда даже до 10 см, понуждаемые к этому, по-видимому, как и беззащитные нектонты, опасностью выедания их, особенно придонными рыбами. И это среди прочего, потому что население донного ила может быть, видимо, настолько и обильно и, так сказать, аппетитно, что существуют даже **з а р ы в а ю щ и е с я** рыбы, собирающие беспозвоночных, подобно кротам в лесной почве, что тоже может способствовать общей аэрации.

Таким образом, там во тьме, где из органогенных остатков в результате нарастающей седиментации начинают оформляться уже новые косные горные породы, в целом увеличивающие энтропию планеты, существуют организмы, которые по возможности сдерживают этот процесс, отклоняя его в сторону негэнтропии, в том числе в союзе с микроорганизмами, и, похоже, понуждаемые к этому не только суровостью общих условий дна, но даже и своими хищниками. При этом они, конечно, используют крохи солнечной энергии, связанной организмами в фитали, но выпавшие в бентос. Так вернемся же, читатель, туда, к главной граничной поверхности, чтобы увидеть, как она закипает биогеохимическим творчеством по сезонам года.

Сезонные пертурбации генетических профилей озер, особенно умеренных широт, в отличие, например, от лесов, где соответствующие процессы очевидны, заслуживают особого внимания потому, что зазеркалья вод, а тем более льдов, остаются нам мало заметными, а между тем... Но все по порядку.

З и м а. Во тьме, где исключен фотосинтез подо льдом, который окончательно прекращает и диффузию кислорода из воздуха, и проникновение в воду света, по сути дела исчезает возможность образования обычной первичной продукции*, особенно если лед присыпан снегом.

* Однако эти процессы все же возможны под кристалльным льдом Байкала или на наледях и наледных полянах Якутии. Кстати, для последних И. И. Васильева [1989] указывает 83 вида и разновидности водорослей, из которых 73 — диатомовых и 10 — синезеленых, причем доминируют наиболее холодолюбивые диатомовые из родов *Navicula*, *Pinnularia*, *Cymbella*, имеющие от 10 до 16 видов, а наибольшую биомассу дают синезеленые водоросли родов *Gloeocapsa* и *Nostoc*.

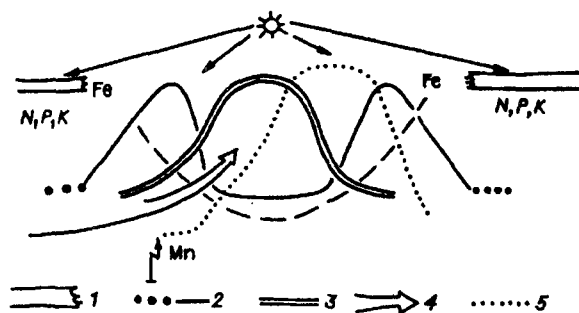


Рис. 62. Тенденции динамики озерного планктона в межледоставье.

1 — ледовый покров; 2 — развитие покоящихся стадий и рост численности диатомей, поддерживаемый железом; 3 — численность зеленых водорослей; 4 — численность синезеленых, тормозимых вначале Mn; 5 — численность зоопланктона.

Фотосинтетическую деятельность можно пробудить зимой

и на обычных озерах Западной Сибири с ее солнечной антициклональной зимой, счищая снег с гладкого льда и тем хоть немного облегчая судьбу некоторых фотосинтетиков (например, хламидомонады, рафидонемы и др.), производящих кислород, а с тем и некоторых потребителей последнего, особенно из микроаэробов.

В то же время аэробные микроорганизмы, потребляя последние порции кислорода, оставшиеся от лета, активно деструктируют остатки фито- и зоопланктона и тем самым насыщают подледную воду все большим количеством высвобождаемых ими органогенов (N, P, K), а попутно и другими элементами, в том числе железом, а также некоторыми витаминами. Их здесь накапливается довольно много, тем более, что холодная приледная вода ($t < 4^\circ\text{C}$) лежит на менее холодной по температуре, ближе стоящей к 4°C , а потому и более плотной, что препятствует осаждению частиц — источников органогенов да и их растворов глубже. Таким образом, верхний слой приледной воды к концу зимы как бы пополнится всем необходимым для жизни, сам оставаясь почти безжизненным в связи с иссяканием кислорода, заменяемого CO_2 . К концу зимы здесь все ждет прорыва кислорода и света (и, конечно, тепла). Все сущее буквально сгорает здесь от нетерпения. Рыба тянется к светящимся лункам, пробитым знающими сезонные кризисы рыболовами и гибнет за железную мормышку.

В е с н а, наконец, сдвигает лед и морщит воду. В нее врываються свет и кислород, что уже достаточно для многих перетерпевших зиму, но и само по себе усиливает эти возможности. Скажем так: при прогреве самого верхнего слоя воды от 0 до 4°C вода делается более плотной и начинает опускаться на дно, неся туда кислород. Опускаясь, она как бы выдавливает на поверхность нижние слои воды, богатые многолетними запасами органогенов и недоокисленной органики. Так озеро производит глубокий весенний вздох облегчения, особенно хорошо проявляющийся на т е р м о б а р а х, о которых мы скажем чуть ниже. Это делает верхний «зимнегенетический» горизонт еще более богатым предметами питания и для авто-, и для гетеротрофов. Дефицит же кислорода у поверхности немедленно сдувается как ветром. Вот теперь все готово для вспышки жизни, но она все еще естественно медлит (рис. 62).

Вспышка не может быть моментальной, ей нужно время для индивидуального развития особей, требующего накопления для каждого

вида определенной суммы эффективных температур развития*, а для некоторых водорослей и отсутствия или избытка определенных химических элементов. Ход биологического сезона приобретает химикотермический (а не обусловленный кислородом) характер.

На начинающуюся пелагическую весну озер первыми реагируют диатомовые водоросли, зимующие в толще воды внутри своих парящих в ней кремниевых скелетов в покоящемся вегетативном состоянии. Этому способствуют высокое содержание в весенней воде железа, необходимого для их роста, и поднимающееся в начале весны из гипolimниона, как мы отмечали, большое количество железобактерий.

Большого онтогенетического времени требуют зеленые водоросли, зимующие чаще в состоянии спор и опускающиеся на субстраты, что к тому же позволяет им переждать некоторый избыток железа. Размножение синезеленых водорослей тормозится, кроме того, и пока еще высокой концентрацией марганца, и, видимо, еще малым количеством соединений азота.

Образование устойчивой термостойкости озера, или стагнации водной толщи, знаменуется снижением численности диатомей, отчасти связанной с израсходованием железа и с ростом числа мельчайших онтогенетически стремительных бактериофильтратов-коловерток, а за ними и планктонных, особенно «кремнезубых» веслоногих рачков. Из водорослей на первый план начинают выходить различные зеленые.

Биологическим летом происходит дальнейший подъем разнообразия и обилия зеленых водорослей, но одновременно и их основных потребителей — главной массы ветвистоусых рачков, до этого долго развивающихся в яйцах, из которых они выходят уже почти взрослыми сильными фильтраторами, способными за несколько дней процеживать всю массу воды озера и быстро снижать численность водорослей.

Здесь возможна бифуркация или даже «трифуркация» процессов.

1. В некоторых водоемах со слабым приносом N, P, K с берегов и при ограниченном перемешивании водной массы, водоросли могут очень полно потребить запас названных элементов в верхнем слое и как минимум начать в связи с этим сокращать образование новых своих поколений, да и погибать, вызывая этим гибель от голода и рачков-фильтраторов. Обедненный таким образом эпилимнион начинает приобретать сезонный аспект олиготрофности (с бедной ограниченной трофической цепочкой). Продление этого аспекта может повлечь за собою снижение и бактериальности вод.

2. Рачки могут отфильтровать и истребить почти всю массу водорослей, что особенно возможно при снижении по любой причине численности хищников, в том числе и рыб. Очевидно, что в этом случае N, P, K будут оставаться не востребованными и до поры до времени накапливаться в воде как потенциал восстановления численности во-

* Это простой показатель, с успехом применяемый для прогноза времени появления сельскохозяйственных вредителей в энтомологии. Он с учетом некоторых частных коэффициентов равен сумме среднесуточных температур выше нижнего теплового порога начала развития вида из яйца или куколки.

дорослей сразу после ослабления их истребителей — рачков. Может возникнуть сезонный эффект как бы перегрузки консументов первого порядка, подобный выбою пастбищ скотом, но с большим потенциалом быстрого восстановления.

3. Развитие зеленых водорослей может пойти столь энергично, что рачки, несмотря на свою высокую численность, как мы отмечали, вследствие залепливания своих фильтров могут не справиться с напором их воспроизводящейся массы. Теснясь, водоросли погибают естественным путем и густой дождь их трупов, то задерживаясь на термоклине, а то как бы проваливаясь через него, устремляется под действием силы тяжести вниз, внутри же разрушаясь бактериями и тем самым поглощая в эпилимнионе и уже, конечно, в бедной им мезолимнионе, значительную дозу кислорода. Отмечено, например, что в этой ситуации число бактерий в воде за 2—3 дня возрастает в 3—7 раз.

В результате снижения кислородности может начинаться преждевременная гибель рачков (что еще усугубляет ситуацию сверхразмножения водорослей), а затем и других животных, в том числе и составляющих корм для рыб, да и их самих. Так озерный биогидроценоз ближе к его сезонной о с е н и от избытка своих фитотворческих сил может впадать летом в состояние некоторого отмирания из-за перерасхода кислорода бактериями-деструкторами.

Обычно же к озерной осени зеленые водоросли убывают в числе, кроме прочего и за счет выедания их рачками. Зато особенно сильно начинают размножаться синезеленые водоросли (а по сути дела, фотосинтезирующие бактерии). Видимо, в далеком геологическом прошлом их предки, обороняясь от эволюционно наступавших эукариот, выделяли ядовитые для них вещества. Эти вещества начинают действовать только при большой их концентрации. Достоверно известно, что наибольшей токсичностью обладают некоторые виды микроцистиса, анабены, ностока, лингбии, осциллятории и др. К примеру, токсины рода анабена наиболее ядовиты и могут быть трех типов: алкалоиды, пептиды и птеридины. Первые самые ядовитые и быстродействующие и могут вызвать нервный паралич, вторые же более длительного действия и вызывают некроз печени. Виды микроцистиса выделяют в основном пептиды, лингбии — лингбиотоксин. В рассматриваемой сезонной ситуации синезеленые водоросли и пускают в ход это архаическое оружие, убивая не только зеленые и другие водоросли, но и приводя к массовой гибели гидробионтов, водоплавающей птицы, домашних животных. Человек также подвержен отравлению этими токсинами при употреблении воды или «даров» озера — рыбы. У него возникают аллергия, конъюнктивит, пищевая интоксикация. Человек может заболеть и гаффской, или юксовско-саргланской, болезнью, вызывающей поражение почек, нервной и мышечной системы, двигательной функции. Возможны и летальные исходы.

Заметим, что образуя биомассу порой в 10 раз интенсивнее других водорослей, именно они способны выступать главными создателями кошмара эвтрофикации биогидроценозов, но уже длительной, а иногда и хронической, особенно часто как бы подталкиваемые к этому деятельностью людей.

В нормальной же природной сезонной ситуации численность синезеленых водорослей (*Nostoc*, *Anabaena*, *Microcystis*) к началу гидробиологической осени вслед за зелеными начинает сокращаться (и составляет 2—10 % средней биомассы водорослей), главным образом, вследствие снижения температур, освещенности, а порой и количества O_2 . Из биотических факторов лимитировать их развитие могут зоопланктеры, а также их собственные прижизненные выделения, которые в больших концентрациях могут ингибировать их рост и развитие. Далее, вновь, как и весной, увеличивают свою численность диатомовые водоросли (например, имеющие на внешней поверхности панциря выступы, щетинки, шипы, шипики, которые увеличивают поверхность и способствуют образованию колоний).

Наступающая озерная осень не только обуздывает буйство жизни, но и сметает ее биогеохимические огрехи, накопившиеся в виде дефицита кислорода, хотя бы только в глубине лимниона.

Осенью вода стынет, становясь способной растворять в себе все больше кислорода и делаясь вновь все более тяжелой. Достигнув температуры около 4 °С, она по известной нам причине вновь уходит в глубь лимниона (особенно у термобаров, отделяющих литорали от профундалей), унося туда кислород. Так озеро делает второй глубокий сезонный, на этот раз осенний, вдох перед зимним сном. Вдох, с которым ему придется дотянуть до таяния льда. Так завершается вторая после ранневесенней депрессии инверсия сезонно-генетических горизонтов воды и наступает вторая зимняя стагнация в их взаимодействии.

Остается заметить, что все эти сезонные пертурбации наиболее сильно проявляются в умеренной лесной зоне природы. Слабее в субарктике, но также и к югу, особенно в тропиках. Таким образом, именно озера лесного умеренного пояса имеют наиболее активный механизм сезонного восстановления богатства органогенами (особенно в эпилимнионе, который они покидают) и достаточной насыщенности кислородом, делающейся более важной с глубиной, особенно перед зимой и после нее, когда он расходуется, не пополняясь. Видимо, именно поэтому культуры охотников и рыболовов были наиболее сильно развиты в свое время на северных континентах. О естественности такого природопознания не следует забывать и ныне.

ЛИКИ ОЗЕР

После профильного рассмотрения озер пора нам взглянуть на них анфас. Озера, по народному выражению — глаза земли (как о том писал М. М. Пришвин), сильно различаются не только размерами, но и глубиной, и цветом, и характером бушующих в них биогеоэкологических страстей. Только учет индивидуальности озер позволяет и сохранять их, и пользоваться их благами, как это было очень убедительно показано самим автором биопродукционного метода изучения продуцентов Георгием Георгиевичем Винбергом [1976].

Наиболее устойчиво сохраняющаяся классификация озер предложена Тинеманом. С некоторыми дополнениями и пояснениями, особенно важными для Сибири, она может быть представлена так.

Эфемерные весенние блюдцеобразные озерки, иногда почти перелетывающие, особенно характерны для Западной Сибири, впрочем, обычны и в восточной части европейской России, начиная с Рязано-Тамбовской низменности, где они известны под названием осиновых кустов, а в Сибири - - березово-осиновых колков. В основном березовые колки в Сибири, особенно Западной, типичны для лесостепи, но обычны и в лесной зоне, в частности, в ее южной части. Колки эти образуются в результате просадок почвы, обусловленных процессами заболачивания и особенно осолодения почв. Блюдцеобразная западина растет при этом, все больше накапливая воды, особенно талой, так что деревья в центре ее начинают вымокать и весной здесь образуется небольшое озерное зазеркалье.

Такое западинное озеро не зарастает плавающей сплavinой макрофитов и осок, так как в конце лета оно чаще всего обсыхает и зарастает луговыми травами. По той же причине не страшна ему и бескислородность, так как в безводную сезонную фазу существования этих амфибиотических озерков происходит довольно полное окисление и минерализация донных отложений, являющихся в то же время и почвами, например, лугово-болотными или осолоделыми. В том числе идет преобладающее быстрое разложение органики, накапливающейся здесь из окружающего леса.

Не удивительно, что весной после быстрого прогрева жизнь такого межводного водоема вспыхивает с необычайной силой, конечно, за счет тех беспозвоночных, которые пережили сухой период осени и зимы в покоем состоянии. Во-первых, это сине-фиолетовые виды веслоногих рачков, за которыми следуют упоминавшиеся нами раньше эпибентосные всплывающие ракушковые и, наконец, ветвистоусые. Обилие особей и биомасса, благодаря особо быстрым темпам индивидуального развития этих эфемерных гидробионтов, к которым иногда присоединяются жаброногие раки, пионерные обитатели наземных водоемов, на единицу площади очень велики. Это обеспечивается также легким и быстрым воздушным вселением сюда ряда насекомых, производящих здесь своих особенно многочисленных личинок.

Во-вторых, то же относится к ряду одноклеточных водорослей, особенно монадной (различные виды хламидомонад, хлорогониумов, картерий), коккоидной (особенно хлорококковые), а также колониальной (виды рода вольвокс и др.) структур. Массовое их развитие может создавать значительное позеленение таких водоемов, вплоть до цветения, когда биомасса их может достигать 1—2 кг/м³. Что же касается макрофитов, то интенсивный рост и развитие прибрежной флоры (калужницы болотной, различных видов осоки, водных прибрежных мхов и др.) создает прекрасные условия для развивающихся личинок беспозвоночных животных; массово в этой зоне развиваются различные виды простейших, среди которых следует особо обратить внимание на раковинных амёб. Конечно, рыбы с их длительным индивидуальным развитием и невозможностью в наших широтах жить без воды, здесь просто не водятся, следовательно, трофическая пирамида эфемерных озерков оказывается незавершенной (без консументов высшего порядка) и потому в значительной мере и столь жизнеобильной, и животрепещущей.

Постоянные, но дистрофные озера или озера с сильно уменьшенной питательностью особенно характерны для глубины лесной зоны, где даже в случае пересыхания дно этих всегда мелких озер зарастает мхом. Это исключает возможность развития аэральной стадии существования такого водоема, особенно благодаря сильной перегруженности его опадом и отпадом окружающего таежного леса, на разложение которых микроорганизмами затрачивается очень много кислорода. Последнее обстоятельство напрямую способствует снижению кислородности воды, так как малая водная масса этих обычно мелких озер при относительно большой площади их дна не может справиться с обеспечением последнего кислородом, играя скорее роль водяной пробки, чем дыхательного легкого водоема.

Так как такие озера лежат в элювиальных кислых ландшафтах, они оказываются очень бедными минеральными веществами, а также богатыми РОВ, так что окрас их вод коричневат. Естественно, что видовой состав сильно ограничен и биомасса планктона и бентоса очень мала. Вследствие неразвитости трофической пирамиды рыб как представителей ее самой верхней части здесь мало или вовсе нет.

Заморные озера, особенно характерные для Западной Сибири даже в ее лесостепи, заметно шире, глубже и богаче биотой, со всеми уровнями трофической пирамиды. В некоторые годы могут быть очень продуктивны, как по водорослям, макрофитам, так и по консументам, включая и рыб. Так, по данным В. И. Ермолаева [1989], в озерах придаточной системы оз. Сартлан в момент «цветения» воды биомасса водорослей (в основном синезеленая водоросль афанизоменон) составляла порядка 143 мг/л — такого количества этой водоросли в озерах Барабы ранее не отмечалось. Результатом же этого явления было то, что из 15 млн личинок сиговых рыб, выпущенных весной в водоем, осенью получено всего лишь 116 тыс. сеголеток.

Однако обычно как раз после биопродуктивного лета кислорода, затрачиваемого на окисление органики, зимой может оказаться чрезмерно мало для многих гидробионтов и в первую очередь для рыб. Приближение к такому состоянию в конце зимы происходит, вообще говоря, во всех водоемах. С этим и связан успех подледного лова рыбы в конце зимы, когда рыба стремится к лункам и прорубям, как местам начала поступления кислорода. Изложенное выше и подсказывает рецепт вывода озерной биоты заморных водоемов из в общем-то коматозного состояния биоценоза. Он очень прост: вовремя во льду должны быть проделаны лунки, у которых могут быть установлены ветродвигательные насосики со шлангами в воду. Все дело в милосердном отношении к биогидроценозу и в небольшом, но своевременном труде, за который биогеоценоз воздаст всеми силами своих весенних процессов.

Мезо- и эвтрофные (особенно кормные) озера встречаются наиболее часто. Они имеют и наиболее типичные горизонтальные профили (см. рис. 61). Постоянно затопленная мелководием (до 5—7 м) береговая отмель — л и т о р а л ь (или подводная терраса, по основателю отечественного учения об озерах С. А. Зернову [1949]), принимающая сток с берегов и зарастающая макрофитами, постоянно приближена к эвтрофикационному состоянию, особенно в конце, а иногда

уже и в начале лета. Вслед за нею идет свал и котел (или профундаль) дна с глубинами до 20—25 м. Только здесь помимо эпилимниона и фитали выражен металимнион и достаточно мощный гиполимнион.

Литораль обычно разделена на эпи- и металимнион, которые наполнены фито- и зоопланктоном и пронизаны макрофитами. Ее же бентос отличается наибольшим видовым составом всех компонентов, но особенно таких, которые могут жить лишь при немалом количестве кислорода, проникающем сюда от недалекой поверхности, а особенно от растений, в том числе и у самого дна, где фотосинтезируют макрофиты.

Макрофиты литорали по мере удаления от берега образуют несколько зон, членов каждой из которых объединяют общие черты организации их жизнедеятельности и воздействия на круговорот веществ. Первую зону, которая наиболее мелководна (около 1 м), вполне можно назвать амфибиальной, так как обитающие здесь растения наиболее подвержены постоянно меняющимся условиям увлажнения. В этой зоне переменное увлажнение — естественное состояние условий среды. Чаше всего здесь встречаются различные виды осок, ситники, стрелолист, гречиха земноводная, некоторые рдесты, водяная сосенка, или уруть, и др. Интересно отметить, что листья и стебли рдеста, урути покрываются корочками нерастворимой в воде углекислой извести. Причем ее не так уж и мало: как пишет А. М. Лапин [1940], снимаемые в течение года с 20 растений рдеста корочки-чешуйки извести дали после прессования при 3000 атм пластину известняка площадью 4 см² и толщиной 8 мм. Так что участие этих растений в миграционных циклах (по крайней мере, кальция) очевидно. Следующая зона идет уже в глубинах водоема до 2—3 м и представлена камышом, тростником, рогозом, прибрежными видами хвощей. Тростник — самое крупное растение береговой зоны — до 3—4 м высотой, с удивительно устойчивым против ветра и даже бури стеблем-соломиной, очень подвижными корневищными побегами, быстро пробивающими себе путь в иле. Направляясь к середине озера, тростник образует весьма значительные заросли и постепенно озеро переходит в режим болота. Далее уже до глубин 4—5 м следует зона кувшинок, кубышек, рдестов. Нужно отметить, что не прикрепленные ко дну растения типа рясок, водокрасов, сальвиний, пузырчаток могут встречаться во всех зонах водоема. Рассматривая эту структурную зональную иерархию макрофитов, невольно проводишь параллель с естественными (ну хотя бы травянистыми) биогеоценозами и тогда легко обнаружить, что отдельные особи того же тростника проявляют себя явно в ценакулярной ипостаси, собирая вокруг себя целую тростниковую свиту. Тростник сопровождают и улитки, слизи, мириады различных членистоногих, не говоря уже о различных гусеницах, личинках, сокососах, листоедах. Погруженная часть стеблей покрыта целым войлоком водорослей-обрастателей, как раз того перифитона, который идет на корм рачкам, коловраткам, простейшим, да и малькам рыб тоже. Вот и работает такая ценакулярная система, поддерживая стабильность ценоза. По принципу высших растений в сухопутных ценозах прибрежные макрофиты, отмирая, поставляют в систему органи-

ку, значительно обогащая илы азотом, фосфором, калием, а также другими элементами. В частности, харовые водоросли, достигающие 50 см высоты, вносят определенный вклад в баланс кальция за счет сильного обызвесткования тела, золотистые, диатомовые водоросли концентрируют в значительной степени кремнезем. Отсюда в пресноводных водоемах могут накапливаться в первом случае мергели, а во втором — диатомит.

П е р и ф и т о н — это те микроросли, которые живут на макрофитах, подобно некоторым мхам в умеренных лесах или орхидеям в тропических лесах. Такие водоросли, как зеленые (из родов апиоцистис, тетраспора, харацциум), мало требовательны к субстрату и поселяются как на растительных объектах, так и на животных. Есть и более специализированные обрастатели. Обильны среди водорослевого перифитона синезеленые, которые своими слизистыми пектиновыми чехлами прикрепляются к подводным предметам. Это чаще всего виды родов лингбия, осциллятория, калотрикс и др. К числу наиболее часто встречающихся обрастателей можно отнести диатомовые водоросли, которые образуют характерный бурый налет. Чаще всего несут на себе груз эпифитов зеленые и желто-зеленые нитчатые водоросли, такие, как эдогониум, кладофора, вошерия. Однако, как отмечают С. П. Вассер с соавторами [1989], практически не подвержены обрастанию водоросли, имеющие целлюлозные ослизняющиеся оболочки (спирогира, зигнема, мужоция и др.). Часто водоросли покрывают подводные побеги макрофитов, образуя сплошной, хорошо заметный пушок. Помимо прикрепившихся здесь автотрофов, в этом пушке находятся и сидячие гетеротрофы, особенно из крупных одноклеточных и коловраток-фильтраторов. Биомасса всего этого, так сказать, насаженного биоценоза конечно не велика, но суммарная площадь активной поверхности усвоения всех взвешенных и растворенных среди стеблей макрофитов веществ, конечно, сильно превышает биогидроценоотическую активность всего гидромакрофитного покрова озера, тем более что в этой массе обрастаний, или в перифитоне, по А. Л. Бенигу [1924] (гр. пери — вокруг), образуются пленки активных бактерий. Следует отметить, что перифитон охватывает так же и свои, и другие водные сооружения из разных материалов. В этом виде он всем известен на стенках аквариумов. Видимо, он играет роль в самоочищении вод и может служить неплохим индикатором их состояния. Перифитон образуется уже за недели и более всего на некоторой глубине, где его слабее разрушают волны, но не ниже, где ему не хватает света, и в большей мере на горизонтальных и, конечно, на обращенных вверх поверхностях. Часто развиваясь очень сильно, он сам отваливается от носителя и перифитонная сукцессия быстро затягивает проран в его покрове.

Несмотря на все сказанное, именно подводная терраса литорали принимает с берега и аккумулирует сток среди прочего благодаря макрофитам. Понятно, что она наиболее легко может переходить в соответствующие фенофазы эвтрофикационную черту, к счастью, именно на грани литорали и пелагиали над котлом озера весной, и, что особенно важно, осенью в толще воды возникает термобар. В его толще устанавливается как бы завеса наиболее плотной воды с темпе-

ратурой около 4 °С, отсекающая водные массы над литоралью и над котлом озера друг от друга. Осенью это приводит к тому, что, с одной стороны, первые с градиентом 4 °С быстро замерзают, а с другой, способствует нераспространению волны холода в надкотловую массу воды, где температура долго удерживается на уровне 7 °С. Весною термобар возникает там же вновь при температурах под котлом 0—2,5 °С и от 5 до 15 °С над литоралью по мере приближения к срезу воды. При всем этом следует помнить, что погружение воды с температурой 4 °С происходит в основном в толще термобара от поверхности до дна, главным образом котла. Все это очень хорошо проанализировано в гидрологии [Михайлов, Добровольский, 1991], но мало учитывается гидробиологами. Между тем очевидно, что эти явления лимитируют возможность распространения организмов из зоны сгущения жизни в прибрежных водах в основную пелагиаль озера. Более того, это определяет и аутогенное (помимо ветровых) биогеоценотическое течение в озерах, создавая в них, судя по всему, свою особую гидрохимическую катену, как бы в продолжение наземной. Эти процессы могут иметь прямое отношение к развитию опасных процессов антропогенной эвтрофикации озер, о которой мы будем говорить особо.

Олиготрофные озера отличаются своими размерами, глубиной более 30 м и крутизной подводных берегов при очень слабом развитии или полном отсутствии литорали. Чаще всего они развиваются на кристаллических породах, дно которых лишь слабо прикрыто илом. При этом органогенов в них мало. Бедны они и бактериопланктоном. Но поэтому они прозрачны и богаты недоиспользуемым организмами кислородом, насыщенность воды которым даже осенью у дна может сохраниться на уровне 60—70 %. Это создает предпосылки для достаточной рыбности таких озер, несмотря на количественное снижение богатства фито- и зоопланктона, состоящего из беспозвоночных — главного корма этих рыб. Классическими примерами таких озер у нас могут служить Онежское и Ладожское, подобные которым раньше признавались мало уязвимыми для антропогенной эвтрофикации. Но ныне пресс усилился и названные озера уже не могут служить источниками питьевой воды для населенных пунктов. Это заставляет нас отдельно рассмотреть проблемы эвтрофикации озер, особенно антропогенной.

«БИОТИЧЕСКАЯ ГОРЯЧКА» АНТРОПОГЕННОЙ ЭВТРОФИКАЦИИ ОЗЕР

К обозначенной в заголовке болезни озера предрасположены под действием катенного стока, приносящего с берегов и водоразделов элементы минерального питания фитопланктона. В то же время известно, что нет более мощного агента усиления этого приноса и включения в него новых химических элементов, чем хозяйственная деятельность человека, как промышленная, так и сельскохозяйственная. То же, естественно, касается и подогретых вод или из предприятий, или из скважин. Однако сразу нужно обратить внимание, что здесь нет фатальности, так как те же элементы с целью увеличения био-

продукции, в том числе и рыбной, без всяких подобных последствий, а с одной лишь пользой вносятся в качестве удобрений в окультуренные пруды. Нужно вспомнить о порой очень продуктивном рыбоводстве в водохранилищах-охладителях. Значит, опять все дело в культуре общения с природой как с организмом, а не как со складом ресурсов. Кроме того, важно и трудолюбие, и если можно сказать, **лю б о т р у д и е** — труд, с любовью к которому только и воздастся от земли и воды все благое для человека.

Упомянутые химические элементы в негативных и позитивных последствиях — это в первую очередь фосфор в различных его соединениях, дополнительное поступление которых и в виде удобрений с полей, и в составе промышленного стока снимает природные лимиты с биотического потенциала. Реже, но подобным же образом, срабатывает и поступление азота, хотя он и самостоятельно фиксируется рядом водорослей из атмосферы. Но сильнее всего действуют разнородные применительно к различным геохимическим условиям смеси этих элементов, включающие среди прочих и серу. В некоторых случаях роль триггеров могут сыграть и некоторые микроэлементы, которые находятся в лесной зоне, как мы отмечали, в дефиците, например, Са, Na, Mg и даже Cu, а в некоторых условиях и Fe. Для озер глубиной до 15 м для того, чтобы перейти в эвтрофное состояние, достаточно получать 0,2—0,5 г/м² этих элементов.

Понятно, что реакция биогидроценоза зависит и от его топографии. В первую очередь эвтрофикационный эффект охватывает литорали и подводные террасы, особенно быстро в заливах, откуда он может очень быстро распространяться на всю даже обширную акваторию. Его проявления до времени сдерживаются в глубоких озерах, где избыточные для биогидроценоза концентрации фосфора за счет непрерывно идущей седиментации могут погребаться в донных отложениях, изолируя его от свободной воды*. Зато позже, после насыщения осадков фосфором, он начинает поступать из этих отложений даже при прекращении притока с берега в ударных дозах и в течение столь длительного времени, что озеро впадает в непродоходящую эвтрофикационную агонию. В этом случае удар может быть нанесен и путем резкого снижения уровня озера, т. е. путем приближения дна к поверхности, причем опять без дополнительного приноса элементов-органогенов. Так, спуск оз. Севан через Разданскую ГЭС на 18 м, можно сказать, моментально превратил этот кристальный олиготрофный водоем в эвтрофный, включая, конечно и действие увеличившейся прогреваемости озера.

Конечно, первым эффектом снятия лимитов по ряду элементов питания является массовое размножение одноклеточных водорослей, быстрая смена их поколений (в том числе в химически оставшихся неизменными, но подогреваемых водах) и тем более бактерий — де-структоров накапливающейся мортomассы, быстро потребляющих весь кислород, поступающий и из атмосферы, и из самих водорослей. «Обескислороживание» естественно начинается из мезо- или гипо-

* Для озер глубиною в 5, 10, 50 и 100 м допустимая нагрузка фосфора может возрастать ξ 70 через 250 до 400 мг/(м² · год). Для азота этот ряд соответственно 1; 1,5; 4,6 г/(м² · год). Превышение же этих норм вдвое абсолютно губительно для этих озер.

лимниона, но может снизу захватывать и большую часть эпилимниона или фитали, особенно над литоралью озер. Именно из глубин начинают подниматься и метан, и сероводород, а это грозит уже скорой гибелью в озере всего живого. Что же касается непосредственных виновников всего этого — бактерий, то наиболее показательно обратиться к примеру морей, куда менее, чем озера, насыщенных бактериями. За счет стоков их обилие за последние 10—20 лет выросло в Ионическом море в 2 раза, в Черном в 6, а в Эгейском и Адриатическом с наиболее густым населением на берегах, считая и курортников, в 20 и 30 раз соответственно. Можно представить, каковы могут быть масштабы подобного размножения в озерах.

Годовые изменения в составе водорослевой флоры озер весьма специфичны и объясняются рядом причин. Конечно же, низкие температуры воды весной подавляют бурное развитие водорослей, но есть среди них «любители-моржи». Это, в основном, холодолюбивые диатомовые (род мелозира и др.). Мелозира, в частности, переносит зиму в илах, не переходя в состояние покоя. Это способствует быстрому ее развитию уже при минимальном прогреве воды. С повышением температуры на «арену» выходят некоторые жгутиковые (динобрион, церициум и др.), которые в разгар лета уступают место наиболее теплолюбивым зеленым и синезеленым водорослям. И опять же не только температура — регулирующий фактор, но и то, что эти водоросли переносят зиму в состоянии спор и выход из латентного состояния требует определенного прогрева водоема. Вместе с тем массовое развитие зеленых требует большого количества азота, а это наступает уже летом или ближе к осени, когда начинается «дождь трупов», отмирающих в результате удушья, дефицита минерального питания и т. д. Однако синезеленым этого азота надо меньше, чем зеленым, но больше, чем диатомовым. Кроме того, как пишет М. М. Голлербах [1951], один из крупнейших ученых-альгологов, патриарх отечественной альгологии, синезеленые массового развития достигают летом уже потому, что именно тогда азота в водоемах еще мало, а содержание железа, большие дозы которого для них губительны, уже уменьшилось. Чаше всего цветение водоемов вызывают синезеленые водоросли, относящиеся к родам афанизоменон, микроцистис, анабаена, ривулярия. Именно они еще и наиболее устойчивы к недостатку O_2 , избытку солей, да еще H_2S . Кроме того, в их «разгуле» играет роль и способность многих водорослей (особенно зеленых и синезеленых) к миксотрофному питанию. Это объясняется наряду с фотоавтотрофностью использованием и азотсодержащих органических соединений, которых может быть предостаточно в водоемах как в силу описанных выше причин, так и в результате антропогенного загрязнения и роста эвтрофикации. Некоторые водоросли в темноте могут полностью перейти на сапротрофность.

Что касается зеленых водорослей, то они чуть позднее, чем в разгар лета (ближе к его концу), дают бешеные темпы размножения. Чаше всего в мелководных водоемах цветение вызывают зеленые эвглены и хламидомонады. Особенно хорошо они развиваются в загрязненных органическими соединениями водоемах. В глубоководных же чаще всего роль возбудителя цветения вызывают виды вольвоксов и

различные представители протококковых. При большой концентрации этих водорослей рачки уже отфильтровывают их меньше и не могут остановить заполнение ими всей фитали.

«Цветение» могут вызывать и другие группы водорослей. Так, красноватое «цветение» вызывает эвглена кровавая, золотисто-желтое — работа хризомонадовых водорослей, коричневую и бурую окраску дают перидиней и диатомовые.

Источники агентов эвтрофикации. Один из них лежит как бы в самом озере. При обильном развитии макрогидрофитов происходит выбрасывание их из озера волнами, а затем гниение в зоне заплесков с соответствующими последствиями для биоты вод. В нашей стране большая часть источников агентов лежит на ее бескрайних нивах, откуда сносится около 95 % фосфора, включающегося в эвтрофикацию, в Европе это только 9 %. Конечно же, сказывается принос органики, смытой вместе с почвой, содержащей не только азот, но и фосфор. Особенно же много сносится названных органоенов в составе смываемых с полей (не менее 30 % от вносимого) минеральных удобрений*. Иное дело органические удобрения — они как бы влипают в почвенные агрегаты и тем противостоят сносу. Между тем навоз на фермах и дойках недалеко от естественного водопоя уже играет роль куда более тяжелую, чем выбросы гидромакрофитов. Что уж там говорить, если купающийся человек выносит в смывах с кожи 75 мг фосфора и 657 мг азота. Вследствие этого нагрузка купальщиков не может быть более 50—100 чел./га гляжа в день**. Второй источник — города: 5/6 фосфора, вытекающего из них, приходится на коммунальные стоки, а 1/6 — на смывы с улиц, которые тоже, оказывается, нужно подметать. В целом же на одного жителя за сутки смывается с площади города 5—7 г фосфора, 8—10 г азота.

Меры по предотвращению эвтрофикации, кроме уже упоминавшихся, напрашиваются сами собой, исходя из концепции биохимического ландшафта Б. Б. Полынова: водоем — это всего аккумулятивное его звено. Во-первых, окончания угодий, спускающихся по склону, не должны распахиваться, а распаханые должны засеиваться многолетними травами. Во-вторых, необходимо оставлять полосы охраняемого почвенно-растительного покрова шириной около километра лесов и лугов, с ограничением рекреации, с посадкой лесокустарниковых полос, вытянутых вкост стоку. В этой полосе желательна также прокладка канав, иногда с бетонированным дном и стенкой, обращенной к водоему, отводящих воду, насыщенную органоенами, в особые коллекторы. Часто желательно, а иногда и необходимо создание мелких «предводоемов» типа лиманов, где образуются озерки временного эфемерного типа с подсевом на их дне после высыхания трав, вывозимых затем при скашивании на поля как зеленое удобрение.

Тщательная охрана этих зон от посещения как скотом, так и, простите, людьми (кроме специально отведенных мест), причем не только с суши, но и с воды на лодках. И, наконец, тщательное сохра-

* Впрочем, применение гранулированных удобрений сильно сокращает этот процент.

** Это не учитывая того, что по данным санэпидемслужб «фекальность» пляжей чаще всего, как ни стыдно это сказать, составляет 80 %.

нение прибрежных зарослей макрофитов на литорали, в том числе и подводных растений: некоторых рдестов, водных лютиков, валиснерий, урути и др., особенно растений, поднимающихся над водой, например, кувшинок, кубышек, сальвиний, рясок и др. и особенно тростников, рогозов, камышей, жадно поглощающих своими побегами фосфор. Эти растения, а особенно тростник, легко убираются после замерзания водоема легкой косилкой на лыжах. Во многих местах существенную роль играет и посадка на мелководья особых трав, например, водяного риса и др. Все это нельзя не называть сукцессионной биогеосистемной натуртехнологией, поддерживающей биопродуктивность на должном уровне, сохраняющей видовое разнообразие (как на суше, так и на воде) и, наконец, просто украшающей природу и жизнь человека в ней.

Прудовое хозяйство как наземно-водное с управляемой эвтрофикацией. Масса рыбы, добываемой во всех океанах, озерах и реках, более чем на $1/3$ состоит из получаемой в специально устроенных прудах (усовершенствованных естественных и искусственных). Отметим, что более $2/3$ этой массы рыб приходится на Китай, где земледелие исторически вышло как бы из дельт рек, а культура оборотного (в том числе водно-полевого) использования резервов плодородия вообще стоит очень высоко.

Как видно из вышесказанного, для решения продовольственных проблем добыча получается нешуточная. Пожалуй, речь может идти о дополняющем земледелие так называемом вододелении биогидроценозов, тем более, что урожай рыбы может составлять от 5 до 20 ц/га акватории. Однако к этим цифрам нужно относиться также осторожно как, например, к продуктивности говядины на единицу площади стойла в скотном дворе. Ведь и уровень производительности труда зависит от биопродуктивности полей, его окружающих, как и в скотоводстве — от площади и продуктивности площадей пастбищ и кормовых угодий, а также и от севооборотов. В целом речь должна идти о комплексном «водоземледельческом» хозяйстве.

В основе него в принципе лежит прудополеоборот, ибо пруды практически переводятся в этом случае в режим временных водоемов, так как довольно часто осушаются, а дно их перепахивается и засеивается травами для ликвидации бескислородности донных осадков и мобилизации органоенов. Необходимо удаление макрофитов, не поедаемых рыбами, чтобы сохранить достаточное количество органоенов для фитопланктона, служащего пищей зоопланктону. Можно, наконец, проводить даже минеральное удобрение вод для той же цели.

Для превращения же энергии фитопланктона в корм рыб важно, что фитопланктоноядные беспозвоночные животные увеличивают свою массу за счет только одного увеличения солнечного прогрева воды в 6 раз в планктоне и в 30 раз в бентосе. Для преодоления внутренних барьеров модели некоторые беспозвоночные разводятся в отдельных микроводоемах. В них за счет органических удобрений, способствующих умножению бактериомассы, урожай достигает 50 г/м^2 за счет дафний, а также коловраток и 25 г/м^2 за счет хирономид. Из этих корморазводников фитопланктофаги и бактериодетритофаги вно-

сятся малыми быстро поедаемыми дозами, чтобы не вызвать перенаселения. Все это приводит к увеличению связывания солнечной энергии в прудах по сравнению с озерами примерно в 6 раз, а в рыбопродукции даже в 9 раз. И все же пруд остается прудом. Он привлекателен для прилета взрослых гидробионтных насекомых, отыскивающих свободные ниши для себя и своих личинок. Известны случаи, когда налетевшие плавунцы и личинки стрекоз, как и быстро размножающиеся листоногие рачки, вмиг выедали почти всех мальков.

И все же при более тщательной и гидробиотически компетентной доработке может быть построена вполне совершенная модель агробио-гидрогеоэкологической системы — задача, достойная первейших университетов и научных обществ, как писал почти 150 лет тому назад об изучении болотца К. Ф. Рулье.

Несколько слов о подогретых водах, в которых, используя их проточность, удастся получать очень большие урожаи в особых садках с наборами нескольких видов рыб и, конечно, при усиленной подкормке. Однако локальное расположение садков через большую местную концентрацию экскрементов рыб может вызвать взрыв эвтрофикации или особых рыбных токсикозов. И все же нужно сказать, что продуманное использование всех ипостасей типов озер может привести к созданию продуктивных и красивых как в теоретическом, так и непосредственно в визуальном смысле слова водно-наземных хозяйств, в которые может быть включено и птицеводство, и животноводство даже со свиноводством, отходы которого могут обеспечивать производство личинок мух, представляющих собой отличный корм для рыб. Здесь открывается поприще и для приложения технической изобретательской мысли к конструированию того, что можно назвать эмбриолого-трофическим конвейером¹⁶.

Итак, озера как фокусы стоково-биохимических процессов могут быть сохранены, обороняемы и культивированы. Все это важно еще и потому, что переливаясь через край, они дают начало рекам, к которым мы и переходим.

РЕКИ

Мы знаем, сколь малая толика гидросферы, даже по сравнению с озерами, содержится в реках. Но вода эта не застойная, а проточная, и полный водообмен рек происходит за 19* дней против 17 лет в озерах. Кроме того, повсеместное и более тесное общение речных вод и наземных биогеоценозов обеспечивается большей площадью граничной поверхности и тем, что своими извилами и ответвлениями они проникают буквально всюду. Общая длина рек и ручьев** на территории страны приближается к 100 млн км, из них лишь около 0,5 млн км представлены реками протяженностью более

* Конечно, без учета водохранилищ.

** Как ни странно, наука не знает иного определения ручья, кроме как «сверхмалой реки длиной менее 0,5 км, нередко пересыхающей». Видимо, биологические и химические критерии могли бы быть более строгими.

10 км. Особенно тяготеют реки и ручьи к лесам, где на 1 км² приходится в среднем более 1 км речных русел. Таким образом, реки подобны капиллярам, проникающим к каждой «биогеоценотической клеточке».

Отсюда не удивительна их транспортная функция в биогеоценозах суши. Речной сток с нашей территории в океан составляет около 4400 км³/год. С ним ежегодно выносятся 384 млн т растворенных минеральных солей, 80 млн т органических и 16 млн т взвешенных веществ. Таковы масштабы эрозионных, аккумулятивных, биотических процессов для речных бассейнов в целом. Конечно, их интенсивность зависит от конкретных условий, и поэтому полезно сопоставление удельных характеристик стока, отнесенных к единице площади водосборного бассейна. Как можно судить из приведенных средних величин, ионный сток примерно в 5 раз превышает вынос органических веществ. Но на больших пространствах тундры, лесотундры, тайги эти величины примерно одинаковы и составляют 10—20 т/(км²·год). Следовательно, для этих регионов миграция вещества в форме органических соединений более существенна, чем для южных степных и пустынных районов. Так, в бассейнах Черного, Аральского, Каспийского морей годовой вынос органики при более высокой минерализации рек составляет лишь 1,5 т/км². Из этих данных понятно, что текучесть речных вод и их способность быть переносчиком разнообразных веществ играет огромную роль в формировании и функционировании биогеоценозов.

Текучесть, а порой бурливость речных вод включает в снос и самих живых гидробионтов, в том числе бактерий, включая и бентосных обитателей. Образуется биосток, который может достигать внушительных размеров (например, в Волге — 1,5, а в Оби более 3 млн т/год). Гидродинамические особенности рек создают условия насыщения вод кислородом воздуха и удаления газообразных продуктов разрушения органического вещества, а также более интенсивного усвоения биотой солнечной радиации. Все это способствует повышению качества воды.

Не удивительно, что уже с палеолита, а может быть, и раньше, именно с реками были связаны и миграции, и поселения людей. Благодаря постоянной возобновляемости свежей пресной воды здесь реализовались санитарно-гигиенические условия становления социума. Именно текучие воды явились первоисточником сил индустрии и транспорта. Не нужно забывать и об исторических образах рек, кормилиц, «матушек» и «батюшек» целых народов*. Кажется, что даже искажение самого лика рек (который формируется десятки тысяч лет не только на берегах, но и на просторах огромных бассейнов) наносит явный удар сначала по людям, а через них и по вековой культуре народов. Но разве только лик реки страдает от человека! И стоит ли обращать внимание на цельность берегов, всякие омуты, перекаты, пле-

* Не случайно их охране придавалось особое значение. Даже древнегреческая мифология свидетельствует об этом. Каждая речка, каждый источник имел своих охранительниц, которые назывались нимфами. Водные нимфы самые разные: наяды — хранительницы источников, ручьев, родников, лимнады — хранительницы болот и озер.

сы? Стоит, конечно же стоит, потому что «устройство» реки — это и комплекс функционально связанных элементов единого организма, и красота одновременно.

ПИТАНИЕ РЕК

Многие особенности конкретных рек и ручейков прямо связаны с режимом их питания поверхностными и грунтовыми водами. Мы уже знаем, что эти воды отличаются по химическому составу; важны и сезонные вариации объема их поступления в русло. Поверхностное питание подразделяют на снеговое, горно-снеговое (ледниковое) и дождевое.

Снеговое питание характеризуется малой минерализацией, поскольку талые воды не успевают обогатиться солями, стекая по еще промерзшей земле. Они несут много растворенного кислорода, что очень существенно для многих химических и биотических процессов, заторможенных его дефицитом к концу ледового периода. Несут они и много взвесей с поверхности почв и грунтов и сухих атмосферных выпадений, накопившихся в снеге за всю зиму. Таким образом, весенний паводок не только промывает ручьи, реки и придаточные водоемы свежей маломинерализованной водой, но и обеспечивает поступление новой порции веществ из удаленных от непосредственного контакта мест. Мощность этого первого, а для многих равнинных рек и единственного, паводка зависит от многих факторов (высоты снежного покрова, интенсивности таяния снега, рельефа местности и т. п.). Состав паводковых вод, кроме того, во многом определяется и предшествовавшей осенней ситуацией. Так, если осень была сухой, у поверхности почвы накопятся соли, а если осень была дождливой, почва будет обеднена солями; соответственно это проявится в минерализации весеннего паводка.

Нужно иметь в виду, что снег за зиму способен накопить и большое количество загрязнений, в том числе тяжелых металлов из атмосферных выпадений. Поэтому местами этот очищающий паводок способен превратиться в биоцидный геохимический удар. Поскольку локализация загрязненности снега хорошо видна на аэрокосмических снимках, а состав и свойства загрязнений можно установить снегохимической съемкой, то такой удар в принципе можно ослабить принятием локальных стокозащитных мер.

Реки, имеющие в верховьях горно-снеговое и ледниковое питание, характеризуются помимо первого весеннего паводка еще одним, как бы продлевающим его воздействие на летние месяцы; нередко второй паводок еще и более мощный (рис. 63). Этот вид питания реализуется для регионов Алтая, Восточной Сибири, Средней Азии. Горно-снеговые и ледниковые воды тоже маломинерализованы, но способны нести большое количество взвешенных частиц. Нередко прохождение второго паводка обнаруживает себя даже на равнинных участках реки заметным увеличением мутности воды.

Дождевое питание носит периодический характер и для разных регионов имеет разную значимость в режиме рек.

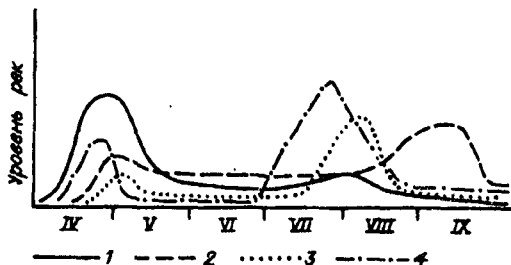


Рис. 63. Тенденции месячного изменения уровня рек разного питания.

1 — обычные равнинные реки с преобладанием снежного, а также дождевого питания; 2 — реки в районах муссонного климата; 3 — то же в условиях континентального климата; 4 — реки с питанием от горных ледников.

приурочены к прохождению циклонов, и дождевые паводки способны вызвать наводнения.

В целом поверхностное питание рек в значительной степени связано с климатическими условиями, рельефом местности. Для состава поверхностных вод большое значение имеют почвенный покров и время контакта с ним. В стоке с северных болотисто-торфяных почв, как мы уже отмечали, содержится много органических веществ и относительно мало — минеральных солей. Особенно много органики гумусового происхождения содержат воды, стекающие с болот, в них может быть повышено и содержание металлов в форме металлоорганических соединений.

Подземные воды, питающие реки, в противоположность поверхностному стоку более минерализованы, обычно содержат меньше кислорода, взвесей. В гидрохимии выделяют аллювиально-верховодное и глубоководное подземное питание. Первое определяется поступлением некоторых запасов воды, накопившихся в аллювиальных отложениях речной долины за период высокого уровня воды при его снижении. Поскольку эти отложения периодически промываются речными водами, минерализация аллювиальных вод обычно небольшая. Наиболее минерализованы воды глубоководного подземного питания. Их поступление в реку может быть обусловлено наличием гидростатического подпора, наклонным расположением к руслу водоносных слоев и другими гидрогеологическими факторами, действие которых может иметь и локальный характер.

В питании реки доля разных источников может быть неодинаковой и на разных участках, и по сезонам. Это создает специфичность гидрологического и гидрохимического режимов и обуславливает выстраивание определенного биогеоценоза, приспособленного к конкретным параметрам. Преобладание у реки дождевого питания определяет сравнительно малую минерализацию вод, частые, но небольшие по амплитуде ее колебания на фоне значительно больших колебаний уровня воды. Для рек с преобладающим снеговым питанием будет характерно резкое снижение минерализации при паводках (одном или двух, в зависимости от связи водосборного бассейна с горными снегами или ледниками). После прохождения паводков минерализация растет нередко в 4—5 раз, а то и более. Типичным примером может служить сезонная динамика состава воды в р. Обь (рис. 64). После ледостава поступление поверхностных вод прекращается и в речной воде наблюдается рост вклада подземного питания, о чем можно судить по увеличению содержания главных ионов и общей минерализа-

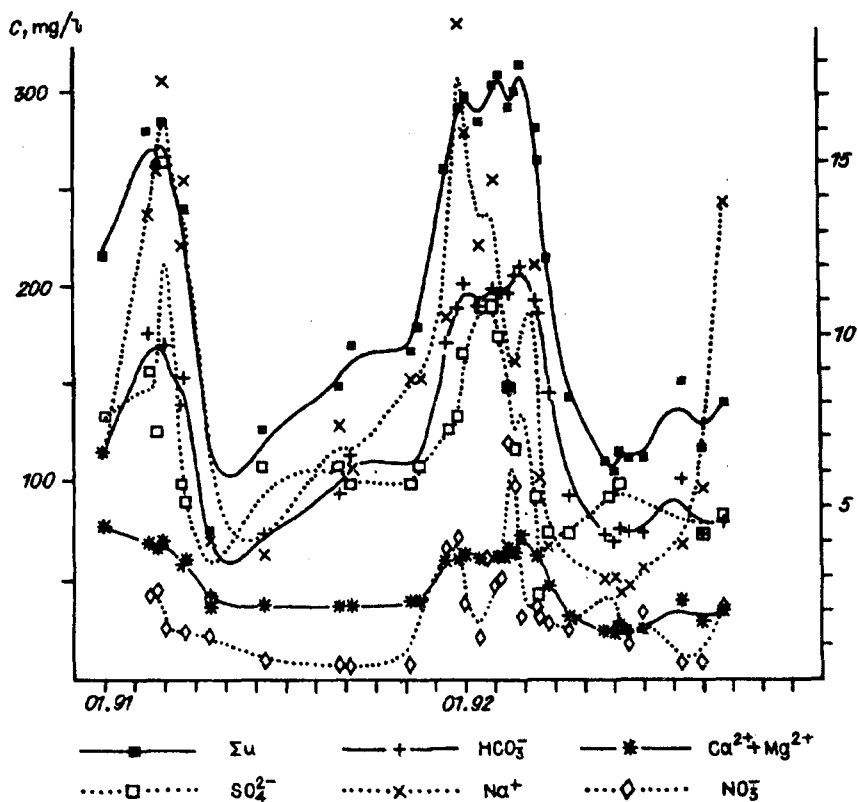


Рис. 64. Сезонная динамика общей минерализации и содержания отдельных ионов в обской воде.

ции. Для выбранной точки наблюдений этот процесс растягивается до весеннего паводка в апреле, поскольку буферную роль играет объем воды в Новосибирском водохранилище. За резким падением минерализации во время весеннего паводка следует затяжной период ее медленного подъема, поскольку летом в Обь поступают воды высокогорных снежно-ледниковых запасов.

Итак, для разных рек в зависимости от многих факторов оказываются переменными и химический состав, и уровень, и скорость потока. Очевидно, что речные гидробиоценозы должны быть приспособлены к такой специфике этой части гидросферы, и более того — извлекать определенную выгоду.

БИОГИДРО(ГЕО)ЦЕНОТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ РЕК

Мы не зря применили в заголовке усложненное слово, желая подчеркнуть куда большую, чем для озер, гидрогеохимическую зависимость узких и извилистых рек от оплетенного ими наземного биогеоценотического покрова (в узком смысле этого слова). Существенно,

что и количественный, и особенно качественный характер этой зависимости по течению реки может меняться буквально через метры. Одно только изменение скорости течения оказывает многогранное влияние на время контакта воды с русловыми грунтами или атмосферным воздухом, на скорость осаждения взвесей и испарения. Существенные изменения происходят у мест впадения притоков. Так что и по длине реки, и по сезону эта зависимость чрезвычайно изменчива, что сказывается и на энергетике, и особенно на биомассе компонентов трофосети (из-за проявления биопереноса).

Естественно, что вследствие наличия пассивного биостока и активного дрифта (сноса вниз по реке бентонтов-продуцентов, консументов первых порядков и, конечно, бактерий-редуцентов), а также восходящих и нисходящих по течению нерестовых, зимовальных и вообще малых постоянных миграций рыб как главных консументов высших порядков, правильным будет вначале остановиться на вертикально-ярусной модели.

Вертикально-ярусная модель речного биогидроценоза. Сразу заметим, что большей частью вследствие сноса течением сильно отклоняющегося движения взвесей и растворов от гравитационной вертикали, генетические связи вертикальных слоев воды ослаблены и во многом замедляются обменами между горизонтально сопряженными участками, взаимодействующими куда больше, чем даже участки горного склона. Горизонтальные членения и связи вдоль всего течения реки мы рассмотрим далее. Здесь же остановимся на примере среднего течения реки с плавным и медленным движением вод.

Ярус приводного воздуха отличается от окружающего прежде всего большей насыщенностью влагой и охлажденностью, а часто и постоянными легкими ветерками вдоль течения. Вследствие всего этого наземные насекомые, да и птицы редко посещают эту струю. Зато крылатые стаи водных насекомых не только строго и при том роями держатся над самым руслом или возле него, а более того, летят обычно именно вдоль него и часто по самому стрежню. Представляется, что многие из них, а особенно поденки, движутся как бы в тоннеле этого воздуха в основном вверх по течению реки, следуя всем его изгибам. Существует мнение, что лёт таких насекомых, особенно поденок, происходит целеустремленно вверх по течению. Это кажется естественным, так как дрейф и биосток личинок вниз по течению должен вести к сползанию их популяций в конце концов в море, что просто требует возврата яйцекладок вверх по течению. Однако строгой проверки этого явления пока нет*. В общем, «воздушная река», часто ясно обозначающаяся и полосой тумана над водным потоком, вообще остается еще слабо изученной все по тем же научно-ведомственным разделам и вследствие соответствующих методических привычек.

Нейстон в реках вследствие и горизонтальной, и вертикальной турбулентности воды выражен слабо. Лучше, конечно, в затонах, полуприкрытых песчаными косами, и в мелких, коротких закосьях, а также в клиньях спокойной воды у побережья островов. Участки, в

* Между тем становится известным, что контрдрифтовые движения как бы ползком по дну навстречу течению совершают и сами личинки, о чем мы еще скажем.

которых может складываться нейстон, выражены постояннее. Обнаруживаются они у берегов, особенно илистых, где вследствие трения воды о дно скорость потока слабеет, а вследствие обгона прибрежных струй струями более открытой воды образуются небольшие обратные течения, обеспечивающие даже возврат поверхностно плавающих организмов. Вследствие того же здесь образуются и полосы макрофитов из стрелолиста, частухи земноводной, сусака зонтичного, поручейника, хвощика малого и др., в том числе и имеющих надводные части, включая и поверхностно плавающие, такие, как рдесты, водокрасы, кубышки, в свою очередь стабилизирующие поверхностный слой воды. Так здесь может саморазвиваться лента речного плейстона. Из животных в ней в первую очередь обнаруживаются способные перелетать с места на место жуки-вертячки и клопы-водомерки, бегающие по воде, опираясь на несмачиваемые лапки, причем среди последних есть виды, специфичные именно для быстротекущих горных рек. Видно, здесь возможно обнаружение и других сильно специализированных форм, заслуживающих внимания.

Э п и л и м н и о н рек на большей части поперечного течения русла находится во власти наиболее быстрого течения, а следовательно, и сноса организмов и переноса механической взвеси.

Р е о п л а н к т о н (гр. *rheos* — поток) содержит мало специфических видов именно реофилов, многие с перерывами, но постоянно поступают сюда со стоком. Таков, в первую очередь, бактериопланктон рек, вымываемый в них просто из почв. Численность бактерий поэтому колеблется, но на довольно высоком уровне — 1—3 млн/мл. В этом плане стоит сопоставить численность бактерий в Неве, вытекающей из светлого Ладожского озера — 0,2—0,6 млн, а в гложущей своими верховьями склоны гор и черноземных предгорий Кавказа Кубани — 1,5—5,8 млн/мл. Плотные скопления бактерий создаются и ниже мест сброса вод, загрязненных органикой, или стока из скоплений навоза в этих постоянно пополняемых, несмотря на снос, сапробных очагах численность микроорганизмов превышает сотни миллионов в 1 мл воды. Среди них можно отметить бесцветные серобактерии, некоторые виды железобактерий (в частности, сидерокапса, охробиум и др.), нитрификаторы, фототрофные бактерии — вся эта флора с окислительным типом обмена. Кроме того, можно отметить и водные грибы, которые здесь полифункциональны и участвуют в разложении органических остатков, паразитируют на растениях и животных, участвуют в симбиотрофных ассоциациях водорослей и прокариот, усложняя этим самым биогеоценозы. Наиболее характерными представителями водных грибов являются виды родов тетракладиум, сапролегния, трипоспермум, хитридиум и др. В конце подобного микробного факела численность сапробных микробов многие десятки миллионов. Это так называемый мезосапробный уровень. Здесь обычно богатая кислородом речная вода теряет его, обогащаясь углекислотой, метаном и даже сероводородом. Естественно, что все оксифильные реобионты здесь моментально погибают, а фильтрационный комплекс биологического самоочищения вод глубоко разрушается. Сохраняются и даже повышают свою численность лишь некоторые бактериоядные инфузории, например, родов *Chilodonella*,

Paramaecium, *Urocentrum* и др., а также питающиеся путем впитывания органики прямо через покровы бесцветные жгутиковые из зоофлагеллят (*Bodo*, *Chilomonas*, *Bicoeca*). Только в мезосапробной зоне, положение которой зависит от набора загрязнителей и скорости течения реки (как раз особенно далеко, если она велика), где число бактерий не превышает 20—30 млн/мл появляются коловратки, планктонные рачки, и, что особо важно, водоросли, начинающие снижать пресс бескислородности.

З о о п л а н к т о н, в первую очередь протозойный, в реках в отличие от бактериопланктона на порядок менее обилен, чем в озерах, но все же достигает 2000 экз./л. Среди зоопланктонов преобладают имеющие домики из органического вещества и сдвинутый сверху густой венец достаточно длинных ресничек, позволяющих им и быстро фильтровать, и быстро плавать (например, род *Coleps*). Еще обильнее, особенно в малых реках с обычным для них большим количеством снесенных с берега бактерий, оказываются бесцветные жгутиковые — до 20 млн экз./л, питающиеся органическими веществами осмотически через покровы, но способные и заглатывать бактериальные клетки через клеточный рот (из группы *Mastigamoeba*), так называемых мастигамеб, как видно уже по названию, близких к родоначальным формам корненожек — голым амебам. Следующую зоопланктонную группу образуют коловратки, особенно подобно названным инфузориям закованные в панцирь, несущий зубцы, пригодные и для парения в воде, и для защиты от рыб. Они напоминают в целом гребешки для украшения волос. Одни из них быстро плавают с помощью ресничек и вращения тела, другие — крупные «китообразные», движущиеся уже без вращения. Особенно типичны коловратки, способные противостоять сносу течением путем закрепления на твердой опоре слизью, быстро превращающейся в длинную нить. С помощью нее они могут долго фильтровать обнаруженные очажки сгущения пищи, в том числе бактерий, но затем, оборвав нить, уносятся водой к новому и удобному месту. Это позволяет им не бороться со стихией ресничками, а отдаваясь ей, использовать ее же энергию для дальнего и быстрого перемещения в поисках новых очажков пищи. Главное преимущество коловраток перед другими многоклеточными планктонами реки — это способность к необычайно быстрому партеногенетическому размножению, позволяющему в случае появления пищи заполнять воду так называемой ж и в о й п ы л ь ю и даже компенсировать снос части этой «пыли» волнами размножения. Такой «речной стратегии» способствует и сильная защищенность оплодотворенных яиц с необычайно плотными оболочками и способность долго находиться в покое.

Н е к т о н состоит из таких специфических любителей быстротекущей и лучше холодной, т. е. более насыщенной кислородом воды, как форели в Европе и хариусы в Сибири. Обладая удлинненным, обтекаемым и утолщенным с боков телом с сильными плавниками (особенно спинным), они ловят не столько беспозвоночных планктонов, сколько случайно попавших в воду жертв из приводной массы воздуха. Выбирают те места реки, где развиты плесовые углубления, где

легче питаться и бентонтами. В этом плане особенно выделяются еще более нектонные по своему облику корюшки.

Меж тем с глубиной плотность взвеси в толще воды растет, с ее переносом связано и образование нижнего предела фитали, который определяется замутнением воды до резкого сокращения поступления света на той или иной глубине. О том, насколько много взвесей может нести река, можно судить по так называемому закону Эри. По нему увеличение скорости течения в 2 раза увеличивает общую массу несомой взвеси в 64 раза, в 3 — в 729 раз, а в 4 — даже в 4096 раз. Это обеспечивает среднюю мутность рек лесной зоны, достигая 100 г/м^3 взвеси. Этот фактор тем более важен, что даже при ослаблении потока твердые частицы еще продолжают плыть, оседая медленнее, чем в стоячей воде.

В связи с этим плотность взвеси может возрастать с глубиной, но до определенного предела, ибо в связи с трением о дно скорость потока на известной глубине резко понижается, а следовательно, скорость осаждения вновь возрастает. Содержание взвеси в столбе пелагиали может быть так велико, что на глубине всего 1—2 м вода уже оказывается затененной так, что водоросли впадают в компенсаторное состояние. Есть реки, где фотосинтез вообще не возможен и первичная продукция оказывается только аллохтонной, т. е. приносимой.

Мезопелагиаль выявляется в реке не столько с глубиной, сколько с приближением ко дну в связи с увеличением воздействия на водную массу трения ее нижней части о дно, как то показывают типичные эпюры этой скорости, особенно при подходе к донным барам из отложенных наносов. Интересно, что за баром возникает даже придонное противотечение. Иногда удивляешься, как стайка рыб, используя эффект журавлиного клина, пробирается навстречу сильному течению даже горной реки, зигзагообразными маневрами используя прикрытие барообразных неровностей дна. Здесь мы имеем дело, очевидно, с использованием речной мезопелагиали как миграционного канала вверх по течению, естественно наиболее для этого необходимого. Судя по всему, он используется если не планктонами, то многими сносимыми бентонтами, особенно теми, которые активно включают себя в дрейф вниз по течению реки.

В то же время это и полоса торможения, а следовательно, и концентрации переносимых частиц, особенно крупных. Появляются здесь и сальтационные наносы, прыгающие крупные камни, как бы выкапываемые их из ковра на дне в середине реки. Словом, при быстром течении здесь животные оказываются как бы в облаке самума из пыли и камней.

Бентосный ярус благодаря слабости зоопланктона получает большую, чем в озерах, долю различного детрита из эпипелагиали. В озерах — это ярус покоя и успокоения, в реках — это ярус бурления и горизонт не только вод, но и донных отложений из так называемых влекомых наносов, под которыми появляется любой материал, который выпав из взвеси, продолжает двигаться по дну ползком и перекатом. В рокоте горных рек можно уловить как будто глухие раскаты грома — это звуки ударов каменных глыб, перекачиваемых по дну при скорости потока 1,6—5 м/с. При меньших скоростях воды

(0,15—0,5 м/с) перемещаются гравий и галька (диаметром 1—100 мм). В равнинных реках со скоростью течения всего 0,1 м/с это почти всегда песок (диаметром 0,01—1 мм). Что касается ила, то он даже в плесах откладывается лишь в межень и то только местами, будучи как бы сдуваем первым же паводком. Глина (диаметр 0,001 м) чаще всего откладывается лишь у берега, но быстро слеживаясь, может сохраняться надолго.

Движение всех грунтов идет почти непрерывно перекаत्याющимися друг за другом поперечными к руслу волнами, подобными морским, или грядами песков пустыни (с высотой до 6 м).

Донные гряды обычно асимметричны и движутся с помощью обрушивания камней в струе водопада по их переднему крутому откосу. В результате впереди каждой гряды вымывается нечто вроде углубленного омута. Часто гряды, нагоняя друг друга, группируются, образуя сложную поперечную гряду с быстринной идущей через нее воды — это перекаат, где русло еще и сужается образованием прибрежных, побочных отмелей (рис. 65). Очевидно, что на порогах происходит насыщение речной струи кислородом*. Когда объединяются и подводные мезоформы дна, которые мы называли омутами, в широком течении образуя глубокие и спокойные плесы, в которых могут накапливаться осадки более мелкие, чем по отрезку реки в целом — среди камней пески, среди песков — очень мелкие, так называемые пылевые пески (0,1—0,1 мм) или даже илы. Накопление в плесах мелких наносов происходит в основном в межень. В паводки же плесовые отложения чаще размываются.

Перекааты и плесы все время сдвигаются вниз по реке со скоростью 10—20 м/год и более (например, на Вычегде до 250 м, а на Лене — до 800 м/год)**. Так что бентосные биотоны не только бурлят, но и текут или ползут к устью.

В целом в реке создается своеобразный спирально-текущий круговорот веществ, полузамыкающийся в каждом лимане, как это показано на схеме нашего известнейшего гидробиолога В. И. Жадина, несколько дополненной нами, особенно в части придаточных водоемов реки (см. рис. 65). Цепь плесов, включающих в себя и зимовальные ямы рыб, является дорогой сезонных миграций. Зимой рыбы отплывают ниже по течению от места, где они курсируют летом и выбирают места поглубже и поспокойнее, где и останавливаются плотными сонными группами, окутанными общей слизью. У многих видов индивидуальный состав таких групп более или менее постоянен, из года в год постоянен и район миграции, а вот места выбираются разные в связи с гидродинамическим изменением лоции реки. Учет всего этого необходим, так как на зимовьях от химических загрязнений популяции рыб, собравшихся с большой акватории, могут гибнуть целиком. К близкому результату может при-

* По принципу их действия для эвтрофицированных вод устраивают невысокие, но широкие водопадники, иногда целый их каскад. Особенно суровы перекошенные перекааты (см. рис. 65), проходящие лишь в узком проливе в их хребте, так называемом корыте.

** Вот почему на судоходных реках приходится все время вести промер глубины, менять расстановки бакенов и углублять перекааты. Понятно, какими грамотными и хорошими гидрогеологами должны быть рядовые бакенщики.

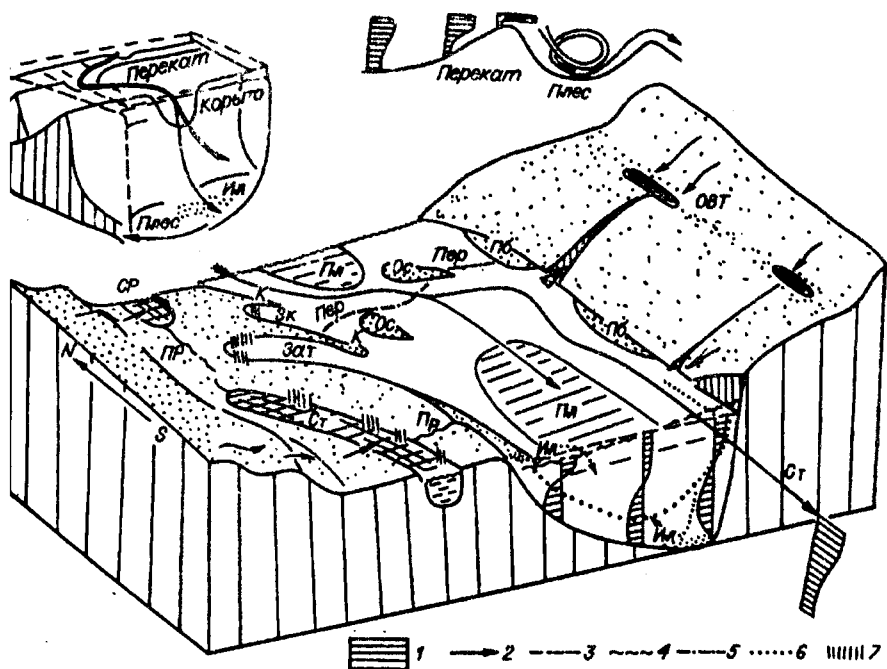


Рис. 65. Схема трехмерной пространственной дифференциации биогидросистемы реки и ее придаточных водоемов.

Пл — центры плесов, СР — стрежень реки, Пер — линия одного переката, Ос — островки-огородки, Пб — побочки, К — намытые косы, Зк — заливы-закосы, Зат — глубокие затоны, Ст — старицы, Пр — протоки, ОБТ — озера высоких террас, Ил — скопление ила. 1 — эпюры изменения скоростей течения с глубиной; 2 — основной поток по стержню реки; 3 — теоретическая поверхность воды; 4 — поверхность с учетом действия сил Кориолиса; 5 — линия переката; 6 — линия переноса илов; 7 — прибрежная растительность.

водить и пресечение постоянных путей недалеких миграций рыб к зимовьям, не говоря о проходных, далеко мигрирующих рыбах. Естественно, что все это создает неповторимые условия для обычной биоты бентали.

Бентонты камней (или литофилы). Образуют камни наподобие перифитона. Во-первых, это пленки бактерий, создающие прекрасную пищевую базу многим представителям перифитона. Во-вторых, это безусловно очень разнообразные представители водорослей, особенно нитчатые зеленые и синезеленые, способные расслизняющимися оболочками, а иногда и специализированными базальными клетками (как улотрикс) прикрепляться к камням. Среди зеленых водорослей можно отметить улотрикс, кладофору, стигеоклониум, энтероморфу, среди синезеленых — носток, некоторые виды лингбии, осциллятории, формициума, а среди диатомовых — чаще всего гомфонема, диатому, синедру, цимбеллу и др. Кое-где (особенно на мелководье) встречаются водные мхи *Fontinalis*. Иногда к ним присоединяются коврики губок и мшанок *Bryozoa*, которые обладают целыми венчиками ловчих щупалец (ловофором). Они отцеживают и выхватывают из воды все съестное, цепко держась за наиболее крупные и, следовательно, наименее подвижные камни. На них можно обнаружить и



Рис. 66. Характерные представители литофильного бентоса реки.

1, 2 — различные утяжеленные домики личинок ручейников; 3 — личинки поденок на нижней стороне камней с боковыми трахейными жабрами; 4 — мшанки, общий вид колонии и ее особи, у которых показано внутреннее строение изогнутого кишечного тракта; 5 — группа сидячих личинок мошек с фильтрующими усиками и присоской на конце тела (Simuliidae); 6 — своеобразные личинки мошек (Dephazocoeza) с присосками на боковых выростах тела.

плотные группки личинок мух — мошек Simuliidae, наделенных усиками, превращенными в фильтрационные веера и сидящих на камне вертикально, вцепившись в него венчиками из крючьев на заднем, слегка вздутом от мышц, конце тела. Другие мошки лежат на камне, прилипая к нему присосками, расположенными на широких боковых выростах тела (рис. 66). Характерны и местные очень малоподвижные улитки с утяжеленными раковинами, больше напоминающими таковые у двустворчатых моллюсков и лишенные в отличие от большинства других настоящих водных брюхоногих плавающей личинки, которая легко бы уносилась потоком. Своими мощными ротовыми скребками р а д у л а м и они соскабливают пленки обрастателей камней, в первую очередь быстро развивающиеся бактериальные.

Утяжелены крупными камешками или целыми плитами из них личиночные домики некоторых ручейников, ползающих между камнями*. Полнее других используют поток кислорода и пищевых частиц тонкотелые, с широко расставленными, как бы обнимающими субъекта ногами, личинки поденок, прижимаемые напором самой воды к нижней стороне камней (см. рис. 66). Так как струи, несущие у дна взвесь, из-за непрерывных подвижек камней переменчивы, такие личинки вынуждены менять свое положение в русле. В определенные часы, чаще к вечеру, они сами отрываются от камней и уносятся потоком вниз по течению, умея, однако, опять «приземляться». Как показали наши подсчеты, они при этом начинают тут же ползти меж камнями вверх в гидропласте мезопелагиали, как бы стремясь остаться в своем отрезке реки. Оказы-

* К моменту окукливания, для облегчения дальнейшего вылета взрослого бабочкообразного ручейника, они закрепляются на вершинах камней и строят здесь закрытый домик, состоящий из невероятно больших для них камней.

вается, дрейф активен, а контрдрейф по дну сильно его компенсирует. Это все уже на стрежне реки (см. рис. 66) с наиболее быстрым течением.

Бентонты песка представлены куда большим числом видов, но менее обильны, чем литофилы, особенно водоросли. Здесь чаще всего встречаются шарообразные слизистые колонии (величиной часто с крупную сливу) ностока сливообразного. Помимо ностока встречаются очень многие мелкие диатомовые водоросли, массами лежащие на песчаном дне или даже передвигающиеся с помощью особого механизма. В равнинных реках они заселяют огромные площади. П с а м о б е н т о н т ы (гр. psamos — песок) мелкие, чаще имеют плотные покровы, но главное, способны быстро закапываться. Это некоторые коловратки, круглые и кольчатые черви. Из ракообразных же наиболее типичны особые виды бокоплавов и мизид, последние из которых напоминают обычных, но только маленьких речных раков. Обитая в основном в морях, они представлены и в некоторых северных реках как реликты фауны ледниковых, флювиогляциальных богатых песком потоков.

Для бентонектона типична стерлядь и близкие к ней рыбы, уплощенное снизу и хорошо защищенное сверху плотными щитками тело дает ей возможность стремительно как бы ползти по грунту, ощупывая его усами и взрыхляя вытянутым рылом. Она — типичный потребитель эпибентоса. Ее, однако, временами можно относить и к гипонейстону, так как во время лёта насекомых, непрерывно падающих в воду, она, перевернувшись вверх брюхом, плавает у самой поверхности воды и собирает их ртом, расположенным внизу. Порой она многочисленна и на каменистом дне, где потребляет обрастания поверхности валунов.

Здесь нужно отметить еще особый слой жизни, отсутствовавший в озерах из-за недостатка кислорода — г и п о р е о с (гр. — «нижняя река») — комплекс организмов, живущих под дном реки на глубине до 40 см в продолжающей сочиться здесь части речного насыщенного кислородом потока. Биомасса живущих здесь не только личинок насекомых, но и даже веслоногих рачков достигает 250 г/м^2 , а их общая численность до 800 тыс./ м^2 . Конечно, этот биоконкомплекс, являющийся мощным подводно-подземным биофильтром, при заилении грунтов в случае снижения скорости течения и уменьшения порций поступающего к ним кислорода быстро погибает. Этим самым он резко понижает биогидроценотические силы реки, существенные для динамики и наземных биогеоценозов.

Бентос глинистого грунта (аргилорефилов — лат. argilla — глина), как связанный с постоянно переносимым водой тонким материалом, оседающим обычно у берега, отличается от псаммофильного новым появлением прикрепленных фильтраторов, в частности, губок, мшанок, личинок мошек и др. В то же время податливость этого грунта обуславливает обилие зарывающихся личинок хирономид и особых форм личинок поденок, а также и большого речного рака. Этот биогеоценоз с относительно плавным течением неглубоких местных вод, встречаясь везде, всегда вытянут неширокой лентой вдоль подмываемых берегов.

Пелореобентос ила бывает приурочен к противоположному, т. е. отмелому берегу, где помимо песка неширокой полоской происходит и осаждение ила. Илы богаты не только мелкими детритофагами в виде личинок мух (включая хирономид) и коловраток, а также и массой бактерий. Не удивительно, что именно сюда приурочены такие мощные полужарывающиеся фильтраторы, как двустворчатые моллюски-беззубки (*Anodonta*). Их тела, сверху замыкающиеся толстыми створками раковины, под ними еще целиком обернуты кожистой мантией со сросшимися краями и с отстающими лишь двумя входными и выходными сифонами, через узкие отверстия которых вода быстро всасывается и выбрасывается. Здесь в мантийной полости из воды густыми завесами пластинчатых жабр отбирается кислород, что позволяет жить на глубине при его относительном недостатке, и происходит осаждение ила, а также выбор из него питательных частиц. Так здесь работает самый мощный в реках (да и вообще на дне пресных водоемов) биофильтр*. Группировки пелофилов складываются и во временных отложениях ила на глубине плесов, но малая обеспеченность кислородом не дает им возможности здесь хорошо развиться, да и сносятся эти илы часто. Типичный член пелобентоса из рыб — сом — хищник-подстерегатель, часто зарывающийся и пользующийся не столько зрением, сколько осязанием и слухом.

Фитофивильный бентос животных связан с узкими полосками гидромакрофитов вдоль отмелых берегов с особо медленным течением и с накоплением ила, особенно в закосях и в затоках. Здесь поселяются чаще всего расстилающиеся по илистому субстрату или вообще неприкрепленные водоросли, которые способны своими выделениями, да и просто разрастаниями, скреплять грунт. Чаще всего это ползающие по илу микроскопические диатомовые, золотистые, эвгленовые, криптофитовые, а также некоторые синезеленые водоросли. На макрофитах большое видовое разнообразие водорослей-эпифитов, особенно микроскопических диатомовых, нитчатых зеленых и синезеленых водорослей, а также некоторых желто-зеленых. Среди них и на дне формируется биокomплекс, близкий к такому на мелководьях озерной литорали.

Асимметрия берегов и связанная с ней зона сгущения жизни отмечается в реках и их придаточных системах водоемов. В основе рассматриваемых явлений лежит закон асимметрий берегов К. М. Бэра [1841], не менее глобальный, чем его закон повторения в индивидуальном развитии особи элементов эволюционного филогенеза всей систематической группы, заложивший основы биогенетического закона¹⁷. По нему под действием сил Кориолиса в северном полушарии все потоки отклоняются вправо и подмывают этот берег, а в южном — влево от направления своего течения и подмывают берег со стороны отклонения. Так, у Волги высок западный берег, а у Оби — восточный. Этот закон имеет отношение и к направлениям океанических течений. По изменению формы эпюра вследствие закона К. М. Бэра как бы напользающая поверхность воды на правый берег порождает углубляющееся нисходящее течение, оборачивающееся у дна восходящим, выносящим на левый отлогий берег донные на-

* Механизмы которого особенно развиты на шельфах океана и рассмотрены нами подробно.

носы, в том числе и илы из глубин плеса. Это похоже на восходящие течения в океане, апвеллинги, поднимающие элементы-органы в зону фотосинтеза. В реке к поверхности вод отмелого берега переносятся сами органические вещества (вместе с тонкими песками).

Так, в текущих водах по закону К. М. Бэра образуется слева зона сгущения жизни (в том числе макрофитов и органических илов), а следовательно, и концентрация процессов, ведущих к развитию свойств биокосных тел как на грани с суши, так и в самой речной воде. Недаром вся эта полоса служит местом постоянного кормления почти всех речных рыб, так как они в основном лептофаги, правда некоторые из них способны кормиться и у правых размываемых берегов, добывая личинок, зарывающихся в глину*.

Придаточные водоемы и другие модификации русла. Закося и затоны, о которых мы уже говорили (см. рис. 65) могут развиваться преимущественно уже на поворотах реки. С поворотами русла связано и возникновение с т а р и ц, превращающихся в пойменные озера, или его лук и излук. Они связаны извиваемыми м е а н д р а м и русла, свойственными для наиболее выровненных главным образом средних и нижних течений рек. В паводок петли-меандры** спрямляются сильным потоком и паводковое русло может делаться постоянным, отсекая серповидный меандр на лето как обособленное озеро, связанное в это время с рекой разве что общим гипореосом, но сдерживающим их общий уровень даже среди лета. Иногда это происходит с помощью стока из почв на берегах, так что они могут рассматриваться летом не только как части реки, но и как субаквальные аккумулятивные ландшафты береговых биогеохимических катен. Они (и то не все) сливаются с рекой л п в следующий паводок и поэтому могут в случае связи с берегом рассматриваться как триггерный передатчик конечных продуктов биогеохимических катен биогидрохимически. Иногда таким же образом могут выступать и целиком формирующиеся из наземного стока озера надпойменных террас.

Как ясно из сказанного, все такие придаточные водоемы в современных условиях могут служить временной геохимической обороной реки от поступлений с берегов. Однако к этим природным биогидросистемам нужно относиться внимательно, памятуя и о весенней или летне-ливневой их ударной промывке. Их следует защищать от наземного стока, например, удобрений с полей и сброса промышленных вод не менее, чем саму реку. Тем более, что они как своеобразные отстойники речной биоты играют большую роль в стабилизации и поддержании биопродуктивности всей реки, в том числе и ее рыбопродуктивности.

Особенно это относится к старицам, сохраняющим летом хоть какую-то связь с рекой и проточность, достаточную для поступления кислородных вод и удаление вод, насытившихся CO_2 (иногда в рыбоводных целях предпринимаются и экстренные гидротехнические ме-

* Вот почему для лозли рыб в реке, вспомним, оказывается достаточно удочки, закидываемой с берега.

** Меандр — название сильно извилистой реки на одной из равнин Малой Азии. Как говорят, меандрирование медленно текущей реки связано с отторжением уже неостановимой цепочки от одного берега к другому. Это как бы собственный метаморфоз реки.

ры, способствующие этому). Биота здесь оказывается населенной многими видами, в том числе и макрогидрофитами и, соответственно, фито- и зоопланктонами, как в лучших озерах, несмотря на наличие черт эвтрофикации, включая и повышенное содержание синезеленых водорослей. Поэтому рыбы, в том числе и такие типично речные, как окунь, судак и даже плотва, здесь могут не только питаться, но и проходить пред- и посленерестовый откорм, а при наличии разнообразных субстратов и нереститься. Вследствие того, что в придаточных водоемах (даже в закосьях) фито- и зоопланктон развивается раньше, чем в реке, на которой еще может катиться холодная, мало минерализованная и мутная от взвесей паводковая вода, водоемы эти часто оказываются как бы «инкубаторами и питомниками» мальков, которые поступают на пополнение речных популяций лишь в следующий паводок.

Более того, почти регулярно во время летних дождей старицы и другие водоемы могут переполняться и выбрасывать ветвистоусых планктонных рачков в реку как бы в подкорм ушедших туда весной молодых рыбок. В разных формах, местах и в разное время это можно осуществлять и искусственно.

Итак, мы видим, что благодаря гидродинамическим закономерностям работы реки, она создает определенную симметрическую закономерность образования реобиотопов, а с ними и биогидроценозов, связанных обменом веществ, стремительным стоком и специализированными движениями самой биоты.

В целно взятом среднем течении в чередовании вдоль ее стрежня или стержня плесов и перекатов можно видеть гидродинамогенную метамирию* перекатов как экстратрагэлювиальных биогидроценозов и плесов, как временно-трансакумулятивных. Вокруг оси стрежня, вдоль которой происходят сезонные миграции рыб, временно осуществляется вертикальная циркуляция воды в развернутом виде, имеющая спиральную симметрию**. Бирадиальная симметрия проявляется в наличии у обоих берегов зон сгущения жизни и гирлянд придаточных водоемов как в самой реке в виде закосий и затонов, так и на ее террасах (стариц, а иногда и озер первой террасы), являющихся как бы периодически открывающимися запасниками всех биогеоценозов русла. Эти симметрии, сочетаясь с естественной асимметрией, проявляющейся по закону К. М. Бэра, позволяют говорить здесь скорее о сложной билатеральной симметрии — той, по которой, например, построено наше тело. В нем полное совпадение диаметрально противоположно расположению частей тела происходит только при вращении и не через 180° , как при бирадиальной симметрии, а только через 360° .

Учитывая отмеченное выше специфическое значение всех этих частей для жизни реки как целостного биогидроценозического организма, приведенная схема может хорошо служить для биогеогидросистемной ландшафтной ориентировки в конкретной ситуации в той или иной речной долине с целью сохранения, поддержания и даже реанимации этого организма. Последнее важно не только вследствие ан-

* Метамерия, или трансляция — это симметрия поступательного движения, при которой совпадение частей происходит при сдвиге их не вокруг, а вдоль по оси. Такова симметрия дождевого червя и поезда.

** Здесь на основе совмещения метамерии и вращательной симметрии.

тропогенного изменения классической ситуации на берегах, но и в связи с тем, что в реке могут быстро происходить размывы или сильные заиления плесов и закосий (что связано и с поддержанием судоходной обстановки), а особенно зарастание стариц и т. д.

О речной биоекосистеме в целом хорошо сказать словами не раз упоминавшегося нами К. М. Бэра, который был пионером популяционно-продукционного изучения жизни рыб в реках севера, впадающих в Каспий, и самого его населения в 1834—1841 годах: «...Остаток ежегодно образующихся на суше веществ, включая экскременты животных, которые в основном идут на пользу местной почве, но частью сносятся и в реки весенними разливами и дождями. И хотя значительная часть последних уносится в моря, но играют свою роль и в реках, в том числе и потому, что в отличие от суши, продукты разложения не в такой мере уходят в атмосферу, они дают большой вклад в экономию природы...» Одним словом, водные бассейны — суть поля, на которых множится рыба и которые удобряются вследствие того простого закона, что вода повинуетя силе притяжения. Так что человеку остается только жать. Нельзя сказать, чтобы жатва и в прежние времена была бы уж очень совершенной в смысле бережности. На малых реках, куда рыба часто идет на нерест, ставились сплошные плетневые перегородки, а в проходах через них устанавливались глухие морды без обратного выхода, перехватывавшие рыбу всех размеров сразу. Товарный же эффект достигается именно сбережением и искусственным развитием системы реки, точнее ее придаточных водоемов, дополняемых иногда и моделями зимовальных ям. Такие рыбоводные хозяйства у нас строятся на совместном выращивании нескольких видов рыб и разведении почти всего биоценоза беспозвоночных гидробионтов, т. е. носят в целом инженерно-биогеоценотический характер. Сколько же биопродукционных потенций реки губится чисто техническим и унизительно «авгиевым» ее использованием.

К сожалению, гораздо чаще реки используются как сточные каналы, в основном по поговорке «...и концы в воду». От себя скажем, особенно в воду текущую, а главное, уносящую и рассеивающую. Эти в основном растворенные невидимые концы уносятся только от места преступления против природы, но к отдаленным местам проживания организмов как в самой реке, так и на ее берегах, включая и человека. Теперь, для того чтобы закончить характеристику речной биогидросистемы в целом, нам необходимо обратить внимание на сезонные аспекты жизни реобиогеоценоза.

СЕЗОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В РЕКАХ

Здесь они вызывают в основном не вертикальные перемешивания, как в озерах, а полную горизонтальную смену вод.

С началом таяния снегов (в том числе и на берегах), первые внешние воды затапливают лед сверху еще до его схода. Со вскрытием реки зимне-меженные воды, в основном грунтовые по происхождению, достаточно богатые солями и бедные кислородом, быстро вытесняются пресными талыми уже кислородными водами. Этот сток выносит и массу гидробионтов, особенно с каменистых и песчаных участков. На-

копленные же илы, в том числе и на плесах, тем временем ветрами выдуваются вместе с их обитателями. Между тем в конце водополия при оттаивании почв с ними в русло поступают не только растворы солей и органических веществ, но и сами мелкие агрегаты почвы. Река сильно мутнеет и наполняется микроорганизмами. Вся масса таких внешних вод, поднявшись обычно на 10—15 м над меженным уровнем, прокатывается по всей реке, оставляя все больше взвеси за пределами русла в разливах по поймам и повышая тем их плодородие.

Кончается половодье — река светлеет и в ней открывается возможность фотосинтеза местных водорослей. Так, по данным А. В. Солоневской [1964], в Оби в связи с весенним паводком и резким возрастанием мутности воды в мае численность водорослей может сокращаться в 10—12 раз по сравнению с апрелем. С окончанием паводка увеличивается и численность, и число видов водорослей прежде всего за счет двух групп — зеленых и диатомовых. Среди зеленых наиболее массовыми могут быть виды протококковых: актинаструм, сценедесмус, диктиосфериум. Синезеленых в это время бывает очень мало. И только позднее, уже в июле, наступает всплеск численности последних в основном за счет двух видов из родов анабена и афанизоменон, которые могут приводить к «цветению» воды. Кроме синезеленых в это время преобладают диатомовые (мелозира, фрагария, нитцшия).

В эту пору ближе к межени вода из затонов, а иногда и из стариц, до того подпертая высоким уровнем в русле, начинает вытекать из них, вынося в реку размножившийся там планктон, особенно рачковый. В этой инвестиции биостока, подкармливающей обитателей реки, в первую очередь рыб, часто принимают участие и достаточно отдаленные озера. Накопив в себе к этому времени воду среднелетних осадков, они, переливаясь через край, ручейками отправляют свои богатые органогенами и планктоном воды в реки. Необходимо, однако, помнить, что возрастает опасность попадания в реки таким же путем, в том числе и из промышленных отстойников, ядовитых веществ. Это возможно и с подземным стоком в гипореосе. Несомненно, что на пути подобных поступлений должны быть заранее поставлены преграды.

В остальную часть межени происходит накопление в плесах илов и их специфических обитателей. Зимой вследствие постоянного притока новых и оттока старых вод, а также вследствие сохранения во льду рек на быстринах полыней, дефицит кислорода не так силен, как в озерах, но все же речная биота, затаившись, уже ждет весеннего глотка в воздуха.

ПРОДОЛЬНЫЙ ПРОФИЛЬ РЕКИ

Река почти во всех ее точках, как мы отмечали, представляет хотя и транзитный, но все же аккумулятивный биогидроценоз для наземных катен ее коренных берегов на всем их протяжении. В то же время по своему собственному протяжению она составляет огромную стоковую гидрокатену с конечной аккумуляцией в озерах и морях. В этом плане здесь могут быть выделены следующие зоны: 1) условно элювиальные самые верхние части с первыми истоками, 2) собствен-

но трансэлювиальные в верхнем течении, 3) трансэлювиально-аккумулятивные, переходные к нижнему течению и 4) аккумулятивные в самом нижнем течении реки. Отдельно следует рассмотреть устьевые части рек, имеющие опять трансэлювиальный аккумулятивный режим, как нам известно, обуславливающий сгущение жизни, в данном случае у стыка с морем.

Области зарождения рек среди элювиальных наземных биогеоэко-систем. Теория развития линейно-эрозионных форм рельефа, а именно таковы долины рек и ручейков, утверждает, что они не могут появляться вблизи водоразделов, а только в некотором от них удалении. Это связано с тем, что для начала эродирования плоский поток, стекающий по уклону, должен успеть набрать необходимые массу и скорость. Достаточная для начала эрозии мера определяется еще и сопротивляемостью местного грунта почв и даже травостоя, который, например, уже лежа под напором воды, но будучи достаточно густым и высоким, может как раз наиболее сильно защищать плотный субстрат, причем травостой не только прикрывает его собою от водных струй, но и сильно замедляет их бег по сравнению с тем, когда травостой стоял, ибо струйки легко обтекали бы вокруг каждой травинки. О том же свидетельствуют и выходы верховодок несколько ниже начала склонов, не говоря уже о настоящих грунтовых водах как прямых питателях рек. Их появление на поверхности возможно лишь на склоне, который срезает или выклинивает их горизонты.

Между тем ситуация в истоках рек равнинно-возвышенной европейской России свидетельствует об ином, во всяком случае для лесной зоны как зоны истоков главных рек. Особенно показательна Валдайская возвышенность, являющаяся местом рождения не только Волги, но и Полы, соединяющейся через оз. Ильмень с Волховом и Ладогой, Западной Двины, тоже впадающей в Балтийское море, а у Ржева и Днепра, стремящегося в Черное море. В этом отношении данная возвышенность специально была изучена в 1891 г. родоначальником отечественной ландшафтной географии профессором Московского университета Дмитрием Николаевичем Анучиным (1843—1923).

Дело в том, что возвышенность эта, как и многие другие, достаточно плосковерха, атмосферные воды поэтому стекают с нее не враз. Образуется их избыток, накапливаемый в болотах. Однако, как у Волги, километра через два сочтется из верхового болота ручей, образующий уже заросшее озерко, а вслед за тем и еще два озера: Большое и Малое Верхние площадью до 400 м² каждое, еще через 3 км начинаются переходящие друг в друга озера Стерж, Вселу и Пено, имеющие в ширину более 5 км, а общую протяженность около 100 км. Только после впадения вытекающей из оз. Селигер р. Селижаровки Волга обретает настоящую речную долину. То же в той или иной степени прослеживается в самых верховьях остальных вышеназванных рек.

В давние времена у приистоковых озер была и зоотическая причина возникновения — плотины бобров, а после их истребления и связанная с земледелием — водяные мельницы, исчезнувшие только после повсеместного распространения паровых. После этого, да еще по-

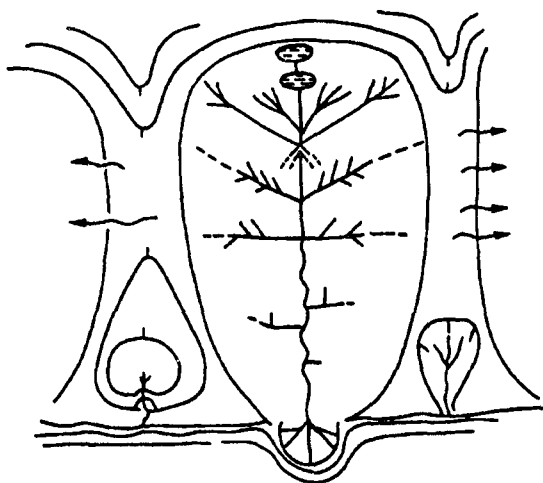


Рис. 67. Принципиальная схема устройства речного бассейна во взаимодействии с соседними бассейнами.

Пояснения в тексте.

сле распространения промышленных вырубок верховья рек стали высыхать и терять роль пусть и малого, но неиссякаемого «первичного сосца реки».

Химизм вод здесь во многом определяется условиями северного ледникового ландшафта. Уже по своему происхождению ледниковые

отложения хорошо промыты и не доставляют много солей в контактирующие с ними поверхностные воды. Минерализация в верховьях Волги — около 120 мг/л, она сохраняется вплоть до впадения Оки. Обилие болот и лесных почв обогащает речную воду органическими веществами гумусового ряда, что вообще характерно для северо-запада европейской части России. Это обилие органики также сохраняется до впадения Оки.

Биоценозы в основном носят характер, свойственный для самых быстротекущих частей реки, но беднее их, так как появление новых популяций происходит только снизу встреч течению, поскольку выше по течению они развиты еще слабее.

Начало формирования долины верхнего течения реки как системы сходящихся на склонах потоков. Линейная эрозия (впрочем, как и плоскостная) получает наибольшее развитие при уклонах от 16 до 30° (при больших вода не столько роет, сколько соскальзывает вниз, так что при уклонах более 75° эрозия может оказаться меньше, чем при 5°), как это убедительно показано в замечательной книге о гидрофизическом подходе к динамике эрозионных процессов и форм [Хортон, 1948].

Модельной можно считать ситуацию на откосах свежих насыпей. Здесь поначалу образуется много параллельных борозд. Одна из них оказывается глубже соседних. И вот последние под действием воды, отклоняющейся всегда в сторону наибольшего понижения, начинают подвигаться к центральной и чуть ниже соединяться с ней (рис. 67), при этом часто сходясь даже в одной точке. Так возникает дендрит водосборного бассейна первого порядка. Ниже точки схода, после резкого увеличения масс воды на достаточно большом уклоне она вырывает уже глубокое главное ложе, которое и чешет на себе весь груз паводкового максимума вод. Можно сказать, что здесь, как на Волге только после впадения уже упоминавшейся Селижаровки, река становится настоящей рекой с долиной.

И в веере, и еще долго после схода его ветвей река сохраняет прямое течение и располагается высоко над базисом эрозии, т. е. своим устьем. Как бы стремясь сократить этот разрыв, она сильно вгрызается в фундамент, придавая долине подчас U-образный поперечный профиль. Это экстратрансэлювиальный речной ландшафт, из которого растворенных и взвешенных материалов больше выносится, чем приносится. От истоков здесь химизм речных вод в лесной зоне отличается большим воздействием подземных вод, в том числе в сезонной динамике состава. Минерализация волжской воды пополняется сульфатом кальция из известняков и гипсов, а еще ниже — хлоридом натрия, достигая в нижней части 300 мг/л. Из-за коагуляции, вызванной увеличением концентрации электролитов, падает содержание растворенной органики.

Только в нижней по течению половине этого ландшафта река обретает настоящую порогово-плесовую структуру. Чем глубже такая река вгрызается в фундамент, тем менее энергично она это делает далее из-за сокращения перепада, и ее русло, и долина начинают приобретать характер, свойственный среднему течению, в котором уже начинается накопление наносов, причем роль плесов естественно растет.

Первые трансаккумулятивные части рек, как и на сухопутных катенах, выделяются там, где имеется достаточно резкий переход от крутых склонов к равнинам, особенно у подножия больших возвышенностей. В таких случаях принос водной массы и ее взвеси еще очень велик, но тут же начинается выпадение и накопление осадков. Теряя силу и переставая двигать самые крупные фракции наносов, река создает в месте их обычного переноса на стрежне большой паводковый бар, в межень появляющийся на поверхности и рассекающий поток надвое, т. е. вызывая его бифуркацию, или раздвоение чуть ниже по течению. Это же происходит с помощью уже менее крупного влекомого материала и с двумя дочерними потоками, что еще более ослабляет силу потока.

Если река при этом слабеет не очень сильно, то общее ее русло как бы расширяется и на нем появляется много так называемых осередков, или периодически затапливаемых островков, а также уже и постоянных островов. В случае большого ослабления потока и сильного расхождения рукавов формируется целая внутренняя дельта*, как, например, на Волге ниже Волгограда или на Оби в районе Сургута. В мелеющих летом рукавах и под защитой островов легче удерживаются бентонты лито- и псаммофилы, а местами и пелофилы. Реофильные рыбы обретают здесь и пищу, и убежища.

Естественно, что на пойменных берегах и на островах жизнь и биоты, и почвы начинают развиваться пышно, даже как бы являясь утрированным продолжением наземной зоны сгущения жизни в этой общей позиции рельефа. Это фактически финальный апофеоз сильно проточных реобиосистем верхнего течения рек. К сожалению, из-за удобства жизни на берегах таких рек и переправ через них в этих местах, они подвергаются здесь большим и разнообразным ант-

* Классическую внутреннюю дельту имеет большая африканская река Нигер при выходе ее с северного склона гор на равнину Сахели между городами Бомако и Монти.

ропогенным опасностям, а посему требуют особых мер охраны*. К счастью, такие места мало пригодны для строительства напорных плотин.

Среднее течение рек на равнине в отличие от верхнего, которое со временем делается по абсолютным отметкам все ниже и ниже, наоборот, как это ни окажется странным, повышается за счет накопления на равнине отложений той же реки и ее соседей тоже. Естественно, это уменьшение разности высот верхних и нижних частей всего потока ослабляет скорость течения в его средней части. В то же время под защитой рассмотренного выше трансаккумулятивного барьера снимается возможность бифуркации. Русло действует как целое и потому начинает особо сильно меандрировать, создавая серию богатых жизнью, илами и органогенами придаточных водоемов со всеми вытекающими отсюда последствиями, о которых мы говорили выше. Как показали наши исследования в котловинах Тувы, по сопоставлению с наземными катенами эти наиболее длинные отрезки самых широких здесь рек могут быть отнесены к частям типа вторичного эля.

Наборы их биоценозов наиболее полны и соответствуют той общей их характеристике, которую мы дали для типовой реки. Оставив пока в стороне устьевые части рек, теперь уж можно рассмотреть и устройство всего речного бассейна.

Осевой профиль речной долины и строение речных бассейнов. Осевой профиль реки (см. рис. 66) с пониженной верхней и несколько повышенной наносами средней и особенно нижней частями, есть профиль равновесия сил размыва водой и сопротивления ей литосной, включая и наносы. Долго достигавшаяся успокоенность потока, в условиях которого полностью реализуются возможности реки в воспроизводстве биоты, илов и, конечно, минерализованных органогенов чистой, так сказать, живой воды. Работа этой системы может нарушаться лишь событиями чрезвычайными. Таковы вертикальные (эпейрогенические) подвижки земной коры, восходящие в верхнем течение и нисходящие в нижнем, тем более при одновременности тех и других. Как это имеет место, например, в некоторых районах Казахского мелкосопочника, русла спокойных и широко меандрирующих рек оказываются с бурливыми течениями, как будто ниоткуда взявшимися, резко углубляют свое ложе, даже в межень, а вода их на все лето мутнеет от взвесей. Естественно, происходит сильное обеднение биоты и размыв донных отложений. И все же, кроме отдельных случаев вроде приведенного, все это представляется по своим масштабам далеким от повседневных забот и эколога, и тем более производственника.

Между тем существуют и эпизоды эрозии, не связанные ни с тектоникой, ни с увеличением осадков, а только с уменьшением сопротивляемости грунтов. Опасность подкрадывается исподволь, но обрушивается почти моментально, так как изреживание растительного покрова, увеличение пространств и постоянства распашки водосборов, монокультура и увеличение технонагрузки на почвы срабатывают по триггерному принципу, как дождевой поток, который вот здесь влечет лишь опавшие листья, а в двух метрах ниже уже роет борозду, в ко-

* В засушливых районах часто именно здесь начинаются оросительные каналы.

торой можно и ноги переломать, так как в этой точке сила накопившейся и разбежавшейся воды буквально сламывает силу сопротивления почвы. Математическое обоснование такой катастрофы основательно дано Р. Хортоном [1948]. Достаточно сказать, что густота овражной сети, сбрасывающей в реки воду, на протяжении немногих лет увеличивается в 10—100 раз. При этом (по названному автору) причины могут быть не только сельскохозяйственные, а заключаться и в успехах, например, медеплавильной промышленности, что было отмечено еще в 1911 г. (штат Теннесси). Вот еще один результат прогресса химического производства в виде промышленных пустынь геологического масштаба. Для подобных явлений достаточно после выработки базового профиля нарушения равновесия эпицикла лишь на одной реке и это уже может сломать гидродинамическое равновесие почти по всему бассейну не только ниже устья реки — нарушителя спокойствия. Необходимо помнить, что бассейн — это целостная система прямой и обратной связи вниз и к центру по стоку, и вверх и в стороны по развитию эрозионных долин.

Бассейн как гидродинамическую систему водоемов, а с ними и типов биогидроценозов в его верхней и переходной части, мы уже обрисовали на предыдущих страницах (см. рис. 65). В среднем равнинном течении, где водосбор не так быстр, притоки пробираются к реке, лишь достаточно накопив воды с больших водосборов, и поэтому попадают все реже. Скат основной реки способствует выработке особой асимметрии долин у притоков, крутой берег их по идее нижний по отношению к течению главной реки. Это ополовинивает водосбор этого берега, но уж мало влияет на остроту угла их стыка с основной рекой. Угол слияния стремится к прямому, а сами притоки делаются все короче. В итоге весь бассейн приобретает яйцевидную форму острым концом к морю. При этом нарастают порядки более или менее перпендикулярных потоков все с большим порядком придаточности, иссекающих всю поверхность бассейна и овладевающих всем его стоком. Это относится и к окружающим каждый бассейн водоразделам. Разъединенные с боков вершинами речек последних порядков, они становятся настолько узкими, что уже не могут служить поверхностью достаточного водосбора и, «выливая» всю свою воду, останавливают рост этих рек путем попятной эрозии, а следовательно, и консервируются. Из-за рисунка самих рек бассейны могут быть особенно широкими. Короткие участки таких межбассейновых водоразделов образуют между их нижними частями бассейны, часто связанные с морем. Стабильность устанавливается и в геохимическом плане. В таком вполне сформировавшемся и задернованном бассейне химические аномалии определеннее оказываются связанными с добычей минеральных ресурсов, а следовательно, будучи до сих пор в своем возникновении достаточно как бы геохимически замаскированными, в последнем случае оказываются легко обнаруживаемыми при высоком уровне эксплуатации сырья. К еще большим нарушениям всего равновесия бассейна, в том числе и в гидрохимическом плане, приводят гидротехнические нарушения в занимающей нас области, связанные главным образом с плотинами.

Совокупность гидрологических, физико-химических, биохимических процессов перемещения и трансформации веществ различной природы в речных системах приводит в итоге к постоянному возобновлению качества пресной воды. Эту способность биогидроценозов люди восприняли еще в давние времена как нечто неизбежное, и длительное время не изменяли привычного приема — сбрасывать отходы в текущие воды. Начав с отходов бытовых, отходов производства, «домашних» скотобоен, красильных, дубильных и иных производств, люди продолжили как само собой разумеющееся удаление отходов гигантских комбинатов и их агломераций все в те же реки.

Более того — с развитием технических возможностей люди все в большей мере стали переустраивать естественные водные системы. Начав с различных запруд, дошли до гигантских плотин, изменяющих гидрологический и гидротермический режимы огромных пространств. Спрямяя поначалу извилистые водные пути в пределах одного ручья или речушки, теперь соединили разные водные бассейны, открыв неведомые ранее пути переноса веществ и организмов. Плановый характер приняли изъятия речного песка для нужд строительного комплекса. Не забудем и масштабных вмешательств в численность и видовой состав гидробионтов. Все эти воздействия и есть загрязнение, т. е. введение человеком прямо или косвенно вещества или энергии в водную среду, приводящие к неблагоприятным последствиям для биогидроценозов, а через них — и для самого человека.

Не стоит сейчас упрекать отдельные отрасли, нанесшие наибольший ущерб водным ресурсам — суть проблемы в другом. Небольшой заводик, рудник, животноводческая ферма, сбрасывающие совсем немного вовсе не ядовитых веществ в чистый ручей, способны вызывать в нем (и в связанном с ним биогидроценозе) не менее губительные последствия, чем промышленный гигант в устье реки. Используют воду практически все виды производств: добывающая, металлургическая, машиностроительная, электронная, целлюлозно-бумажная, химическая и нефтехимическая, пищевая, фармацевтическая промышленность, энергетика, транспорт, сельское хозяйство...

При суммарном объеме речного стока с территории бывшего СССР 4740 км³ водозабор составляет более 350 км³, т. е. каждый тринадцатый кубометр стока проходит через те или иные технические устройства. И это — в среднем, а в регионах с более плотной численностью населения и более плотным расположением промышленности, сельского хозяйства, вероятно, вообще каждый кубометр естественной воды становится техногенным. Так что на разбавление сбросов — основу прежней технической политики водопользования — рассчитывать просто не приходится.

По данным [Государственный доклад..., 1989], в водные объекты страны поступило 153 км³ сточных вод, из них 32,6 м³ загрязненных. С этими стоками было сброшено более 40 млн т загрязняющих веществ, в том числе сульфатов — 21 млн т, хлоридов — 19, взвешенных веществ — 2,2, легкоокисляемой органики — 1,6 млн т, нефтепродуктов — 74 тыс. т, соединений фосфора — 65,7, азота аммоний-

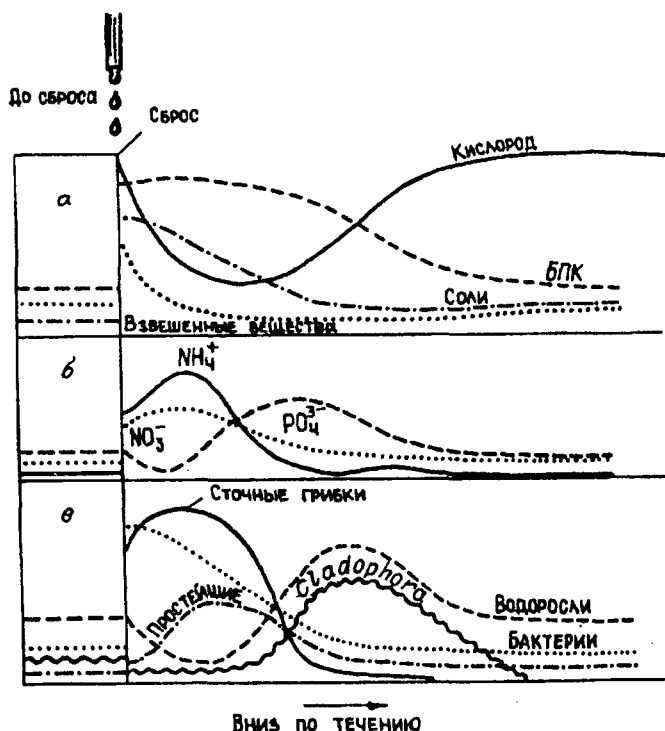


Рис. 68. Изменение химических показателей (а, б) и численности некоторых групп гидробионтов (в) в реке после сброса сточных вод (по: [Никаноров, 1989]).

ного — 240, синтетических поверхностно-активных веществ — 15,7, железа — 37 тыс. т, фенолов — 924 т, меди — 1000, цинка — 2367, никеля — 916, хрома — 967, ртути — 2 т. К этим итогам, регистрируемым на стационарных сбросах, придется добавить неопределенную величину загрязнений, поступающих с поверхностным стоком, из атмосферы, т. е. от рассеянных источников. При этом надо иметь в виду, что нередко отрицательное воздействие вторичных (т. е. трансформированных в иные химические формы в биосфере) загрязнений может быть более значимым, чем собственно выбрасываемых веществ.

Достаточно много известно о негативном воздействии загрязнений на биогеоценозы, хотя до полного знания всех стадий (особенно начальных) разрушения структурной и функциональной их целостности еще далеко. В частности, прослежена взаимосвязь пространственной динамики показателей, характеризующих изменения химического состава речной воды после сброса (в том числе прямо связанных с биотической деятельностью) с изменениями численности и видового состава гидробионтов (рис. 68). Постепенно стало ясно, хотя еще далеко не всем, от кого зависит решение проблем, что сохранение самих гидробиоценозов — неперемное условие сохранения не только чистых пресных вод, но и всего их наземного окружения. Самоочищающая и

ассимилирующая способность гидробиоценозов может быть действенной лишь при сохранении их структурной и функциональной целостности.

В первую очередь, необходимо ввести очистку всех вод, сбрасываемых стационарными источниками. Известны разные методы очистки, учитывающие химический состав сбросных вод. Удаление взвесей производят отстаиванием, фильтрацией, применяя для интенсификации этих процессов коагуляцию и флотацию. Для очистки вод от истинно растворенных веществ используют экстракцию, ионный обмен, сорбцию и ряд других методов. Распространены и биохимические технологии очистки как промышленных, так и хозяйственно-бытовых стоков. Надо лишь обратить внимание на экологическую эффективность разных методов, именно на экологическую, а не технико-экономическую. Поясним это примером. Многие технологии очистки применяют реагентные методы, т. е. для удаления заданного «вредного» компонента вводят другие вещества, нередко в большом избытке относительно удаляемого. Техничко-экономический расчет может убедительно доказать эффективность очистки от заданного вещества, но лишь потому, что мы заложили неверный алгоритм такой оценки. Если еще раз взглянуть на приведенные выше данные о количестве сбрасываемых в нашей стране со стоками сульфатов и хлоридов, то можно увидеть, что они лидируют в основном из-за массированного применения реагентных методов очистки. Распространение безреагентных методов (в частности, мембранных) сдерживается дороговизной и недостаточностью нужных материалов.

И все же не следует переоценивать возможности очистки. Видимо, нас должен настораживать тот факт, что по потреблению воды на единицу валового продукта наша страна далека от достигнутых показателей (у нас — 0,2, в Германии — 0,06, в Швеции, где нет дефицита пресной воды — 0,032). Значит, технически возможно при том же объеме производства в 6 раз сократить потребление воды! И если освоить наиболее эффективные технологии водоочистки, не загрязняющие сбрасываемую воду веществами, менее вредными (с нашей точки зрения), но для реки — дополнительными, отрицательное воздействие техногенеза можно ослабить на порядок.

Другой распространенный и масштабный вид влияния человека на естественные гидробиоценозы — строительство гидросооружений — мы рассмотрим отдельно, на примере искусственных водохранилищ.

ВОДОХРАНИЛИЩА

С водохранилищами, как бы нанизанными на русло реки, природа имела дело давно, так как реки часто попятной эрозией прорывали свое русло от озера к озеру. Но историческая судьба таких озер всегда оказывалась одной. Они заполнялись речными наносами, которые затем разрезались руслами тех же рек, продолжавших свое движение и за озером. Существуют так называемые озерные водохранилища, которые продлевают жизнь озера как водоема с помощью высокого обваловывания берегов и сокращения стока из него. Большинство же водохранилищ строится прямо на реках и не наследует озерных био-

гидроценозов, становясь лишь псевдоозерными, так как остаются почти по-речному проточными.

Создание достаточно крупных водохранилищ в мире началось в конце прошлого века почти исключительно в гидроэнергетических целях и, в отличие от мельниц, не в верховьях рек, а там, где река имеет уже большой объем стока. К 1930 г. число таких водохранилищ в мире возрастает в 12 раз, а их объем — в 42 раза. После 1950 г. новый прирост составляет соответственно 4 и 9 раз. Интересно, что в первый период в России прирост и по тому и по другому показателю был примерно вдвое ниже мирового, зато во второй по числу водохранилищ лишь в 2 раза меньше, а вот по объему — в 4,5—5 раз больше. Мы создаем в это время в основном даже не некоторое подобие озер, а целые моря, по масштабу сопоставимые с ледникового периода. Ныне число крупных водохранилищ (объемом более 100 млн м³) приближается к 300, а их общий объем к 6 млн км³, при этом на Россию приходится около 8 % водохранилищ мира и не более 1/5 их суммарного объема. Не удивительно, что процент контролируемого у нас таким образом речного стока составляет около 1/3 общего и примерно вдвое превосходит мировую норму, впрочем приближаясь в этом плане к лесной Канаде, но все же оставаясь на 30 % меньше, чем в Западной Европе.

Формирование биогидроценозов водохранилищ начинается в связи с торможением потока в первую очередь с сокращения всей реофильной биоты, в том числе рыб, таких, как голавль, жерех, лещ и др., для которых поначалу слабое значение имеет быстро начинающееся заиление каменистого и песчаного грунтов, да и необычное для рек увеличение глубин.

Эти обстоятельства не страшны, а илы даже благоприятны для илоядных личинок (имеющих и планктонную стадию расселения) комаров-тендипед, легко налетающих со всех сторон на остановившуюся реку уже с несмываемыми вследствие гашения паводков илами. На первый-второй год их численность может достигать 50 тыс. экз./м² и более. Особенно это характерно для мелководно затопленных нижних террас реки, на которых быстро начинается разложение остатков деревьев и трав, а также поступление органогенов из залитой, но еще не заиленной почвы, что способствует появлению массы бактерий, а в связи с этим и планктона, вначале особенно из коловраток, а потом и из ветвистоусых рачков. Общее видовое разнообразие планктонтов и обитателей растений здесь оказывается почти в 2 раза больше, чем на речном грунте. Питаясь ими и хирономидами, особенно с началом роста гидромакрофитов, на этих местах начинают активно размножаться не очень многочисленные в реках рыбы-фитофилы, откладывающие икру на растения и пока не встречающие здесь своих хищников — лещ, судак, окунь, плотва, улов которых в этот короткий период может превышать 30 кг/га. Комплекс планктонных водорослей, составляющих вторую пищевую базу рачков в это время представлен разнообразными хламидомонадами, протококковыми водорослями (хлорелла, хлорококк, сценедесмус), некоторыми нитчатыми зелеными водорослями (кстати, богатыми витаминами В₁, В₁₂ и т. д.). В общем все это, как нам известно, характерно для ранних стадий сукцессий на

суше, но еще не означает продолжения этой тенденции или сохранения ее уровня.

На 3—4-й год ресурсы органоенов, почерпнутые из остатков наземных биогеоценозов, истощаются, а сами они заиливаются. Зоопланктон резко снижает свое разнообразие, а на больших площадях и численность. Первая причина — разрушительные набеги на отмели волн, особенно если теперь уже наполнившееся водохранилище достаточно широко. Существенно, что они, подмывая берега, начинают формировать новую устойчивую границу вод и суши, что затихает лишь лет через 8—10, и то, если управление электростанцией не придерживается технологии завышенного страхового уровня. Опасности усиливаются с началом работы водохранилища, т. е. «сработки» его вод через турбины, используя при этом полезный объем воды, который обычно составляет ни много ни мало около 75 % общего. Понятно, насколько при этом могут обсыхать большие террасы, ставшие уже местом расплода ряда рыб, особенно в верхней половине водохранилища. При зимней же сработке здесь все отмирает, вымерзая.

В водохранилище складывается комплекс фитопланктона, отличный от озерного, однако не случайно постоянно включающий в себя большое количество наиболее устойчивых к разным экстремумам синезеленых водорослей, весьма предрасположенных к созданию эффекта эвтрофикации, особенно в заливах. В него входят колониальные и нитчатые синезеленые: *Anabaena flos-aquae*, *A. affinis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, виды *Cylindrospermum*. Кстати, большинство из синезеленых водорослей прекрасные азотфиксаторы. Именно они могут вызывать и «цветение» воды.

В случае близкого расположения водохранилищ, образующих на реке каскад, эффект эвтрофикации, конечно, кумулятивно нарастает.

В то же время, несмотря на сработку, в приплотинной части постоянно сохраняются малоокислородные воды больших глубин, для них совсем не характерные. Воды больших открытых пелагических просторов для рек, да и для большинства озер не свойственны. Поэтому они остаются малозаселенными, тем более что со своими возможными природными аналогами они редко соединены доступными для большинства организмов каналами.

Из сказанного видно, что водохранилище, потеряв лицо реки, все же остается водообменным водоемом с утрированным масштабом паводков, определяемых не природным ритмом, а потребностями в электроэнергии. В то же время, не став спокойным озером, водохранилище предрасположено к эвтрофикации, оно довольно быстро проходит главные стадии сукцессии. Однако оно так и остается квазистабильным биогидрообразованием из недостаточно развитых слабо взаимодействующих ценозов. Нельзя, однако, упускать из виду, что природа стремится такую биоту обогатить. В этом отношении показателен полуморской двустворчатый моллюск-фильтратор, напоминающий морскую дрейссену (*Dreissena polymorpha*), характерную вместе с многими другими видами этого рода для полуопресненных участков Черного и Каспийского морей, но издавна проникавшую и в их речные притоки. Создание на этих реках водохранилищ открыло для него новые возможности. Тем более, что на достаточно глубоких и сла-

бопроточных участках дна водохранилищ обычные речные двустворчатые моллюски совсем из другого отряда — перловицы и беззубки — вымирают. Дрейсены же живут на глубине более 10 м, имеют на своей родине дело как раз не с проточной водой, а потому сохранили плавающих реснитчатых личинок-велагиров (которые в обычной реке быстро сносились бы в чуждые воды и которых нет у речных беззубок), что способствует быстрому и обильному заселению дна водохранилищ. Эти дрейсены профильтровывают за год весь объем, например, Саратовского водохранилища, создавая могучий биофильтр морского типа. Более того, они поселяются даже в трубчатых водопроводах, закупоривая их. В скоплениях их насчитывается до 10 тыс. экз./м² с биомассой около 7 кг. Так образуется бентос больших глубин.

Что касается мореподобной пелагиали водохранилищ, то конечно, ни в реке, ни в большинстве озер практически нет рыб, способных бороздить ее в поисках разреженного планктона.

Таковой оказалась пелядь, или сырок (*Coregonus peled*), из сиговых, но куда менее сигаровидная, чем ее сородичи, и избегающая быстрых течений. Исторически она, как и дрейсена, связана с «полумориями» разливами нижних частей северных рек и что главное, — с глубоко врезанными в сушу устьями-эстуариями многоводных рек, о которых у нас речь впереди. Пересаженная оттуда в большие водохранилища средних равнинных течений рек, она удачно (и продуктивно) заполнила вновь образовавшуюся эстуароподобную, но оставшуюся пустой пелагическую экологическую нишу*.

Есть и удачные опыты акклиматизации достаточно крупных раков придонного зарывающегося планктона.

В водохранилищах, особенно типа заводских охладителей, т. е. с подогревом вод, может производиться и садковое, в основном карповое, рыборазведение. Сетчатые садки ставятся на струю воды, приносящей кислород и уносящей метабиолиты. Рыб обильно кормят, в том числе искусственным кормом, или хирономидами и дафниями, разводимыми в особых садках, в которых благодаря проточности удается получить 5—6 кг/м³ и продукцию около 300 г/м³ как коловраток, так и дафний. Благодаря всему этому, а также, конечно, и теплу в садках, иногда удается получать за период созревания рыбы до 500 кг товарной продукции на 1 м². Особенно продуктивно совместное выращивание разных видов рыб, т. е. как бы натурное моделирование ценотического комплекса трофических ниш, различающихся по пищевой специализации и способу захвата пищи, а может быть, — и сигнально-биохимического взаимодействия рыб разных видов. Эта тенденция иногда выражается и в формировании в клубах воды, омывающих садки, повышенной концентрации свободного озерного планктона (подобно тому, что имеет место в придаточных водоемах), тяготеющих к органогенам, высвобождаемым рыбами из корма. Но все же это остается лишь биотехнологической приставкой к большой и недо-

* Здесь стоит вспомнить, что верховья рек для миграции к ним снизу бывают перегорожены не только плотинами, но и естественными водопадами или непроходимыми для рыб порогами, выше которых «ниши ряда рыб тоже остаются пустыми». Ихтиологи Томского университета во главе с профессором Б. Г. Иоганзенем, хорошо изучив такие ситуации, очень удачно произвели зарыбление спокойных верхних течений рек на высоких плоскогорьях Южной Сибири. Это внушает оптимизм.

оформившейся биогидросистеме водохранилища, конструкция которой преследует исключительно, так сказать, технические, а не биологические цели. Более или менее скорый результат очевиден. Большое скопление отходов, растущих рыб вблизи садков начинает вызывать явления эвтрофикации, на фоне которых развиваются заболевания рыб инфекционного характера.

Нужно думать, однако, что эти не очень удачные опыты и более перспективные эффекты акклиматизации (в том числе и самостоятельной) беспозвоночных и рыб намечают путь возможного биоконструирования озеровидных биогеосистем периодически проточного режима, в естественной природе мало распространенных. При этом надо иметь в виду, что водохранилища оказывают еще в большинстве случаев негативное воздействие на реку и ниже, и выше створа, да и на береговые биогеосистемы.

Влияние водохранилищ на реку и ее латерали. Выше водохранилища и в основном при входе в него скорость водообмена падает, а осаждение илов резко усиливается, создаются предпосылки повышенной концентрации биоцидных элементов из источников, расположенных вверх по реке, а также и в результате эвтрофикации с удобрениями. Эти участки при сильной сработке воды совсем или почти осушаются, так что большинство местных гидробионтов вымирает. Иногда даже начинается заселение этих участков наземными растениями и животными, а затем с началом накопления технически полезной воды опять наступает затопление. В общем, здесь надолго сохраняются вновь и вновь разбивающиеся осколки двух типов биоценозов, ничемные, но и небезопасные. В этом отношении очевиден пример осушенных зон сокращающегося Арала. Вслед за первыми наземными растениями и насекомыми сюда проникали крысы, а вот преследующие их хищники — нет. В итоге, несмотря на богатство угодий — размножение крыс и появление неконтролируемых очагов чумы, так как с крысами сюда попадают и блохи. Иногда в заливах водохранилищ, особенно при наличии коммунальных сбросов, объявляются очаги холеры, так как почти все виды рода *Vibrio* тяготеют именно к сырým и сильно заиленным местам. Видимо, и в этих частях водохранилища нужна особая биогеоценотическая технология, не предусматриваемая никакими проектами, возможно из-за их большей, чем жизнь людей, дороговизны, особенно теперь, при ослаблении ответственности и контроля.

Ниже по течению эффект сработки уровня воды сказывается все меньше и подпор вод в русле сохраняется все более. Происходит заболачивание обширных плодородных земель и сенокосов. Это связано и с увеличением выделения в атмосферу порций метана, которые от всей совокупности водохранилищ создают большую квоту разрушителей озонового экрана.

Плотина с турбинами, несмотря на устанавливаемые решетки, оказывается все-таки мясорубкой для многих гидробионтов, особенно, конечно, для мелких зоопланктонтов, что умаляет биофилтратность и кормность реки ниже плотины на многие километры. Знаменательно, что на них не обращали внимания до тех пор, пока в пропеллерах турбин, сотворенных из самой прочной стали, не стала обнаруживать-

ся выщербленность. Это результат особой гидродинамической коветации, которая вызывается при сильном вращении пузырьков воздуха, образующихся вокруг каждого рачка при его попадании в эпицентр вихря, так что в природе есть сила не только всепроникающая, но и хотя бы крупными своими, может быть, и всеокрушающая. Непосредственно под плотиной, куда падает вода и где уровень ее резко снижен, происходит интенсивный размыв дна, усиленный биосток, вызывающие изменение русла и перестройку бентосных биогидроценологических комплексов на многие десятки километров вниз по реке, по истечению которых только и происходит восстановление реки как биогеосистемы. Если же близко расположена уже следующая плотина, то этого вообще уже не происходит. Еще сильнее, подчас на многие сотни километров, страдают богатейшие биогеоценозы пойм, оказывающиеся слишком высоко над почти постоянно низким урезом воды, и лишаящиеся плодородных паводковых разливов, более того, — постоянного подпитного увлажнения корней. Начинается осушение и остепнение сенокосных угодий, засоление и солонцевание почв, ясные признаки чего в растительности и осолонцевании прослеживаются, например, на Иртыше почти в 1500 км от плотины и примерно в 200 км от южной границы лесной зоны.

Теперь о тепле. Водохранилища Сибири, особенно глубокие, способны накапливать, в том числе и в своем долго не тающем ледовом покрове, очень большой запас холода. Вследствие этого вода в них и ниже плотины оказывается на все лето нетеплой. Это очень опасно для рек, текущих на север, так как до строительства плотины река поддерживала своим теплом, захваченным на юге, нехолододлюбивую биоту даже в высоких широтах. Теперь же она значительно обеднена. Скажем поэтому напрямую, надеясь, что это пояснение будет вполне доходчивым — купальные сезоны на Енисее, например, исчезают, а даже в мелком Новосибирском водохранилище навигация открывается на месяц позже, чем на реке. Не говоря о биологических последствиях, подумаем об экономических.

Устранить такие последствия после неизбежной в будущем ликвидации равнинных гидроэлектростанций будет трудно и потребует немало времени. Несколько легче это может оказаться по берегам водохранилищ, которые размываются волнами и от которых в глубь суши распространяется повышение уровня грунтовых вод. Оно вызывает заболачивание поверхности и, что особо важно, разболачивание лесов, выросших раньше плотин, что приводит к их медленной деградации. Здесь еще могут сработать сукцессионные силы прибрежных биогеосистем. Могут они проявиться и на осушенном дне, для чего, однако, придется очищать погребенные под водой и илом бывшие пойменные почвы, которые, кажется, еще сохраняют потенции своего плодородия. Конечно, сами собой должны исчезнуть в этом случае и негативные воздействия водохранилищ на приземно-приводные слои атмосферы, из которых отметим следующие: 1) усиленное осаждение техногенных аэрозолей и накопление их в водохранилищах, особенно вытянутых поперек западного переноса воздуха; 2) усиленное испарение воды (необычайное до болезненности) и рост влажности воздуха в окрестностях водохранилищ, особенно сказывающий-

ся в случае густой заселенности их берегов; 3) за счет того же испарения — учащение выпадения дождей на их восточных берегах. Все это, однако, относительно локальные эффекты водохранилищ, необходимо бросить взгляд на них в масштабе всего типичного бассейна реки.

Водохранилища в бассейнах рек, как показывает даже беглый взгляд на мировую карту, в подавляющем числе случаев располагаются в их средних течениях, занимая тем самым места с наибольшим притоком речных вод*, а следовательно, ключевые по отношению ко всему стоку [Авакян и др., 1987].

Только в лесной зоне России площадь зеркала водохранилищ превышает площадь такового всех местных озер. И все это, в основном, равнинные водохранилища. Однако в последние годы появляются и особо глубокие высоконапорные в горах Южной Сибири.

Такие горные водохранилища по отношению к природе кажутся весьма экономными. Нижний бьеф сохраняет вид первозданной горной реки. Верхний же узок, но может быть довольно длинным, например, у Саяно-Шушенской ГЭС около 300 км. В то же время полезный объем воды здесь очень высок. Все дело в том, что такое водохранилище укладывается в глубокую V-образную долину, к тому же большей частью и на прямом ее отрезке. При этом затопление плодородных угодий минимально. Но вот именно здесь и нужно обратить внимание на важнейшие обстоятельства.

1. Здесь очень велика площадь соприкосновения воды с коренными выветрелыми, с поверхности трещиноватыми коренными породами, не прикрытыми рыхлым чехлом. Следовательно, при определенном химическом составе, например, при наличии в них остаточного морского засоления или тяжелых металлов, особенно в жильном залегании, возможно сильное и подчас весьма опасное, а главное — уже не устранимое изменение химического состава вод всей реки, далее пробегающей вдоль цепи сел и городов, по ней вытянутых.

2. Горные реки перемещают огромные массы влекомых наносов, которые задерживаются плотинами. В результате в нижнем, еще напорном барьере, вследствие отсутствия пополнения уносимых наносов, могут происходить непредвиденные перестройки течения. Главное же состоит в том, что масса этих тяжелейших наносов целиком накапливается в верхнем барьере, так что он должен заполняться ими в среднем примерно через 100 лет. Это должно вести к остановке электростанции и постановке проблемы, что делать дальше со всей этой массой камней. Разгружать бывший вручную или до бесконечности укреплять сухую плотину с тем, чтобы эти камни не обрушились вниз в долину как небывалый сель.

3. Удобнейшие для затопления поперечные профили и вся перспектива горной долины оказываются, как правило, связанными с горными разломами в земной коре, находящимися в скрытоактивном состоянии, так что увеличение на них нагрузки плотинами, камнями да

* Строительство Салехардской ГЭС в нижнем течении Оби, которое привело бы к затоплению значительной части Западно-Сибирской равнины, к счастью, не состоялось, в том числе и вследствие обнаружения ее нефтегазоносности.

и самой водой может приводить к трудно описуемым последствиям. К слову сказать, это имеет отношение и к некоторым равнинным ГЭС. Так, например, Новосибирская расположена на том самом скрытом отроге Салаирского кряжа, который давит на Сибирскую плиту и который с таким трудом в свое время нашел Николай Георгиевич Гарин-Михайловский как твердую неразмываемую основу для железнодорожного моста через Обь, ставшего центром кристаллизации крупнейшего в Сибири города.

И все же читатель вправе спросить, почему нужно будет сносить то, что так дорого и порой мучительно строилось и подчас с надругательством над людьми, особенно коренными насельниками? А просто потому, что не были приняты во внимание реки, которым нужно вернуть их во всех отношениях живительную силу, в том числе и для людей. Самое главное потому, что должны быть возвращены в активный круговорот ценнейшие почвы зон сгущения жизни на приречных террасах, в буквальном смысле похороненные в илах, утопленные, высушенные, а местами засоленные. Это самое ценное достояние для наших потомков, его пока не поздно спасти. А не достояние ли и электроэнергия этих в общем-то временных ее источников? Еще раз повторим: есть и другие ее источники вне зон сгущения жизни и культурных ценностей, есть и другие бесплотинные приспособления изымания ее из речных потоков. Укажем, наконец, на океан, где использование гидроэнергии для получения электричества не сулит почти никаких осложнений, но, увы, требует применения конструкторской мысли вне рутинных ее направлений. Видимо, отказ от эпигонства необходим и в экологической мысли. К примеру, время требует создания биогидросистемных водохранилищ, подобных некоторым паркам, превосходящим в этом плане коренные леса.

Вспомним наконец, что в городе Глупове история, а с ней природа, прекратила течение свое именно при непреклонном сооружении запруды.

Теперь, проплыв через хитрые ловушки плотинных шлюзов, устремимся к нижним течениям и устьям рек, впадающих в вечный океан.

НИЖНЕЕ ТЕЧЕНИЕ И УСТЬЯ РЕК

Реки в нижних течениях, где уклон их долин минимален, стекают по своим же дальним наносам, при этом наращивая сверху их в толщину. Это еще более сокращает уклон рек, а следовательно, — разницу высот здесь и в истоках. Крупные реки первого порядка часто протекают и по равнинам, сложенным геологически недавними морскими осадками, создающими выположенный фундамент, как бы приподнятый к нормальному продольному профилю реки. Все это, конечно, создает предпосылки для меандрирования и даже бифуркации русла реки. Следы этого явления можно видеть порой в целом лабиринте оставленных прежних русел (что особенно характерно для засушливых областей), например, Узбой у Аральского моря и, возможно, цепь Сарпинских озер в Прикаспии. Не удивительно, как писал еще в

1863 г. Владимир Иванович Даль, что чем ближе к устью, тем шире просторы террас и долины в целом.

Между тем ложе из свежих илистых наносов податливо не только к восприятию новых порций, но и к их размыванию при паводковом увеличении количества воды, а это способно гасить возможности разбиения, а порой и меандрирования. В свою очередь, это увеличивает в паводок высоту уровня воды в единственном русле.

Мы уже говорили о том, что, выплескиваясь из русла во время паводка, растекающаяся вода вследствие скачкообразного уменьшения ее переносимой силы сразу как бы выбрасывает из себя песок, образуя по самому краю основного потока прирусловые валы. При меньшем паводке речная вода уже не может разлиться еще больше, а течет, огражденная валами, начиная с помощью седиментации наращивать меж ними дно русла. Год проходит за годом, и река иногда оказывается текущей (и все медленнее) высоко над уровнем пойм как бы по каналу, проложенному на дамбе по типу акведука. Но вот новый высокий паводок, валы размыты и плодородные и густонаселенные широкие поймы вмиг затоплены. Такими уносившими многие жизни катастрофами особенно славилась североитальянская р. По. Недаром по созданной, видимо, ей Падуанской низменности все исторические города жмутся к окружающим подножиям гор. Бедствия такого рода можно предотвратить повышением и укреплением береговых валов, строительством временно открываемых отводных каналов, однако при непрерывном несении особой службы.

Для низовьев, даже огражденных от моря дельтами, характерен и другой тип катастрофических наводнений, на этот раз связанных с нагоном в реки морских вод, высоким приливом или с сильными ветрами с моря. Механизм этого несчастья в 1833 г. со знанием дела описан А. С. Пушкиным в «Медном всаднике». Примерно через пять поколений читатели этого великолепного произведения все же решили остановить морскую стихию дамбой, а заодно и речную стихию Невы, выносящей в море около 5 млн м³ с ее биогидрохимическим стоком, включая и его промкоммунальный компонент. В итоге уже сейчас в Невской губе в бывшей так называемой «Маркизовой луже» создана эвтрофическая бомба, вскрытие которой может стать первым в истории актом биологической войны и сразу против всех стран Северной Европы по обе стороны Балтики. К счастью, такое просто не может прийти в голову кому-либо на более могучих реках и великих морях, например, на Ганге. Здесь летние ветры муссоны нагоняют воды Бенгальского залива на 200 км вверх по реке, затопляя острова дельты. Но самое страшное еще впереди и начинается у места, где морской паводок уже не высок, но где его напор уравнивается стоком реки. Здесь создается новый подъем уже ее собственной воды, которая моментально образует вал, высотой иногда более 10 м, начинающий быстро катиться вверх по течению, причем так, что никакие береговые валы устоять перед ним уже не могут. В таких паводках гибнут сотни тысяч человек, что уж тут говорить об урожаях, животных и т. д.

Конечно, в реках России, если они вдруг только не разрушатся от тектонических или взрывных ударов плотины, катастрофы бенгальского масштаба вряд ли возможны. Однако в небольшом пространстве они вероятны везде в качестве угрозы для прибрежных биогеосистем, в том числе и сельскохозяйственных угодий, даже при впадении ручья в речку. Причем гидротехнические сооружения, особенно разного рода нерасчетливые автопереезды или даже временные гати могут делать их весьма ощутимыми, хотя бы в виде разрушений и длительных затоплений, а особенно заиления или смылов почв.

Между тем самые нижние течения малых рек при их соединении с большими и судоходными, особенно в среднем течении, сыграли важную роль в истории России. Дело в том, что при подходе к большой реке (особенно в ее среднем течении с относительно крутым падением) малая река делает поворот и некоторое время течет параллельно большой, как бы обходя свой собственный нижнебассейновый водораздел, о котором мы говорили выше. В результате возникает мыс с широким обзором через долину малой реки, легко делающийся неприступным, если его перекопать рвом в пониженной части перешейки. Самое же нижнее течение малой реки подпирается, а иногда и затапливается большой водой, превращаясь в скрытую за мысом гавань. Иногда вход в нее перегораживался опускаемыми цепями, а на мысе очень часто сооружался острог, а потом и крепость. Между рвом и обращенной к нему стеной («персями» крепости) устраивались торг и первая слобода. Далее за рвом выкапывали еще один ров или насыпали вал. Так как мыс, созданный поворотом реки, мог быть достаточно длинным, то по нему и вытягивалась главная улица росшего города. Так природой задавалась архитектура многих городов. К слову скажем, что города, возникавшие просто на перекрестке сухопутных путей, чаще вырастали как аморфные массы и может быть уже поэтому и не обретали в дальнейшем внутреннего архитектурного лица.

В месте слияния даже самых малых рек формируются и особые устьевые биогеосистемы.

Устья рек представляют собой не просто стыки течений и зон сгущения жизни, но также переплетения повышенной интенсивности массоэнергообмена биогеохимических трансформаций. Именно здесь складываются самые могучие в биосфере биогеосистемные узлы, особенно если речь идет о морских устьях рек, которые мы в основном и будем иметь в виду. Варианты таких биогеоэнергетических системных узлов определяются соотношением сил, сталкивающихся и переплетающихся потоков стихий и биот. Кардинальны среди них два типа. Это эстуарии, где преобладают море и дельты, через которые реки теснят море и даже, как мы увидим, текут в нем, создавая под водой свои береговые валы уже внутри моря.

Эстуарии (лат. *estuarium* — берег, заливаемый приливом) представляют собой воронкообразное, расширяющееся в сторону моря русло реки, заполняющееся отчасти морской водой. Они характерны больше для берегов, подвергающихся или подвергавшихся еще не

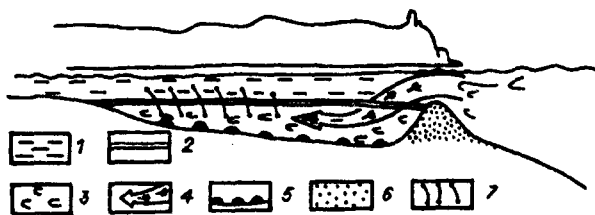


Рис. 69. Динамика функционирования эстуарной биогидросистемы на грани раздела речных и морских вод.

1 — речные воды; 2 — горизонтальная поверхность их раздела с морскими в самом эстуарии; 3 — воды моря; 4 — они же, вторгающиеся в эстуарии при приливе; 5 — морской бентос; 6 — песчаный бар; 7 — отмирающий бентос реки и его выпадение на дно эстуария.

оконченной трансгрессии моря. Наиболее известен эстуарий Ла-Платы в Южной Америке, а в Северной — эстуарии рек южнее Нью-Йорка. В Африке эстуарный характер носят устья всех рек к северу и востоку от окончания р. Нигер (во всяком случае от р. Бени до Опо-бо, по И. В. Самойлову [1952])*. В Западной Европе это эстуарии Луары, Сены, Темзы, Одра. На Украине — Днепра, в России — Амура. Не удивительно, что на опустившемся северном побережье эстуариев так много, что они имеют почти совпадающее еще по сложному смыслу народное название «г у б а». Самые крупные из них — Мезенская, Енисейская и Обская (пожалуй, самый крупный эстуарий мира).

Эстуарии заслуживают особого внимания с биосферной точки зрения. В своих широтах они производят годовую биопroduкцию по углероду в 2—3 раза большую, чем в лесах (не говоря уже о тундрах) или даже в кипящих жизнью зонах восходящих течений в океане, т. е. в апвеллингах, в 30—50 раз больше, чем на прибрежных шельфах морей, а по сравнению с открытым океаном — в 200 раз и более. Это и не удивительно — ведь биота здесь между штормом и речной стремниной, образно выражаясь, сосет два биогеохимических потока — и рек и моря. Достаточно сказать, что устричная марекультаура некоторых моллюсков здесь способна приносить до 3000 т пищевой массы с 1 га.

В то же время эстуарии имеют большое промышленно-транспортное значение, так как по ним морские суда, особенно класса «река—море», могут далеко проходить в глубь континента и нагружаться в совершенно спокойных и глубоких портах. К местам погрузок лепятся и заводы. Поэтому эстуарии при их ограниченном водообмене подвергаются очень интенсивному загрязнению. Вот почему эстуарные биогидросистемы, рекордные по биопroduктивности и несчастнейшие по техногенной судьбе, стали в свое время одними из первых объектов международного мониторинга (рис. 69).

В эстуарии образуется как бы двухэтажная мореречная биогидросистема: морская вода как более тяжелая да часто и более холодная проникает по низу у дна так, что речной поток в эстуарии продолжает течь по ее поверхности, как по дну. На горизонтальном фронте их раздела многие речные планктонты, а особен-

* Мы приводим все эти названия в тексте, так как в масштабе обиходных карт графически они обычно почти не отражаются.

но выносимые бентонты постепенно погибают и падают в соленую воду и на дно вместе с механической взвесью, тем более, что переносимая масса реки в эстуарии слабеет. Там, где она делается недостаточной для переноса песка, большей частью на линии равнодействия противоположно направленных напоров вод реки и моря, на дне накапливается бар. Он образует временную границу эстуарной системы и отсекает у ее дна особый морской водоем, в котором опускается в основном и «манна небесная» биостока биопродукции реки, не рассеиваясь в безбрежном море, как у рек, впадающих и теряющихся в нем в случае прямолинейности морского берега. Накапливаясь здесь под защитой, дары реки идут на питание обильного, почти исключительно местного морского бентоса, в том числе и упоминавшихся моллюсков-фильтраторов.

Река обеспечивает постоянную доставку и элементов-органогенов, и кислорода. Но главную роль нагнетания кислорода здесь играют приливы морской воды, насыщаемой кислородом на большую глубину с помощью волн. Прилив проявляется в эстуарии резко: как бы перевалив через бар, он доставляет в морской затон океанических обитателей. Наступающий же вслед за этим отлив удаляет отсюда продукты временами развивающихся аэробных процессов. Воистину эстуарий — это уникальная контактно двупнапорная, двухъярусная биогидросистема накопительно-разрядная, т. е. в общем сложного трансэлювиально-аккумулятивного типа. Она требует всемерной охраны, в том числе и как природная модель для возможных инженерных биогеоценотических природно-технических конструкций будущего, в данном случае, например, в комплексе с приливно-отливными гидроэлектростимуляциями. Во всяком случае эстуарии нужно освобождать от загрязняющих их транспортных нагрузок.

Остается только заметить, что в глубине многих эстуариев у самого конца речного потока тоже происходит осадкообразование и оформляются небольшие дельты. Такие дельты в принципе могут со временем заполнить и даже переполнить эстуарии, начав наступать на самое море.

Д е л ь т ы. Очень часто у самого их начала, где ветвление русел только начинается, они могут нести следы некогда заиленных эстуариев, хотя сами дельты выступают далеко в море, как это имеет место у Лены, Волги, Юкона и особенно у Миссисипи. Это определяется не отступлением (регрессией) моря, а работой самой реки. Еще в 1887 г. это показал в своем знаменитом сочинении о русских реках (одновременно открывая при этом для науки и почвы) учитель В. И. Вернадского — В. В. Докучаев: всякая река при увеличении сноса (в том числе и при рубке лесов в ее бассейне) удлиняет свое течение в море, сама создавая при этом берега вначале под водой, а затем и над ней. Так что дельта растет и вверх. Еще в экспедиции Наполеона было установлено, что дельта Нила прирастает вверх на 10 см в столетие.

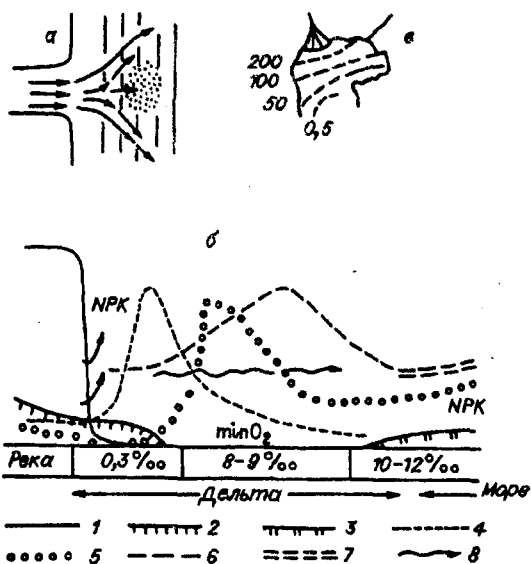


Рис. 70. Динамика дельт и их влияние на море.

а — бифуркация течений и барообразование, б — пространственно-временной сукцессионный ряд от Волги к Каспийскому морю. Тенденции изменения обилия: 1 — живой биосток, 2 — речной бентос, 3 — морской бентос, 4 — бактериопланктон, 5 — фитопланктон, 6 — солоноватоводный планктон, 7 — морской планктон, 8 — течение, смещающее популяцию во время их созревания, а — влияние Волги на массу фитопланктона (г/м³) Каспийского моря.

Из гидравлических моделей известно, что несущий поток, вытекающий из трубы в бассейн, встречает быстронарастающее сопротивление стоячей воды именно по своей оси и уже поэтому здесь раздваивается. Естественно, что здесь из

завеси возникает бар, усиливая устойчивые боковые рукава. Так из наносов сооружается и нарастает выпуклый полуконус, изборозженный и далее делящимися руслами, причем боковые каналы могут делаться и главными. Так, например, прирастала Килийская дельта Дуная (рис. 70), за 90 лет она примерно вдвое удлинилась и втрое расширилась.

По внешнему краю авандельты, все время вырастая из подводных баров, появляются все новые песчаные островки-отмели, между которыми река утекает в открытое море и от которых разворачиваются две пространственно-временных серии сукцессионного метаморфоза, переходы с одной стороны к суше, а с другой — к биогидроценозу моря.

Метаморфоз дельты в направлении суши начинается с осаждения планктонных рачков в основном морского происхождения и продуктов отфильтрованного ими материала, принесенного рекой. Этому процессу способствуют обратные завихрения струй, выходящих за острова, в результате на островах образуется так называемая гиттия, служащая, например, по мнению крупнейшего европейского почвоведа Д. Кубиены, родоначальницей почв обширных прибалтийских территорий. Она дает начало особому типу водного гумуса, светлого и отличающегося узкими отношениями C:N и C:P. Далее, по мнению наших выдающихся исследователей почвообразования Л. С. Берга [1945] и В. А. Ковды [1947—1985], с временными появлениями песка с гиттией (поначалу периодически еще смываемых под водой), с чередованием аэробных и анаэробных состояний начинается денитрификация и миграция к поверхности вследствие испарения восстановленных форм железа и марганца, перерабатываемых уже в кислородной среде соответствующими бактериями, образующими корочки. В

ней появляются аэробные и анаэробные азотфиксаторы. Наконец, ряд синезеленых водорослей, даже временно подсыхая, образуют с поверхности органическую корочку-коврик из различных видов рода *Nostoc*, особенно *N. commune*, а также *Scytonema ocellatum* и др., которые склеивают и цементируют мелкоиловые фракции и значительно обогащают субстрат азотом. Начинается поселение диатомовых и зеленых водорослей, в основном нитчатых, родов *Cladophora*, *Prasiola*, а также багрянки (*Cintidafus*) и водных мхов. Их отмирающие массы [Алеев, 1934] путем автолиза и переработки бактериями дают начало появлению новых и новых масс водного гумуса. Особо большую роль в этом процессе здесь играют харовые водоросли.

Позже, когда островки оказываются уже редко и мелко затапливаемыми, появляются заросли роголистников, урути и других водных, но уже высших растений, которые могут создавать относительно хорошо выраженные заросли, причем многовидовые, и которые способствуют седиментации приносимых речных наносов, тем более, что здесь, т. е. уже при первом соприкосновении с морской водой, они сильно коагулируют. Начинается образование второго типа водного гумуса уже желто-бурого цвета и с широкими отношениями C:N, C:P. Особенно большую роль в его накоплении играют тростники, разложение масс которых в протоках иногда ведет к обескислороживанию воды и заморам, но зато способствует образованию на островках береговых валиков, постепенно избавляя тем самым их средние части от длительного затапливания и тем способствуя большей аэрации их первичных, еще во многом амфибиотических почв. Интересно, что подальше от воды засохшие и сломавшиеся стебли тростника и камыша оказываются хорошими проводниками кислорода внутрь этих почв, тем более, что трубочки укрепляются железистыми футлярами, осаждающимися из воды. Нарастание островков вверх резко усиливается с появлением на них кочкообразующих осок.

Иногда за счет большого испарения островки могут и засоляться. Но вскоре они промываются речными паводками, что открывает путь и другой растительности, образующей пышные заросли из вейников, береговой осоки, иногда пушицы и видов галофитов-солеросов, солянок как индикаторов бывшего или остаточного засоления. Что касается самих рукавов, не считая сильнопроточных, то их дно постоянно сплошь (а не только на плесах) оказывается заиленным, поэтому многие реофильные бентонты здесь уже отсутствуют, но зато резко увеличивается обилие типично водных родственников почвенных кольчатых олигохет — известных детритофагов.

Возможности для икрометания, скрытого существования и откорма мальков в относительно теплой воде таких проток хороши, поэтому обычно ихтионаселение их, включая полупроходных и проходных рыб, очень велико. Достаточно сказать, что только многочисленнейшие рыбоядные птицы, например, в дельте Волги, насчитывая около 1 млн голов, съедают до 10 тыс. т рыбы в год. Это вершина местной трофической пирамиды, поддерживаемая не менее чем втрое большей массой зоопланктона, а через него — не менее чем вдесятеро большей фитопланктона, а также и полчищами наземно-воздушных насекомых, поедаемых рыбой.

В общем, здесь и в воде, и на появляющейся суше по долине реки складывается вторая трансэллювиально-кумулятивная зона сгущения жизни, как известно, создававшая основу и для интенсивной агрокультуры. В этой связи следует остановиться на особой форме приращения авандельты с помощью своеобразных заливов, местами именуемых к у л т у к а м и. В этом случае при увеличении количества взвеси в воде берега как бы вырастают в море двумя несколько подковообразными косами, обходящими по бокам островковый бар, стоящий по стержню потока (сам бар при этом приобретает форму подковы, концы которой могут слиться с косами). Образующийся таким образом округлый бассейн может почти совсем заилиться и долго оставаться заболоченным, но в случае большого смыва ила и дренирования быстро превращаться в цветущую дуговую сушу. Все это как бы природная модель некоторых типов искусственных польдеров (голландцы сотни лет в древней дельте Рейна с помощью дамб и откачивающих воду ветряных мельниц отвоевывали у моря новые и новые биопродуктивные угодья для хозяйственной деятельности, хотя бы выращивания тюльпанов, имеющих мировую славу).

В тропических районах процесс приращения суши необычайно усиливается, так сказать, растительной инженерией, за счет мангровых лесов, стоящих на ходульных корнях и продвигающихся не только вдаль, но и вдоль берегов. Этому способствует и ежегодный опад листьев мангров около 9000 т/га (что эквивалентно 40 тыс. ккал). Так как непосредственно на соленых илах могут расти редкие виды, здесь много растений, живущих на ветвях мангров (эпифитов), пополняющих массу листопада. В часы отлива опад перерабатывается наземными беспозвоночными, затаивающимися при приливе. При приливе же эта работа совершается морскими животными, так что эффективность детритной трофической цепи, направленной на подводное и амфибиотическое почвообразование, очень велика. Почвообразованию способствуют сильная коагуляция и осаждение приносимых рекой коллоидов. Это, в частности, объясняет древовидность самой дельты (а не только ее проток) у Миссисипи. Условия здесь настолько своеобразны, что вызывают появление и ряда экстравагантнейших форм организмов. Таковы илистые прыгуны — рыбы из окунеобразных. Они могут не только дышать атмосферным воздухом, прыгать и зарываться в норки среди ила, но и забираться на деревья, охотясь там на насекомых. Более того, некоторые из них лепят на суше заборчики, за которыми образуются плотно лежащие друг подле друга водоемы диаметром в несколько метров. Так морская жизнь для использования приноса рек строит здесь свои, но уже, так сказать, «водяные пагодеры», служащие для откладки икры.

Метаморфоз дельты в сторону моря как род барьерных сгущений жизни, отделенных зонами ее разряжения, лучше всего прослежен в дельте Волги.

Уже в полосе до 10 км в глубь моря (а в открытых морях и внутри дельты при приливах) при повышении солености всего лишь до $1/4$ от нормы этого в общем опресненного моря начинается гибель организмов биостока и местного речного бентоса. Масса последнего сокращается здесь раз в 20. Зато естественно в несколько сот раз воз-

растает концентрация растворяющихся элементов-органогенов. Эта зона отмирания реобионтов оказывается обогащенной бактериями, численность которых в воде возрастает более чем в 4 раза.

Полоса следующего десятка километров с повышением солености до 3/4 каспийской нормы на базе массы микроорганизмов начинается размножением морского фитопланктона, в ходе его развития тоже сносимого в сторону моря. Еще большего времени, а при течении, следовательно, и пространства требуют для своего расцвета популяции морских бактерио- и растительноядных рачков. Пелагическая жизнь в этой полосе на барах реки развивается столь пышно и обеспечивает такой густой дождь трупов, что на дне глубиной около 10—12 м наблюдается постоянный дефицит кислорода.

Лишь еще через 20—30 км, где уже вчетверо-впятеро снижается содержание в воде фосфора, но зато появляется кислород морских вод, развивается нормальный каспийский бентос массой около 75 км/м², что, однако, вдвое меньше, чем масса отмершего бентоса в авандельте. Примерно в 10 раз сокращаются по сравнению с только что описанной зоной сгущения жизни массы фито- и зоопланктона.

Так по мере отдаления смешивающихся речно-морских вод от берега и «течения времени», расходуемого в том числе и на онтогенез, скорость которого зависит среди прочего и от суммы набираемого тепла, разворачивается пространственно-временной метаморфоз речных биогидроценозов в морские. При этом полный генетический профиль, теряющийся при выходе из дельты в морском варианте с бентосом, образуется лишь через 100 км и более и не менее чем через 7—12 дней. Между тем геохимическое влияние Волги, например по кремнию, важному для многих морских фитопланктонтов, отчетливо прослеживается на расстоянии более чем вдвое большем. Теперь можно рассмотреть биогеосистемные портреты некоторых рек в целом.

БИОГИДРОСИСТЕМНЫЕ ПОРТРЕТЫ НЕКОТОРЫХ РЕК

Могучие реки России, все вытекающие из лесов и гор, имеют не такую уж радужную историю. Поверхность страны устроена так, что только менее 10 % ее стока, нагреваясь при этом, питает своими органогенами южные моря с их богатой жизнью, а 60 % ее вод, при этом сами охлаждаясь, стекают в воды Ледовитого океана. Из этих 60 % более 4/5 приходится на реки Сибири, где они на значительном протяжении протекают или меж скал, или посреди болот, или вовсе по многовековой мерзлоте. В европейской России около четверти ее речных вод стекает в конечном счете в Балтийское море.

Что касается южных рек, берущих начало в центральной России, то большая часть из них потеряла свой естественный облик вследствие большой концентрации загрязнителей и превращения в каскад водохранилищ, что наиболее выражено на Днепре, Дону и уж, конечно, на Волге. О них теперь, пожалуй, правильнее было бы рассуждать в биогидросистемном ключе, если не в палео-, то, во всяком случае, в некоторой патореанимационной биогеосистемной экологии, тем более, что такое их состояние распространяется и на берега долин. В извест-

ной степени это произошло и с северными реками европейской России, подвергающимися сильному давлению лесной промышленности. Поэтому мы обратимся к Сибири, в которой находятся реки, занимающие в мировой классификации по длине и массе воды 3—4-е и 8—9-е места, в то время как Волга и Дунай — лишь 14-е и 18-е соответственно.

Обь — одна из величайших рек мира. Пробегаая 5200 км, она пересекает всю Сибирь, от границы с Монголией до Карского моря, принимая в себя около 2000 рек и имея бассейн почти в 3 млн км², т. е. более обширный, чем акватория Средиземного моря. Если учитывать притоки Обской губы, то можно сказать, что она охватывает всю Западную Сибирь с Кузбассом и Северным Казахстаном впридачу. По ней до моря доходит масса воды, заметно большая, чем у Амура и в среднем составляет около 15 м³/с. Не удивительно, что уже в среднем течении глубина русла достигает 20 м, а его вершина — 3—4 км. Эта река почти непрерывного половодья в течение всего теплого сибирского времени года. Весенний паводок переходит в высочайшее стояние воды, обеспечивающееся таянием ледников Алтая, а затем водами, поступающими из прогревающихся западно-сибирских болот и, наконец, со среднелетними дождями, здесь весьма заметными в это время. Меженьям в такое время по сути места нет. Это объясняет постоянную мутность воды за счет взвеси, приводящей к снижению прозрачности до 30 см при малой минерализации вод (всего около 100 мг/л). Другое следствие долгого половодья состоит в длительном затоплении стариц и проток, образующих с о р ы, площадью от 1 до 30 тыс. га и глубиной до 10 м с обильным, но состоящим главным образом из личинок насекомых, бентосом. Личинки к осени дают улетающих из обсыхающего сора крылатых насекомых, в том числе рано появляющихся бесчисленных комаров. Такая мощная придаточная система реки обеспечивает беспрепятственный рост и большое выживание молоди, а также нагул взрослеющих рыб и создание спокойной ситуации подкормки на остановках проходных рыб, идущих в горные верховья реки на икрометание. Придаточная сеть особенно развита в среднем течении, где падение реки наименьшее. Здесь, как бы подпирая подъемом порога у стыка Сосьвинской возвышенности и Сибирских увалов и, протекая у северного подножия последних, т. е. в трансаккумулятивном ландшафте, дополняемым многочисленными притоками с самих увалов, Обь образует нечто вроде промежуточной дельты на протяжении целых 1000 км. Вместе с тем в этой протяженной и широкой полосе зимой возникают вообще небывалые для рек заморы. Запас кислорода вод, приходящих из гор в это время расходуется целиком на окисление массы органики. А Обь вообще самая гуминовая река страны. В дополнение к этому с опусканием уровня вод до зимней межени открываются устья притоков, идущих из болот (особенно р. Васюган), и они как бы выстреливают в Обь бескислородную воду с солями Fe(II). Последнее окисляется в Fe(III), образующее бурый осадок. Лед снизу буреет (по-местному, «ржавец льда»), а содержание кислорода падает до 5 %. Полоса замора бежит вниз по реке со скоростью 30—40 км/сут. Как ни странно, но существенного урона местной ихтиофауне это не наносит. Туводные рыбы, хорошо

распознавая прогнозные признаки, успевают уходить в убежища к устьям немногочисленных ручьев внутри этой тысячекилометровой полосы или вообще за ее пределы. Бентос же, конечно, может страдать сильно, но и он спасается, так как состоит в основном из личинок насекомых с однолетним развитием, дающим за лето 0,5—10 г/м² против 200 г/м² на илистом дне, особенно развитом в придаточных водоемах. Не удивительно, что промысел рыб в Оби составляет 2/3 улова всей Сибири. Причем треть этой массы приходится на сиговых, т. е. полупроходных (сырок и др.).

Современные и древние перестройки руслового стока Оби. Новосибирское водохранилище имеет длину 200 км, ширину около 20 км и глубину у плотины всего 20 м. Хотя оно весной примерно на месяц задерживает навигацию, но не накапливает большого количества холода, т. е. существенно не снижает температуру воды ниже плотины. Осаждение механических взвесей здесь все же происходит, а с ними коагулируются и сливные загрязнители, поступающие от промышленных предприятий, стоящих выше по течению, среди прочего и техногенная ртуть. Опасность ртутного загрязнения может сильно возрасти, если будет сооружена Катунская ГЭС, проектируемая на разломе земной коры и выходе на поверхность отложений ртути, которая сможет в этом случае здесь митилироваться, а следовательно, делаться особо водоподвижной.

Благодаря тому, что полезный объем Новосибирского водохранилища, составляющий ни много ни мало половину от полного, постоянно срабатывается, оно относительно проточно и не очень существенно меняет водный режим ниже плотины. Совсем иную роль играет плотина на второй по величине реке Обского бассейна Иртыше, почти вдвое увеличившая объем и без того глубокого и длинного Зайсанского озера, ставшего водохранилищем. Плотина резко снизила обводненность Иртыша почти на всем его протяжении на территории Казахстана и России. И теперь здесь всюду можно видеть явные признаки буйного остепнения обсохших пойм, лишь украшаемых фонтанами дождевальных установок, поливающих большие огороды, во многих местах заменяющих подсохшие естественные луга со значительными запасами сена.

На карте хорошо видно, что именно красавец Иртыш — осевая река бассейна всей Западной Сибири. Некогда через систему ложбин, идущих от Салаирского кряжа и ныне пересекающих с востока на запад равнинный Алтайский край у Барнаула, сток со всех гор шел в Иртыш, сливающийся с так называемой Пратомью. Лишь позже тектонические подвижки открыли стоку с Алтая прямой путь к Томи. Куда большие перестройки, вернее, стирания, или, лучше сказать, размывания всего бассейна, угрожали ему, когда планировалось сооружение рекордно нерациональной равнинной ГЭС у Салехарда, что превратило бы почти всю Западную Сибирь, в том числе и ее нефтегазоносные площади, в озеро-море масштаба ледникового периода. Не менее негативно фантастическим был и проект постройки «Анти-Иртыша» близ р. Турга для откачки вод Оби, что усугубило бы и засоление почв Приаралья в связи с обводнением. Слава Богу, покушения «гидростройдраконов» на одну из выдающихся рек мира, кажется, почти

совсем миновали, если, конечно, наука окончательно утратила пагубную жажду переделывать природу.

Устье Оби выделяется формированием дельты площадью около 4 тыс. км² и длиной в 100 км. И все-таки такая дельта различается с трудом в почти стокилометровой по ширине губе-эстуарии длиной более 800 км и площадью около 45 тыс. км². Дельта эта геологически, по-видимому, явление молодое, связанное с современным прерывистым поднятием берегов и едва заметным отступлением моря. Эстуарий же — результат развития последнего наступления Карского моря, происходившего примерно 4,5 тыс. лет назад, затопившего древнюю обскую долину не менее чем на 1,2 тыс. км, так как на дне Карского моря желоб этой реки прослеживается еще на 400 км за губой до современной глубины 100 м и не достигает Северной Земли по прямой всего лишь на какие-нибудь 150 км. Судя по распространению прибрежных солоноватоводных двустворчатых моллюсков-фильтраторов (*Porlandia arctica*), Обь и ныне доносит свои воды не только сюда по дну, но и вплавь по соленым водам еще на 300 км, т. е. севернее Новой Земли в сторону Земли Франца Иосифа, где глубины достигают более 200 м. Это и не удивительно, несмотря на малый (2 см/км) уклон ее ложа в губе, так как в него ежегодно поступает около 200 м³ воды, несущей 13,5 млн т одних только взвесей, не говоря о растворенных веществах. До этой линии против губы распространяется западнее и восточнее, прижимаясь к берегу, полупресноводный комплекс бентоса с биомассой втрое большей, чем вне прямого влияния Оби на той же глубине и в 50 раз более обильной, чем на больших глубинах в середине моря. Это, по-видимому, связано с седиментацией речной органики, в том числе адсорбированной и на элементах «мути» в виде полосы илистых песков на дне моря [Зенкевич, 1963]. Примерно то же можно сказать и о планктоне, который по своему составу водорослей, а особенно рачков (в основном из неморской группы копепоид за вычетом *Limnocalanus grimaldi*), а также коловраток (например, *Synchata*) приходится на вдвое более глубокую.

Последняя особенность связана с теплопереносом обских вод. Хотя они двигаются поверху и быстро выстывают, однако успевают прогреть и воду моря, даже вопреки тому, что теплые воды проходят всю губу до моря за 3 мес и более. И это несмотря на теплоотдачу в воздух, начинающуюся уже от Салехарда, т. е. еще до дельты. В то же время этот процесс благотворно сказывается на прибрежных ландшафтах. Таким образом, Обь сильно и как будто даже от самого устья преобразует высокоширотные биоценозы.

Что же касается действия моря, то оно в обском эстуарии весьма ограничено вследствие невысоких (всего в 0,5 м) приливов. Их действие распространяется едва до середины губы, а точнее всего на 300 км, да и то главным образом у западного берега, откуда пресные воды оттягиваются силами Кориолиса вправо, т. е. при таком направлении течения к востоку.

Такое доминирование сил реки, в том числе и биогеохимических, под морем случай редкий, но и поучительный. Подумаем только, что было бы, если бы воды Оби были приостановлены или откачаны в Казахстан. Вскоре погибла бы обильная полупресноводная биота, осо-

бенно планктона, не только в губе, но и в самом море и далеко от берегов, так как ежегодный приход пресных вод соответствует 2-метровому слою по всей акватории моря. Погибла бы эта биота не только от осоления и охлаждения вод, но а также от осаждения выше плотины всей питательной мути. Наконец, и без того ледовое с конца июня до сентября Карское море могло бы стать почти вечной льдиной, что, конечно, повлияло бы на биоту, да и на судоходство по Северному морскому пути. Правда, при обсуждении проектов гидростроительства смелые головы утверждали, что у нас есть атомные ледоколы. Ну что же — это, следовательно, убежденные сторонники увеличения числа атомных реакторов, особенно блуждающих, да еще в трудно контролируемых районах. Вот неизбежная цепь событий, связанных с мощным прикосновением человека к могучим рекам.

Енисей — еще одна крупнейшая река Сибири примерно той же, что и Обь, но куда более стремительной водоносности, постоянно подпитываемой через Ангару Байкалом. Кислородная обеспеченность в нем на всем протяжении сравнима с таковой лишь в горной части Оби. Но вот планктон вследствие быстротечности очень беден. Дно сильно размываемо и преобладают поэтому каменистые грунты. Они дают твердую основу более чем сантиметровому слою водорослевого обрастания из диатомовых (*Synedra*, *Navicula*) и зеленых нитчатых форм (*Ulotrix*, *Spirogyra*). Среди животных преобладают цепкие личинки ручейников, поденок и особенно мошек с общей небольшой массой. Ниже от Красноярска по течению, где камни дна уже не перекатываются, поселяются моллюски. Общая биомасса увеличивается в 20—25 раз, но достигает всего 2 г/м², или 1,5 тыс. экз. на ту же площадь. Интересно, что Енисей служит или служил путем проникновения к Байкалу морских форм (например, нерп), а из него его эндемов в Ангару, включая редчайшего пресноводного кольчатого червя-полихету *Marayunkia balcalensis*, обитающего и в озерах Таймыра, в устьях рек Каспийского и Азовского морей, а также в реках Северной Америки (видимо, как обрывки поселения последледниковых пресных морей). Лишь с приближением к низовью масса возрастает, особенно на глинистых наименее подвижных грунтах возле устья, до 9 г/м². Дельта Енисея развита более, а его эстуарий менее, чем у Оби. Биогенерирующий поток Енисейских вод в Карском море присоединяется к потоку Оби, но затем больше отклоняется в сторону Северной Земли. К сожалению, Енисей уже дважды запружен в своей верхней части и причем глубокоководно, что замедляет сход вод и сильно охлаждает все его среднее течение, обедняя фауну. Особенно важно, что устье, к счастью, задерживает органогены в водохранилищах из правых притоков и в первую очередь из обеих Тунгусок.

Лена приносит к морю количество воды почти на четверть больше, чем Оби (490 км³/год), но меньше несет охлажденных веществ наносов (12 млн т), хотя течет больше среди гор. Сток этот особенно велик поздней весной, так как паводок ниже впадения в июле поднимается до 20 м против межи и даже в многорукавной дельте остается на уровне 6—8 м.

Не удивительно, что идя до самого моря меж двух возвышенностей и при большом уклоне ложа, Лена издавна выносила сюда массу материала и соорудила на широком мелководье плоского шельфа моря Лаптевых дельту в 7 раз более обширную, чем Обская (почти 29 тыс. км²). Кроме того, эта дельта так растет вверх за счет наносов, что в западной своей половине она просто засыпает приморскую сушу, видимо так, как это бывает в низовьях рек. Дельта испещрена около 7000 проток и 30 тыс. озер. Все это огромное сооружение втрое больше, чем у Волги и приближается к масштабам Нильской дельты. После отрывов от вод в ней образуются высокие песчаные дюны, прорастающие мхом, под теплоизоляцией которых они становятся тундровыми и сковываются обычной для тундры многовековой мерзлотой. Это сказывается и на зоопланктоне: летом он увеличивается в авандельте до 2,5 тыс. /м³ и состоит в основном из южных ветвистоусых рачков, в то время как в озерах дельты он по составу близок к арктическому. Соорудив дельту, Лена как бы сама отфильтровывает и использует для биоты и почв негусто приносимые ею материал и тепло, и влияет на биоту моря Лаптевых куда менее, чем Обь и Енисей в Карском море.

Амур — последняя великая река зауральской России. И хотя он река и пограничная, но только одна тысячная длины его русла (в верховьях р. Онон) лежит целиком вне пределов России (в Монголии), а около 1000 км протекает полностью среди российских берегов. Он третий по величине среди рек, впадающих в Тихий океан и, мало уступая по длине второй — Меконгу, имеет почти такой же годовой сток, превышая по этому показателю четвертую по длине реку Азии — Хуанхэ — примерно в 4 раза.

Режим его паводков более схож с таковыми рек субтропиков и связан со средне-позднелетними муссонными дождями. За пределами этого периода воды Амура относительно прозрачны и относительно богаты растительным, а с ним рачковым планктоном, в основном из ветвистоусых. В то же время в Амуре постоянно много влекомых по дну наносов и потому ведущую роль играет не просто бентос, а планктобентос, которого только за одни сутки приносится около 200 г/м² поперечного сечения реки. Летние паводки вымывают много живности из придаточных водоемов, обедняя их и обогащая биосток реки в море самими этими организмами. В реке обильны своеобразные макрофиты: рогоз Лаксмана, рогоз восточный, аир болотный, тростник обыкновенный и др. Много видов растений, плавающих по поверхности воды, в частности сальвинии, ряски, а также полностью погруженные — элодея, уруть и др. Эти растения играют многоликую роль. Они способны извлекать из воды и грунта не только необходимые биогенные элементы, но и токсические вещества (соли тяжелых металлов), различные ядохимикаты. Они поглощают многие органические соединения (фенолы, альдегиды и др.), радионуклиды. Помимо способности очищать воду от химических загрязнений, эти растения способны еще и осаждать на свою поверхность большое количество взвесей. Удивителен в этом отношении тростник, способный развивать почвенные и водно-воздушные корни. Граничная поверхность таких корней на 1 м² может в 5—15 раз превышать площадь, занятую

растением. Своими прижизненными выделениями высшая прибрежная растительность прекрасно справляется с «цветением» воды, вызываемым массовым развитием синезеленых водорослей, часто приводящим к замору рыбы. Кроме того, эта растительность аэрирует воду, особенно когда она сильно взмучена и содержит мало кислорода. Только один тростник может давать сырой фитомассы от 2 до 300 т/га. В зарослях запасы биомассы его корневищ могут превышать 150 т.

В связи с этим, в отличие от других рек России, здесь многочисленны и особые растительноядные рыбы, например белый амур, поедающий не только гидрофиты, но и затопленную наземную растительность и тем не дающий протокам зарастать, поддерживая их более проточными.

Около 10 тыс. лет тому назад Амур в конце своего течения имел сток в обход Сахалина (тогда полуострова) прямо в Охотское море, но при последующем опускании суши повернул к образовавшемуся вследствие этого Татарскому проливу. В результате этого он создал как бы пресноводную дамбу из своих струй, упирающихся в Сахалин и тем сохранил разделенность масс соленых вод, а также и фаун Охотского и Японского морей. Здесь же пресноводный планктон и отмирает, опускается на дно. В то же время в эстуарий Амура проникают некоторые не столько собственно морские, но и солоноватоводные ракообразные, вероятно, реликты той фауны, которая населяла когда-то почти пресное и замкнутое озеро на месте Японского моря.

Вообще амурская фауна несет много различных реликтов и ракообразных, и личинок насекомых, и рыб, имеющих даже индийское и африканское происхождение. Это обуславливает большое видовое разнообразие местных гидробионтов. Так, одних только личинок хирономид здесь сотня видов против 50—80 в других реках страны, а рыб более ста против 74 в Волге и всего 54 в Оби.

Естественно, что этим биоресурсы приумножили или хотя бы сохранили и особую, целиком с ними связанную, культуру, включающую выделку рыбьей кожи для одежды ныне всего лишь четырехтысячного народа нивхов (или гиляков). Относясь к палеоазиатским народам, они живут в устье Амура и против него на Сахалине, их своеобразный язык указывает на прямое палеолитическое происхождение.

Все реки как потоки пресной воды должны были бы быть довольно однообразны. Между тем, как видно из рассмотренных портретов больших рек, они очень своеобразны, так как составляют синтез часто экзотических вод с разнообразными местными горными породами, почвами, лесами, да еще и со следами деятельности человека разных культур. Поэтому-то, как мы знаем интуитивно, каждая самая малая речка имеет свое лицо или его выражение и составляет, может быть, лучшую красоту мира, с последним взглядом на которую нам легче вступить в совсем иные воды, покрывающие поверхности планеты.

Именно все это и, в частности, богатые рыбные и звериные промыслы, и, конечно, удобные пастбища привели русских земледельцев

через всю Восточную Европу и Северную Азию до всех восточных морей, омывающих Россию и открывающих ей путь в океан.

Упомянем, конечно, о великом пути из варяг в греки через Новгород и Киев. Отметим маршрут от Витебска по Западной Двине к Риге (именовавшейся русскими Колыванью) и к Балтике. На северо-востоке — от Ильмень-озера через Волхов, Свирь, Вычегду, Суонц и Северную Двину к Студеному морю и, наконец, от него же через Мату и Тверцу в Волгу, по ней постепенно до Каспия. Несколько позже — по Дону к Азову и, в конце концов, к Севастополю. Вскоре после ликвидации постоянной татарской угрозы путь открывается на восток по Каме и Чусовой к Уралу, а через Чусовую и далее по Исети в Тобол, в глубь Западной Сибири. От Тобольска по Оби и Иртышу путь лежал к Алтаю, по Оби и Томи — к Кузнецкому Алатау, из Томи же на восток по р. Кеть через водораздельное плато Тюн-Шанжи — Сер-Няр (где позже был проложен ныне заброшенный канал) к городу Енисейску. По нему вверх путь проходил до границы Монголии, а на север опять к Северному Ледовитому океану. Так ходили и исследовательские отряды Норденшельда. С Енисея возможен путь по Ангаре в верховье Лены, а там уже государев охотник Е. П. Хабаров вышел к Амуру. Его последователи, в том числе князь П. А. Кропоткин, ходили по Селенге, Ингоде и Шилке, по Амуру и вверх по Уссури. Выплывали русские корабли и в южную часть Тихого океана, подходили к будущему Владивостоку.

Таково было естественное течение истории России, и на каждом потоке крепко оседал русский землепашец и воин-хранитель границ, мудро образуя казачьи войска, получавшие названия по именам рек, создавая на них особые этносы, которые, как показывает ход событий, не искоренимы.

СВОЕОБРАЗИЕ БИОГИДРО- И НАРОЖДАЮЩИХСЯ БИОГЕОСИСТЕМ В ЗОНЕ СГУЩЕНИЯ ЖИЗНИ ПО БЕРЕГАМ МОРЯ

Прибрежная зона сгущения жизни — это не просто линия стыка наземной и водно-донной, а также планктонной растительности с сопровождающими их консументами, а зона постоянного энерго- и массообмена между морем и всем тем, что с огромных внутренних пространств суши приносят сюда реки. Видимо, встречное движение рек, а также приливов и обычных волн в энергетическом плане составляет непостоянную, но значительную добавку [Сафонов, 1982]. Для обменных же процессов очень важно результирующее вдоль берегов движение вод и особенно сильно развитый в этих условиях турбулентный обмен, дополняемый биотурбацией грунтов с помощью многочисленных роющих животных.

В результате всего этого здесь возникает бесчисленное множество разнообразных биогидрогеосистем, находящихся, в основном, в предклимаксовом состоянии и непрерывном сукцессионном изменении. Поэтому трудно убежденно относить к пресноводным или морским водным или наземным системам, составляющим суть всей контактной

зоны суши. Может быть, именно в ней создаются великими силами природы очень ценные угодья, наиболее пригодные для биогеоценотической технологии, но пока лишь грабительно эксплуатируемые там, где исторически сложившаяся природоведческая просвещенность невелика.

Конечно, наиболее ярко проявляется действие рек, в чем мы уже могли убедиться, рассматривая дельты и эстуарии.

Бывает так, что геологически быстро отступившее от своих поднимающихся берегов море может порвать связь с эстуариями впадавших в него рек, а эти последние из-за параллельного ослабления стока не успевают его «догнать». Тогда вытянутые в сторону моря эстуарии превращаются как бы в его обрывки, в которых соленость может из-за увеличения испарения даже слегка повышаться, а значит, и сохранять в силе видоизмененный фрагмент морской биогидросистемы. Так случилось перед концом третичного периода у южного подножия молдавских Кодр, где возникло множество именно таких лиманов, в том числе крупных, например, Ялнуг и Китай длиной в 25 и 50 км соответственно, некоторые из них лежат в 5—6 км от берега моря. В этом случае море, просто собрав выброшенный реками песок в шторм, закупорило им их обычные эстуарии. Чаше бывает, что море сооружает длинные песчаные косы, отштурмовывая к берегу и заметную часть своей акватории.

Но главное в том, что именно рекам-то и обязаны моря своими берегами, во всяком случае песчаными и гравийными пляжами, столь привлекательными для нас и так хорошо защищающими обрывистые берега от обрушивания и размыва волнами. Дело в том, что выносимые реками в море песок и камни вновь влекутся к берегу волнами. Двигутся они по направлению ветра, большей частью под косым углом к урезу воды и выбрасываются на пляж по гипотенузе, а вот скатываются назад в море волны уже по катету, а с новой волной вновь по гипотенузе в том же направлении и вновь по катету. Результирующая линия, вдоль которой и песчинки, и камни ползут вприпрыжку, вытянута вдоль берега.

Лиманы и лагуны. Теперь представим, что на этом пути обнаруживается вогнутая излучина первичной линии берега. Песчинки, способные подстилать друг друга и продолжать движение в прежнем направлении, образуют растущую косу, материал которой оседает и наплаивается по прибрежному бару (иногда — отмели, образующиеся по линии столкновения наката волн, несущих песок, и их отката). Со временем она превращает даже широкую излучку в хорошо отторженный от моря залив — кусочек моря, им самим отторгнутый, но с помощью наносной деятельности реки. Такие образования называются *лиман*ами (гр. *limenas* — бухта). У нас они наиболее обычны на северных берегах Черного и Азовского морей, рядом с устьями Дуная, Днепра, Днестра, рек Молочной, Миуса и др. Обнаруживаются они и в Припечорье, и на западе Ямала, и даже на берегах Чукотки.

Конечно, подобный лиман может не только заиливаться и заболачиваться, но и засоляться. Но если в него впадают хотя бы ручейки, приход воды которых превышает траты его на испарение, то он может превращаться в постепенно рассоляющийся, в том числе и полностью

озеро-видный водоем, как бы вышедший из моря. Особенно интересны те из них, которые, с одной стороны, подпитываются рекой, с другой — не теряют связи с морем. Причем устья реки в залив и с него в море могут лежать в разных концах такой вытянутой по линии контакта суши и моря лагуны (ит. *laguna* — мелководный залив, отделенный от моря песчаной косой) шириной 1—5 и длиной до 100 км. Берега с лагунами тянутся местами на сотни километров и в сумме образуют около 86 тыс. км, или 11 % общей длины океанических и морских берегов мира. Они составляют более половины протяженности всех выровненных прибоем морских берегов.

Отливы, сильно слабеющие в мелководных лагунах, обеспечивают своевременное удаление метаболитов, в том числе и биоингибиторов. В отличие от рассмотренных эстуариев морская вода в лагуны проникает легче и дольше удерживается в них, образуя при малой глубине вертикальную зону смешения с пресной водой. Здесь наблюдается и наибольшая мутность, в присутствии соединений хлора быстро оседающая. К внешней морской стороне этой зоны обычно приурочено скопление двусторчатых моллюсков-фильтраторов, которые окончательно осаждают муть, во всяком случае в 8 раз быстрее, чем под действием одной гравитации. В итоге осаждение идет в десятки раз быстрее, чем в волнующемся море. Все это определяет большую микробиотическую активность бентосных микроорганизмов, главным образом, устойчивых, споровых (до 2—3 млн кл./г с поверхностного слоя) и связанных с ними бентосных беспозвоночных илоедов. Бентосный ярус здесь заселен обильнее тонких вышележащих планктонных ярусов местной пелагиали, очень велика и масса бентосных макрофитов. Для морских лагун с хорошо прогреваемой толщей воды характерны в основном бурые водоросли, второе и третье место делят красные и зеленые, причем последние более всего характерны в основном для пресноводных водоемов и заходят сюда, тяготея ближе к опресненным водам, выносимым реками. Среди макрофитов можно назвать ламинарию пальчаторассеченную, ламинарию зубчатую, ламинарию богардале, лессонию ламинариеподобную, артротамнус расщепленный и др. Все они при помощи ризоидов закрепляются в субстрате и могут при сильных приboях отрываться, и тогда переходят уже в другую группу — планктеров, значительно изменяя биомассовые показатели этой группы. Багрянки, подобно бурым водорослям, почти все живут в океанической воде, как правило, уходя на относительно большие глубины, благодаря своим удивительно разнообразным фотосинтезирующим пигментам. В прибрежной зоне, однако, тоже можно отметить некоторые виды, образующие совместные заросли с бурыми, да и частично с зелеными водорослями. Это прежде всего порфира пупковидная, порфира нежная, порфира широчайшая, немалион червеобразный и др. Из зеленых водорослей правомочно назвать виды ульвы, энтероморфы, кладофоры, но селятся они лишь в наиболее азрированных и хорошо освещенных местах в прибрежной зоне. По размерам они, конечно, значительно уступают красным водорослям и уж никак не могут тягаться с бурыми. Однако все вместе они создают надежный зеленый фотосинтезирующий щит, обеспечивающий существование всей остальной биоты, формируя своеобразные

«леса». На листоподобных выростах макрофитов поселяются водоросли-эпифиты (диатомовые, синезеленые и нитчатые зеленые). Последнее, в свою очередь, регулируется фитофагами (например, моллюсками, которые, однако, не причиняют при этом никакого вреда макрофитам). В биомассовом выражении водоросли дают различные показатели. Так, зеленые водоросли могут давать от 0,3 до 3 кг/м², для красных эта величина может достигать 5—7, а например, для иридеи и до 30 кг/м², для бурых водорослей не предел биомасса и 50—70 кг/м². Заросли эти выделяют за сутки с 1 м² более 300 мл газовых пузырьков, прилипая к которым, со дна поднимается до 1 мг илистых частиц с адсорбированными на них, а следовательно, физиологически активными микроорганизмами. Это напоминает процесс, идущий в баках-реакторах, о которых мы говорили при описании биологической очистки воды. Однако эти водоросли источают в воду много биохимических ингибиторов развития ряда бактерий и разных макрофитов, так что эта система оказывается стабилизированной биохимически.

Не удивительно, что их биологическая продукция приблизительно в 100 раз больше, чем в обычном прибрежном море: занимая лишь 0,4 % площади океана, они дают 4 % чистой биопroduкции.

Естественно, что лагуны, образующие по отношению к морю нечто подобное придаточной системе реки, являются местом размножения, а главное — длительного и спокойного онтогенетического развития массы особей ряда беспозвоночных и рыб. Для вод Мексики, например, подсчитано, что 97 % коммерческого промысла в них обеспечивается бесплатными услугами лагун, существуют и расчеты «стоимости» лагун, например, в США [Сафонов, 1987] капитальная стоимость около 300 тыс. долларов за 1 га, а ежегодная прибыль с той же площади более 10 тыс. долларов. При этом переработка в лагуне сточных вод в обоих случаях составляет более половины.

Засоление лагун. Естественно, что лагуны, поглощая целиком сток рек и задерживая его на время, достаточное для седиментации, являются отличными накопителями промышленных загрязнителей перед поступлением их в море. Многие из них, однако, успевают химически деструктурироваться так, что иногда лагуны используются и как очистители. Очевидно все-таки это допустимо лишь в отдельных аварийных случаях.

Совершенно иная картина предстанет перед нами, если приток вод, в том числе и морских (через пролив или просто просачиваясь через косу), окажется меньше, чем траты на испарение. Здесь могут возникнуть мертвеющие от чрезмерной солености микроморья. Таков, например, знаменитый Сиваш, питаемый лишь водами пересыхающей р. Салгир и отделяемый от Азовского моря Арбатской песчаной стрелкой 120 км длины. Он накопил около 200 млн т солей, в том числе 300 тыс. т брома и 7 тыс. т магния, что создает базу химического промысла на этом постоянно возобновляющемся ресурсе. Естественно, что уже через 10 м после выхода в Сиваш соленость азовской воды поднимается почти в 3 раза, а на его середине — 4, достигая в даль-

ней его половине 70 %, что в 2 раза более, чем обычно в океане. Естественно, что биомасса его планктона и бентоса уже на первом десятке километров сокращается с 20 кг/м² до 100 г/м², а к середине Сиваша — до 10 г/м². В его же отдаленной половине и менее того. Почти не находится форм, способных переносить такое осмотическое давление. Зато в этих критических условиях вне конкуренции с другими гидробионтами сильно размножаются ультрагалинные формы, в том числе и эволюционно древние. Весь планктон в среднем составляет всего около 1 т/га. В фитопланктоне заметную роль играют мезокарстные *Peridinea*, а в зоопланктоне — 24 вида *Protozoa*, на долю которых приходится более 30 % общего видового разнообразия.

Вследствие малой глубины здесь развивается и фитобентос, в частности *Zostera** и *Ruppia*. Зообентос по живой массе без раковин составляет тоже около 1 т/га, первое место в нем занимают личинки комаров-хируномид, свойственные и соленым озерам.

В южном Сиваше, где, как мы отмечали, соленость возрастает в 3—4 раза, временами приближаясь к 80 ‰, общая биомасса сокращается еще в 4—5 раз. Образуется она очень немногими и эволюционно древними, в известной мере как бы отставшими в эволюции формами, процветающими здесь ныне в условиях ослабления конкурентов экстремальностью условий. Это водоросли *Cladophora siwachensis*, рачки остракоды и особенно питающаяся водорослями *Artemia salina* из примитивнейших жаброносов, хранящих много следов происхождения всех раков от кольчатых червей, близкие виды которых мы отмечали и как заметных обитателей эфемерных преснейших дождевых микроводоемов на вершинах гранитных скал пустыни. Этот рачок способен жить и при 230 ‰, давая в Сиваше 15 тыс. т ежегодно. Он здесь не только отлавливается, но и разводится в особых прудах для получения наилучшего сухого корма для рыб. Из иных видов здесь обнаруживаются удивительные личинки мух-эфидр, среди которых есть даже обитатели нефтяных луж и илоядный *Chironomus salinaris*. Много здесь и специфических одноклеточных водорослей, способных переносить засоление. Это в основном колонизальные и некоторые нитчатые синезеленые и зеленые водоросли. Все же к зиме, когда концентрация солей возрастает еще больше, многие даже из этих форм отмирают. Однако специфические бактерии продолжают действовать и как редуценты органики, и как преобразователи сульфатов. Так что маловидовой биогеоценоз в экстремальных условиях, препятствующих проникновению со стороны видов, способных разрушить целостность его трофической сети, способен функционировать достаточно устойчиво.

Такая система жизни оказывается возможной даже в Каспийском заливе Кара-Богаз-гол, правда, не связанном в своем происхождении

* Кстати, у зостеры, как и других 40 видов высших растений, обитающих в морских водах ныне, происхождение не морское. Она была занесена в море речной водой с биостоком. В мире животных аналогичная судьба у кита и тюленя.

с действием рэк, но временами сильно пересыхающем. В нем под действием такого же испарения соленность в сотни раз больше, чем в Сиваше. Масса солей составляет более четверти от общей массы солевой воды, а общий их запас в нем более 1000 т/км² с самосадкой глауберовой соли. В конце XIX в. здесь были массы рачков-артемий, вымерших из-за засоления. Ныне же (но до загубления залива плотиной) здесь наблюдались массы жгутиковых *Dunaliella salina* и образующих огромные слизистые колонии *Aphanothece salina*, дающих около 500 тыс. кл./г самоосадочной соли, а бактерий в среднем более 20 млн/см³ воды.

Бактериальный мир подобных мест обитания заслуживает особого внимания. В свое время он был подробно изучен (в том числе и в Сиваше) академиком Г. А. Заварзиным и микробиологами его школы. Учеными установлено, что бактериальные ценозы имеют черты, свойственные молодым системам, прежде всего это большая скорость размножения, быстрый круговорот, простые циклы. Такие ценозы чаще всего возникают при интенсивном отмирании растений, в том числе и водорослей, что поставляет в экосистему большое количество клетчатки, целлюлозы. Кроме того, и это особенно характерно для Сиваша с его высоким засолением вод, массовое развитие другой прокариотической группы — синезеленых водорослей (цианей), которые, вызывая цветение воды, одновременно дают и очень высокую биомассу, кстати, быстро отмирающую. К процессу деструктурирования последней имеют самое прямое отношение бактериальные организмы. Как указывает Г. А. Заварзин, продуцентами в таких системах могут быть синезеленые водоросли, фототрофные бактерии, литотрофные бактерии и метилотрофы. Другая группа прокариот либо внедряется на правах паразитов в живые клетки, либо разрушает их выделяемыми в среду различными веществами, а иногда они просто наплывают всей своей массой, как это делают, например миксобактерии. Особое место занимают организмы, участвующие в перераспределении энергии и связи с использованием растворенных химических веществ. У каждого вида своя жизненная стратегия, своя функциональная нагрузка, в целом все виды, вместе взятые, в таком прокариотическом ценозе работают как единая слаженная система, эволюировавшая, по-видимому, не один миллион лет.

Из всего сказанного о лиманах не следует делать вывод, что они такие уж тупики эволюции. Подтверждением являются интереснейшие сведения, обобщенные известным геологом и, можно сказать, первым отечественным палеоэкологом Н. И. Андрусовым (в период с 1888 по 1929 г.). Он обратил внимание на неожиданные изменения засоленности Черного моря в ходе его геологической истории, вдруг заселявшегося то весьма соленоводными, то почти пресноводными фаунистическими комплексами, составляющими, судя по всему, полнокомпонентные его биогидроценозы, или криптогенные фауны. Оказалось, что в периоды, когда тектонически зажимались проливы с Средиземным морем, Черное опреснялось Дунаем, Днепром, Доном, Кубанью. Фауноэлементы соленоводного комплекса отсиживались в осолонившихся лиманах. По открытии же ворот и вливании вод Мирового океана, они появлялись будто ниоткуда и быстро заселяли все мо-

ре. То же, но в обратном направлении происходило с началом нового опреснения всего моря и с полупресноводной фауной через пресный сток с суши.

В заключение нам остается рассмотреть последний тип полуводных наземных биогеосистем морских берегов, сооружаемых без участия рек и уже только одним морем, точнее его высоким приливом — это м а р ш и.

Марши есть и у нас на севере, где их называют «лайдами», и везде связаны с низкими и, как говорится, отмельными берегами в районах, где хорошо развит прилив. Они представляют здесь верхнюю часть приливной полосы дна, обнажающегося при отливе шириной иногда более километра и именуемого настоящей эулитералью, большей частью затапливаемую дважды в день. Верхняя же часть этой полосы затапливается лишь дважды в месяц, т. е. в сизигийные высокие приливы, связанные с ново- и полнолунием. Пережить месячную осушку здесь могут лишь немногие обитатели морского дна, да и то лишь в углублениях, вырытых стекающей при отливе водой, или зарывшись в ил. Зато в это время здесь могут произрасти и вегетировать некоторые в общем наземные растения, не иссушая на своих ветвях насекомых, в том числе и саранчовых. Это определяет облик марша. Суть же его высокого плодородия состоит в том, что энергия прилива больше, чем отлива, и поэтому в марше накапливается приносимый из моря материал, несущий биогены, в том числе и с морскими макрофитами, например, с букетиками zostеры, которая может там отчасти сохраняться. В результате биопродукция в марше обычно оказывается в 1,5 раза больше, чем в лагунах, но для этой величины большое значение имеет и прирост наземной фитомассы. Из наземных растений на марше поселяется *Salicornia* — единственная, способная выдерживать затопление морской водой. Она накапливает из прилива тонкий песок и местами повышает дно, открывая путь к поселению спарты (в Европе *Spartina striata*), способной на сильно приподнятых местах вытягиваться вверх до 1 м и еще более способствующей накоплению осевших взвесей. Особенно велика роль ее подземных корневищ-столонов, раздвигающих ил и способствующих его аэрации, а значит, и развитию бактериальных процессов.

Однако следует заметить, что, с одной стороны, не встречая конкуренции среди высших растений, а с другой — в результате большой пластичности к засолению, способности к интенсивной споруляции и многим другим морфофизиологическим особенностям, на маршах интенсивно развиваются синезеленые водоросли. Особенно среди этой группы надо отметить напочвенные разрастания ностока, микроколеуса, нодулярии, анабены и др. Все они прекрасные азотфиксаторы, а следовательно, участвуют в поддержании азотного баланса.

Энергетическая модель маршей в штате Джорджия [Teal, 1962] показывает, что спартина аккумулирует энергии в 20 раз больше, чем местные водоросли, а вместе они отдают в детритную цепь бентоса около 16 % совокупного энергосодержания (которое равно около 35 тыс. ккал/(м²·год)).

Для деятельности редуцентов огромное значение имеет перекапывание, а следовательно, аэрация илов бентосными животными морского происхождения, например, кольчатыми полихетными червями пескожилами с биомассой до 2 т/га, перерывающими около 100 кг ила / (м² · год). Но это только в лагунах на дне марша, где застаивается морская вода. Иное дело крупные крабы (в том числе и так называемые манящие), роющие норки в 10 см глубиной, но при сильном иссушении уходящие в ил на целый метр, создающие до 100 нор/м². Это настоящие пахари марша. Таких пертурбаций грунта мы не найдем нигде ни на дне моря, ни в наземных почвах, отсюда и быстрое развитие сукцессии. Вслед за солянкой поселяются такие растения, как *Glyceria maritima*, *Suaeda maritima*, а затем уже и так называемые морские астры и гвоздики (*Aster tripolium* — армелия обыкновенная) и наконец, *Festuca rubra* — овсяница красная, уже совсем не гигрофильный злак.

Так в ходе приморской сукцессии, напоминающей солено-приозерную, образуется луговое пастбище, на котором в Европе регулярно пасется до 7 голов овец на 1 га. Ведение такого пастбищного хозяйства считается вполне экономичным несмотря на то, что местами еще около 100 дней в году марш бывает залит и не доступен животным.

И здесь мы обнаруживаем два рецепта благотворной биотехнологии маршей, связанные с одной деталью их строения. У нижней части марша работой низких приливов иногда создается илисто-песчаный бар. В Нидерландах его повышают, укрепляют, а в сам марш намыывают ил, создавая таким путем особый и широко распространенный тип сельскохозяйственных польдеров. В Юго-Восточной Азии за таким же валом агротехники, углубляя среднюю часть такого водоема, или «тамбака», накапливают солоноватую воду. Это самая эффективная аквакультура в мире, дающая тонны рыбы на 1 га; не отстают от них и маршевые креветки — до 2,5 т/га. Не удивительно, что в Индонезии этим производством занято более 500 тыс. чел., на Филиппинах — 170, в Корее — около 300 тыс. чел. и производят они продукции от 30 до 50 кг на душу населения своей страны. Если учитывать, что отходы такого производства поступают в море в качестве обычных для него органических удобрений, то такую систему вложения труда человека нужно признать полезной не только для него и местной природы, но и для всего океана. Теперь обратимся к биогидросистемам морской окраины прибрежного комплекса.

Морские биогидросистемы, лишь временами теряющие с ним связь, образуют внешний край прибрежного сплетения переходных биогео(гидро)ценозов, но в отличие от уже рассмотренных по сути дела не дают перехода ни к речным, ни к сухопутным биогеосистемам. Это постоянно обдаваемые волнами пляжи и обсыхающие на несколько часов (и то не вполне) литорали обычных приливов и отливов.

Пляжи образуются, как мы уже отмечали, из песка и гальки, принесенных реками и отмытых от илистой фракции, уносимой вдаль и в глубь моря. Второй источник поступления материа-

ла для них — это размыв материковых, в том числе и скальных берегов, где часто образуется нависающий обрыв — волноприбойный клиф. Гидравлический удар прибоя о него достигает 7 кг/см^2 , но динамическая устойчивость известняков в 5 раз больше, поэтому ведущую роль имеет скребуший удар с участием камушков, в том числе ранее отделенных от той же скалы. Скорость такого абразионного его разрушения до отступления берега из гранита составляет $0,01 \text{ м/год}$, а у известняков — $0,2 \text{ м}$. В последнем случае разрушение сильно активизируется особыми видами обыкновенных четырехлучевых сверлящих губок. Их плавающие личинки прилепляются к отвесной скале своими амебоидными клетками, обеспечивающими внутриклеточным способом питание всей губки. Псевдоподии этих клеток отделяют чешуйки извести и, заглотив их, транспортируют через клеточную массу губки наружу. Внедряясь, губка растет, а ее ход расширяется. Из него назад она выйти уже не может, но тем больше за счет дроссельного эффекта у устья усиливается циркуляция воды, движимой жгутиковыми клетками губок. В камерах поселяются и сожители губок, так образуются биогеоценотически активные узлы, формирующие рельеф берегов. Губок так много, что известняки, например в Болгарии, обрушиваются целыми подточенными снизу плитами. Лессовые и суглинистые клифы под ударом одних только волн отступают на 15 м в год и более. Такими путями в океаны и моря ежегодно обрушивается около 1 млрд т материалов. У подножия клифа создаются отмостки (бенч), или местный пляж, который со временем преграждает доступ волнам до самого клифа, и он перестает разрушаться. Материал пляжей у клифа, двигаясь по известным законам вдоль уреза воды, может вместе с песчано-речными пляжами защищать и другие участки берега.

Конечно, смешанный материал каждодневно поставляется и накатом волн из моря, но так как переносящая сила отката (да и к тому же часть воды его впитывается в пляж) меньше, чем наката, на пляже накапливаются только более тяжелые частицы, чаще всего крупные пески.

С этим механизмом связана и жизнедеятельность представителей детритной цепи, особенно некоторых прибрежных бокоплавов. При подходе вала к берегу они отталкиваются ото дна и с гребнем волны обрушиваются на пляжи. Здесь, оказавшись в тонком слое морской воды, они немедленно полузакапываются в песок, повернувшись ножками кверху. Пока над ними скользит вода с повышающейся концентрацией средних по размеру органических частиц, они быстро их перехватывают и уже через секунды, выбравшись из песка с последними порциями отката бывшей волны, буквально смываются опять в море. Кажется, что с помощью такого своеобразного десантного биофильтра море как бы старается удержать свои биогены и не дать им обогатить созданный им же, но от него уже освободившийся пляж или послужить наземной биоте, которая здесь крайне бедна или просто только налетна.

Между тем морская вода потихоньку подтопляет пляжи, но на довольно небольшой глубине. Достаточно далеко от берега песок сырой

настолько, что в вырытой яме быстро набирается вода и в ней можно собирать обильную интерстильную фауну обитателей микрополостей между песчинками, затопленных часто возобновляющейся морской водой. Здесь обитает масса фильтраторов. В первую очередь, это родственники морских веслоногих рачков-планктонтов почти червеобразных батинеллевых (*Bathynellaceae*) с толщиной тела менее 1 мм, использующие самые мелкие полости и из пляжей проникающие даже в глубокие подземные воды. Другая группа из того же подкласса — мистакокариды (*Mystacocarida*), способные раздвигать частицы песка, в том числе вонзаясь в их массу прыжком с помощью резкого разгона самого тела. Те и другие, размножающиеся в песке фильтраторы детрита. Так, заметный водно-наземный биофильтр бокоплавов на пляжах дополняется незаметным, но куда более мощным водно-подземным. Его создатели вынуждены уметь переносить и увеличение концентрации солей в солнечную и штилевую погоду, и опреснение — в дождливую. Поэтому, имея массу своих предков на глубинах моря более 1000 м, они располагают и большим числом родственников в континентальных пресных водах, как в подземных, так и в наземных. Так морская биота пробирается на континенты. Но все же заметный барьер на этом пути есть. Это разрежение жизни на дальнем крае пляжа, где соленость обычно делается нестерпимой как для морских, так и для наземных обитателей.

Местами очень заметны и относительно крупные морские ракообразные — подборщики и хищники, далеко забегающие на пляж и даже за него. На камнях и камешках у самого залива в тихую погоду можно заметить довольно крупных мокрицеобразных (или, скажем, таракановидных) равноногих раков (*Isopoda*), подбирающих мелкие выбросы из моря. Если их вспугнуть, то они бросаются в воду, но в ней можно увидеть, что чуть отбежав по дну, они тут же поворачивают к берегу. Видимо, эти обитатели моря уже тяготеют к амфибиозу и именно грани раздела вода — суша.

Автору этих строк удалось наблюдать в Японском море небольшой грот в штормовом клифе у заднего края пляжа. В нем сохранились выбросы и, главное, влага. В местной щебенке оказались два массовых вида изопод. Извлеченные вместе с щебнем на лист фанеры, они точно и моментально разделились. Особи одного вида бросились спасаться все же в сторону не близкого моря, а другого — снова в грот. Видимо, здесь образуются формы, еще не способные переживать долгое отсутствие прихода морских вод, для которых жизнь таких амфибионтов делается нормой. Но дело может заходить и дальше. Там, где постоянно образуются валики из выброшенных морских макрофитов, а с ними и отмирающих здесь животных, могут встречаться особые виды рачков-бокоплавов из рода *Talitrius*, постоянно отыскивающих здесь свою добычу. В поисках ее скоплений они способны прыгать даже по сухому и раскаленному песку. Более того, на Дальнем Востоке отмечено, что на зимовку они отправляются на сушу в подстилку окрестных лесов.

В общем, как хищники и детритофаги они перерабатывают скопления выброшенной водой гидробиоты, атакуемой на озерах наземными бегающими насекомыми. Не чужды насекомые берегу моря, куда

налетают определенные виды мух и заводят под выбросами массу своих личинок-сапрофагов. Таким образом, на пляжах из специализированных форм складывается консументный биогеоценоз, живущий подаяниями океана с помощью волн, но оставляя большую часть вне него.

И вот такая безобидная система, которую можно использовать, пожалуй, лишь для лежания, подвергается со стороны человека двум страшным воздействиям, чреватых бедой и для него самого. Первое — это засорение, заиливание и, простит читатель, загаживание пляжей. Сор, пыль кольматируют интерстициальные полости, изжидают их фауну, нарушают нормальную микрофлору и способствуют развитию болезнетворной. Это и естественно, если аммиачный и фекальный индексы приближаются на многих курортных пляжах к 100 %, тем более что прямо сюда часто поступают и дождевые стоки с улиц. Второе воздействие — использование пляжной гальки и песка. Это становится очень экономичным на строительстве, и вот у моря появляются экскаваторы, самосвалы. В то же время многие реки, несущие с гор материал для пляжей, перекрываются плотинами. Между тем пляж — подвижно-равновесная система и даже малое уменьшение его массы от нормы возобновления лишает его возможности сохраняться и защищать край континента. Море начинает наступать на коренной берег со скоростью до десятка метров в год, а то и более (например, во Франции и Италии). Начинается сооружение непрерывных рядов буйков-волнорезов, а пляж меж тем ползет вдоль берега, с одной стороны наваливаясь на них, а с другой — не восполняясь остающимся за буйком песком, убегает и совсем открывает берег. Между тем опыт грузинских береговедов показал, что нужно повернуть поток камней и песка с помощью тех же экскаваторов и самосвалов от карьеров к морю, и навсегда ликвидировать ряд плотин на реках. Нужно помнить, что здесь речь идет о защите всей зоны сгущения прибрежных биогео(гидро)систем, оказывающих нам столько бесплатных и бесценных услуг.

Собственно литораль — приливно-отливная полоса низких приливов, повторяющихся дважды в сутки, является в основном всего лишь переживающей осушку морской бентической системой. Если не считать человека, свиней да крыс, забредающих сюда в отлив в поисках пищи, то связи с сушей поддерживают только чайки и некоторые кулики, которые в это время регулярно здесь охотятся, оставляя помет возле своих гнезд на берегу. В этих местах уже при 5 гнездах чаек на 1 га, которые оставляют за год около 1 т помета, образуется избыток азота с превышением местной почвенной нормы в 5—10 раз и на фоне луга появляются пятна растений, встречающихся вокруг единично, но дающих большой прирост фитомассы. Это горчица морская, чина морская, хонкения (или морянка) и другие виды — так на суше создаются островки, подпитываемые из моря крылатым транспортом. В то же время такие птицы способствуют и созданию островков суши на литорали. Мелкие островки, обнажающиеся только в отлив, служат местом концентрации птиц для отдыха. Накапливается здесь и помет, на воздухе быстро распадающийся до свободных органоенов. В прилив он смывается и идет на подстилку гидробион

там. На островках, не совсем затапливаемых по трещинам, еще до появления здесь первых растений складывается оформленное население детритофагов, мелких наземных и кольчатых червей-энхитреид, яйцевые коконы которых могут переноситься по воздуху, и особенно аэропланктонных членистоногих, в первую очередь ногохвосток и клещей, особенно панцирных, общим количеством до 300 тыс./м².

На незатапливаемых островках птицы начинают гнездиться, принося сюда более 2 кг одного только строительного материала. Вокруг гнезд поселяются растения-галофиты и наземные водоросли (а на камнях лишайники), а потом и отдельные луговые травы, включая овсяницы. От всего этого остров прирастает вверх и обретает вид лугового, но такого, как возле береговых гнездовий. В почвах здесь обосновываются на 1 м² более тысячи энхитреид, миллионы микроартропод и более 50 видов личинок насекомых, уже характерных для береговых лугов. Этот эффект создания у моря орнитогенного почвенно-растительного покрова и вообще единственного механизма переброски морских органоенов навстречу водному стоку на сушу особое развитие получает на птичьих базарах, о которых мы скажем особо.

Большинство обитателей толщи литоральной воды, в том числе и придонной, с началом отлива активно уходят в море. Остаются только те, которые могут укрыться в небольших углублениях, где сохраняется вода (заметим, в большом контакте с кислородом воздуха, столь дефицитном у обычного дна). Очень большую роль в предотвращении ее испарения играют опадающие при отливе на дно и прикрывающие лунки с водой макроводоросли, в основном бурые: алярия, фукус, хорда, ламинария, цистозейра, а также из красных — порфира, трихокарпус. В таком водорослевом «одеяле» есть и макрофиты из зеленых водорослей, например ульва, монострема, ульвария, энтероморфа. Среди них и цветковые, например zostера, раппия и др., которым постоянное промывание струями то прилива, то отлива только на пользу. Их биомасса достигает здесь 1,5—3 кг/м². Такие водоросли имеют ряд приспособлений к перенесению временного высушивания. Это, как правило, очень обильное выделение слизи, некоторые водоросли выделяют на поверхности тела своеобразные пластиночки, чешуйки в виде кремниевых, кальциевых образований. Слоевиде некоторых водорослей может закручиваться трубочкой, сохраняя таким образом воду, как в резервуаре на период отлива. Надо помнить, что это еще и пойкилогидрическая группа, и для нее временное высыхание — это не патология, а норма поведения, как говорил в свое время П. А. Генкель.

Под защитой таких слоевищ водорослей, сжавшись в комочек, переживают даже актинии и захлопывающие свои двустворчатые раковины моллюски и специфические, постоянно покрытые слизью рыбы маслюк и бельдюга. Местами десятками экземпляров на метре встречаются машущие одной яркоокрашенной клешней друг другу крабы, которые на период отлива прячутся в норки. Вообще лучше всего здесь сохраняются раковинные моллюски, способные зарываться в ил до 10—20 см, но поддерживающие связь с поверхностью сифонами

для дыхания, многие роющие черви, а особенно пескожилы, уходящие на глубину 20—30 см. Общая биомасса на этом регулярно проточном пространстве составляет несколько десятков килограммов на 1 м². Нужно только сказать, что в наших территориальных водах, особенно южных, настоящая литораль почти не выражена из-за малой высоты приливов.

Скальная супралитораль живет тоже как морская, но исключительно за счет одних только нерегулярных, однако частых заплесков волн или просто брызг, в окружении скал насыщающих окрестный воздух водяной пылью. Может быть поэтому здесь нет постоянно обитающих трахейнодышащих насекомых, зато самая верхняя граница моря, распыленного в воздухе, как бы охраняется самыми примитивными мокрицами (*Oniscoidea*) тоже из эволюционно малоподвинутых равноногих раков (в основном перешедших к наземному образу жизни). Эти примитивные мокрицы из рода *Ligia* в отличие от иных еще не имеют органов воздушного дыхания и поэтому не переступают этой границы, однако избегают и погружения в воду, в случае шторма взбегаая вверх по скалам. Они легко находят в каждый момент линию фронта раздела морских и наземных условий, скапливаясь на ней длинными и подчас очень плотными шеренгами. В то же время, попав в море, они могут оставаться живыми до трех месяцев, но все же не до естественной своей смерти.

Из растений у верхней границы супралиторали отмечены ленты черного лишайника *Varricaria*, который покрывает значительную поверхность прибрежных скал, создавая убежища и для других обитателей. Ближе к поверхности моря по скалам расселяются типично морские организмы. Это ленты синезеленых, зеленых и желто-зеленых и, конечно же, диатомовых водорослей, часто имеющих желтую или даже оранжевую окраску от большого количества (наряду с хлорофиллом) пигментов каротиновой и билипротеиновой групп. Некоторые из них могут жить и в воде у ее поверхности, другие существуют только здесь исключительно за счет заплесков, без коих впадают в длительное заторможенное состояние. Конечно, здесь образуют пленочные поселения и водные бактерии, которые дают возможность формироваться и интересному протозойному ценозу потребителей бактерий.

И те и другие привлекают сюда типично водных брюхоногих улиток-гастропод. И опять заметим — самых примитивных из них, из отрядов прото- и мезогастропод. Из первых особенно интересно морское блюдечко (*Patellidae*), раковина которого не закручена, как у всех улиток, а скорее напоминает одну створку двустворчатых и имеет вид низкого и широкого конуса. Его края неправильно зазубрены, но не просто, а в полном соответствии с естественной выщербленностью скалы. Это дает возможность моллюску во время шторма с помощью своей необычайно сильной, круглой и состоящей сплошь из мускулов, да к тому же смазанной слизью ноги, так плотно присасываться к скале, что волновой удар не в состоянии оторвать его от опасного, но уже вполне им освоенного местопребывания. Это же позволяет ему и в штилевую солнечную погоду удерживать под раковиной необходимую для дыхания воду. Но все же селиться блюдечки

предпочитают на теневых сторонах скал и в расщелинах. Освоился этот вид и в том отношении, что цвет его раковины мало отличим от окраски местных скал. К тому же на нее наброшен и как бы маскировочный халат водорослей и обрастателей. Ночью, когда исчезает опасность высыхания, эта как будто неподвижная форма отправляется в очень медленное метровое круговое путешествие, оставляя после себя дорожку, целиком выскребленную ее ротовой радулой от всех водорослей и бактерий. Самое интересное, что возвращается она к утру к месту своего сидения с такой точностью, что выступы краев раковины плотно подгоняются к выщербленным поверхностям скалы.

Куда свободнее чувствуют себя просто забирающиеся или забрасываемые сюда из моря закрученные улитки-литорины, пасущиеся на водорослях и просто глубоко уходящие в раковины при их долгом осушении. Общее обилие моллюсков так велико, что местами они постоянно употребляются жителями берегов в пищу, не есть ли это еще одна возможная форма аквакультуры?

Таким образом, без особой натяжки можно прийти к заключению, что и здесь на самой острой грани земли и моря эволюционно давно сложились обширные детритно-бактериальные трофические цепи. Недостаёт только в отличие от маршей собственного биокосного тела, которое тем же прибором сносится постоянно с берега в море.

Еще ниже по скалам, даже отвесным, куда в морях без приливов часто залетают волны, мы находим еще одно звено супралиторали. Здесь действуют и вовсе морские организмы, способные, однако, переживать недостаток воды, из которой они прямо и черпают жизненные блага. Это свисающие зеленой и фиолетовой бахромой нитчатые и разнонитчатые талломы водорослей, довольно плотно оплетающие и вырастающие в скальный субстрат. В этом плетиве могут прятаться некоторые обычные морские обитатели. Они черпают питание прямо из морской воды своими стеблями и листьями, корнеобразные их разрастания служат только для прикрепления. Рядом с ними настоящий гребень консументного биофильтра строят особые виды усоногих раков, прикрепляющихся к скале головой и обрастающих вулканообразной известковой раковиной. Из кратера торчат удлиненные усообразные ножки, постоянно прогоняющие через раковину воду. Отцеживая морской планктон, особо обильный у поверхности, они захватывают и собственных личинок, но пропускают их через кишечник невредимыми. Так что поселение растет беспрепятственно. При спаде воды кратер закрывается особым ракушковым люком. Рачков этих, часто сидящих бок о бок, может быть до 10 кг/м^2 . Устраиваться на примерно семилетнее сидячее жительство в столь колеблющейся среде и в такой популяционной тесноте можно лишь мудро: строго занимая свою экологическую нишу вида и сохраняя эдакферу особей.

Оказывается, что свободноплавающие личинки разных видов усоногих выбирают места для прикрепления на разных расстояниях от среднего уровня моря, причем с точностью до нескольких сантиментов. Селиться вдоль этих уровней они избегают, предпочитают места,

где запах собратьев вовсе отсутствует, что говорит о непригодности мест или те, где он очень силен, что свидетельствует о полной занятости всех пригодных мест. Там же, где, судя по этим показателям, прикрепление кажется и возможным, и допустимым, крохотные личинки садятся все же не рядом, а лишь на таком расстоянии друг от друга, чтобы, вырастая, не мешать и уж во всяком случае не наседать друг на друга. Такая вот утонченно обходительная меж- и внутривидовая политика, видимо, только и может обеспечить создание биофильтрационного механизма в этих экстремальных для морских животных условиях. Теперь, не отрываясь от скал, несущих на себе супралитораль, позволим сделать себе в разделе о непосредственно прибрежных биогидросистемах последний шаг, но уже под водой.

Прискально-прибойная полоса моря почти всегда кипит волнами и очень часто кажется просто губительной для жизни. Между тем вода здесь обогащена вымываемыми из скал элементами, например кальцием, важным для сооружения раковин. Кроме того, волны создают малые восходящие течения и выбросы органогенов со дна вверх. Далее в гребнях волн вода обогащается кислородом и тут же доносит его до дна. Наконец, скальное дно дает возможность и животным, и растениям куда лучше, чем на подвижных у берега песках, илах и даже галечниках, вести здесь надежный образ жизни.

Эксперименты с опускавшимися в воду плитами показали, что уже через 3—5 ч они покрываются пленкой из бактерий, а всего через 2—3 дня и кучками сидячих диатомовых водорослей из *Pinnularia*, *Synedra*, *Navicula* и др., а еще через неделю и вытесняющими их морскими зелеными водорослями из одноклеточных и нитчатых форм. Наблюдения, проведенные в полосе литорали о. Мэн (Великобритания) позволили выяснить сукцессионный ряд зарастания на расчищенной полосе грунта. После бактериальной пленки образовывалась «диатомовая слизь», затем внедрялись нитчатые эфемеры типа улотриков из зеленых водорослей, затем формировался плотный ковер из энтероморфы — тоже из зеленых, но интенсивно ветвящейся. Наконец, под занавес сукцессионной серии поселяются густые заросли фукусов, уже имеющих вид многократно ветвящихся кустиков. Этого, как мы уже знаем по морскому блюдецку, более чем достаточно для питания с помощью рашпиля-радулы моллюсков, хорошо защищенных от ударов волнами о камни своими раковинами. Для этих мест очень характерны попадающиеся и на супралитерали примитивные моллюски-хитоны, раковины которых еще напоминают цепочку щитков предков кольчатых червей. При отрыве от скал они сворачиваются ежом и оказываются защищенными щитками со всех сторон. Их сохраняет и покровительная окраска раковины, и ее обрастатели. Кроме того, раковины пористы и на них за жизнь особи развивается более 1000 глазков. В общем здесь быстро складывается пастбищная и редуцентно-детритная цепь, еще как бы распластанная на камне.

Далее начинает нарастать вертикальный профиль. Меньше месяца нужно, чтобы здесь образовался биофильтр поселений из живущих в

трубчатых домиках кольчатых червей-спирорбисов и корковых колоний родоначальников всех вторичноротых, к которым принадлежат и сидячие мшанки (Bryozoa) с целым букетом щупалец. Всех их начинают защищать первые клубневидные образования известковых красных водорослей, среди которых богато представлено видами семейство кораллиновых и в частности род литотамнион, ветви которого концентрируют так много кальция, что в районах с кислыми почвами они специально добываются крестьянами для известкования почв. Они разнообразны по формам, их слоевище настолько пропитано известью, что по внешнему виду их скорее можно принять за кораллы или даже камни. Поселяясь на различных субстратах, в том числе и на колониях мшанок, надежно защищают их и обогащают воду кислородом, а илы — известковыми отложениями. Разрастаясь, они образуют тела, напоминающие низко сидящие грузды с соприкасающимися краями шляпок, так что в толще такой коры, называемой кораллигеном, возникает много пустот-укрытий для различных червей, моллюсков и пр., как на коралловых рифах. Сверху кораллиген дополняется губками, гидроидными стебельковыми кишечнополостными полипами и крупными водорослями, эластичные «стебли» которых не ломаются, а только гнутся волнами и венчаются раскидистыми галлонами, подобными широким листьям. Таковы пальчатая ламинария, лессония, цистозейра и др. Подобные жизненные формы растений и сидячих животных требуют много места для прикрепления, здесь столь необходимого. Их поселения так организованы, что дают возможность использовать как питательную среду большой объем воды путем усложнения ярусной структуры. Другая особенность — оплетение субстрата как бы сетью «корневищ» со спящими почками, откуда после всепокрушающих штормов «стебли и кроны» регенерируют вновь. Из животных таковы некоторые полипы, а особенно мшанки. Так, используя принос органоенов из всего океана и штормовую турбулентность с опорой на берег, морская жизнь быстро сооружает многоярусную и трофически полнокомпонентную биогеосистему с биокосным телом из известковых скелетов и пронизывающих их илов. И это там, где море разбивается о сушу, а берег рушится в море. Мы еще раз убедились, что биогеосистемное развитие идет не вопреки катастрофам, а через них, особенно на фронтах столкновения стихий.

Итак, мы видим, что в зоне сгущения жизни по главной граничной поверхности суша — океан, несмотря на подвижность линии раздела и на все критические сочетания факторов, ставящих организмы в конце концов перед необходимостью преодоления разнонаправленности осмотических процессов и способов дыхания, развиваются специализированные формы и возникает большое разнообразие сукцессий, переходящих друг в друга биогеогидросистем, направленных в этом отношении и к суше и к морю. Более того, как мы могли заметить, в ходе эволюции, по-видимому, именно здесь зарождались новые ее направления, развивавшиеся как в море, так и на континентах, и складывались новые биоценоотические системы, в том числе и весьма продуктивные, способные выручать человечество с помощью и аквакультуры, и приливно-отливных гидроэлектростанций.

Причина первого в максимальном развитии горизонтальных и временных градиентов условий. Второго — во встречном приносе энергии и материалов, используемых организмами в образовании собственного продольного переноса вдоль полосы, например, по лагунам и пляжам. Способствует этому и образование серии турбулентных перемешиваний, которых открытое море почти лишено, в том числе и зоогенных пертурбаций на дне, что в общем соответствует концепции, заложенной нашим крупнейшим профессором-океанологом МГУ адмиралом Николаем Николаевичем Зубовым [1957]. Здесь уместно сослаться на учение Аристотеля о границах, обратив внимание на то, что он называл «склежкой», при которой два разнородных листа разрываются на три части, в том числе из двух положенных здесь уже не разделимых листов, может быть, образующих важнейший корешок тетради. Можно сказать, что прибрежный континентально-морской биогеоценотический комплекс является корешком двух великих страниц планеты — книги суши и моря. Теперь мы имеем право перейти ко второй странице.

ОКЕАН И МОРЯ

Океан — это в первую очередь не вода, а особый тип земной коры, в 10 раз более тонкой, чем под континентом, вспоротой глубинными подводными разломами, изливающими 1000 млрд т в год лавы против 10—15 млрд т на суше. Океан занимает огромную площадь в 2/3 поверхности планеты, лежащей на 3,5 км ниже поверхности континентов.

В этой картине мы должны увидеть себя как обитателей не очень обширных, но высоких нагорий. Уже поэтому океан, покрывающий такое ложе, может рассматриваться как гигантская аккумулятивная система, в которой встречаются два потока: лава из перегретых зон, из подкорковых сфер планеты идет вверх по градиенту уменьшения давления и встречный поток воды, несущий с континентов временно растворенные вещества. Кроме того, сам океан «отгрызает» части континентов от берегов. Все это в чаше океана накапливается и перемешивается волнами и турбулентно закручивается, в том числе такими циркумпланетарными течениями, как пассатное, приантарктическое и др.

Океан огромен как пространство жизни. Его площадь вдвое превышает таковую суши. Причем жизнь в нем бьется даже под вечными льдами. В общем, вода океана весьма густо обитаема и наполнена продуктами жизнедеятельности до предельных его глубин в 11 км. Прикинув со всеми переборами высоты в атмосфере и глубины под землей, в которых любые организмы могут питаться и размножаться, можно прийти к заключению, что объем пространства, охваченный жизнедеятельностью, а следовательно, и биогеосистемной организованностью, в океане в 40—50 раз более, чем на суше. В этом аспекте планету Земля лучше было бы назвать Гидрией (гр. *gydria* — сосуд для ношения воды), а не Геей. Если бы поверхность Земли была ровной, то тогда океан залил бы ее сплошь слоем в 3—4 км. Как это

много и важно, можно судить по тому, что вся атмосфера Земли, будь она сжигена до состояния воды, дала бы в подобном случае слой всего в 10 м толщиной.

Океан — приемник и перераспределитель всего того, что льется в него с суши и с неба. С суши в океан эрозионно уносится в среднем 1 мм за 150 лет. Ежегодно же со стоком выносятся количества минерального и органического вещества, главным образом взвешенного, очень близкое к массе всего живого вещества на планете. Среди растворенных веществ (около 3 млрд т) господствуют хлор и магний, первый делает океанскую воду соленой, второй — горьковатой. Запасы этих солей ($5 \cdot 10^{16}$ т) так велики, что высохши завтра океан, они покрыли бы слоем в 45 м все его дно. Они обеспечивают постоянство осмотического давления в океанической воде, что такое же благо для всего живого, как физиологический раствор для ран.

Существенно, что помимо течений, горизонтальный перенос, а особенно осаждение некоторых элементов, более всего Ca и Si, происходит с активной помощью подвижных организмов-биоаккумуляторов.

Сток самой воды в океан составляет примерно 1/50 всего океана и способен дать по всей его поверхности слой лишь менее 10 м, что уже может вести к опреснению поверхностных вод, но, однако, быстро снимается течениями и волнами. Тем более, что одновременно океан и испаряет со своей поверхности более чем двухметровый слой воды, повышая ее соленость. Напомним, что это же испарение влаги является и главным поставщиком дождей на сушу.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ОКЕАНИЧЕСКИХ И МОРСКИХ ВОД

Вероятно, первое обстоятельное обобщение результатов химических анализов вод разных морей и океанов опубликовал в 1819 г. А. Марсет. Его основной вывод о том, что «пробы морской воды во всех районах земного шара содержат одни и те же компоненты в очень близких пропорциях, и поэтому различия в химическом составе вод различных морей состоят только в общем количестве присутствующих солей» (цит. по Р. Хорну [1972]) подтвержден многими последующими исследователями. Другими словами, хотя суммарная концентрация в морской воде может быть разной, отношения между концентрациями главных компонентов остаются примерно одинаковыми:

Ион	Концентрация, мг/кг	Ион	Концентрация, мг/кг
Cl ⁻	19,353	K ⁺	0,387
Na ⁺	10,76	HCO ₃ ⁻	0,142
SO ₄ ²⁻	2,712	Br ⁻	0,067
Mg ²⁺	1,294	Sr ²⁺	0,008
Ca ²⁺	0,413		

Это положение, известное как принцип Марсета, часто используется в современной океанографии, в том числе для выражения связи концентрации того или иного вещества с соленостью. Вообще в морской воде обнаружены практически все элементы таблицы Д. И. Менделеева вплоть до Rn с концентрацией $0,6 \cdot 10^{-15}$ мг/кг.

Несмотря на высокую минерализацию по отношению к основным неорганическим компонентам, морская вода недонасыщена. Исключе-

ние составляют некоторые соли кальция, в частности, карбонат CaCO_3 , для которого местами может складываться ситуация пересыщения. Это важно для организмов, «выстраивающих» свой панцирь или каркас из CaCO_3 . При большой насыщенности воды карбонатом кальция пришлось бы либо непрерывно его наращивать, либо защищать каким-то другим материалом. Интересно отметить, что с глубиной растворимость кальцитовых образований фораминиферового ила возрастает, что имеет существенное значение для деминерализации оседающих твердых взвесей и остатков организмов. Таким образом, карбонаты (и в меньшей степени силикаты) выполняют буферную роль в составе морской воды.

Мы уже отмечали, что приносимые растворенные вещества могут коагулировать в более минерализованной морской воде. Так образуется часть взвешенных частиц, другая часть генерируется непосредственно в океанах как из минеральных, так и из органических компонент. В среднем их концентрация составляет 0,8—2,5 мг/л, а доля органического вещества — 20—60 %

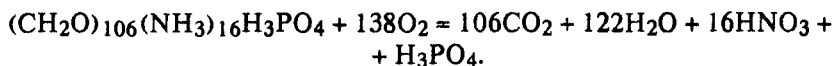
Из принципа Марсета было бы неверным ожидать отсутствия каких-либо заметных химических процессов в океане. Даже в отношении солёности наблюдается не только пространственная динамика (обусловленная, например, опресняющим влиянием крупных рек), но и сезонная и даже суточная. Это легко понять, если вспомнить об эффектах испарения в жаркий безветренный день (когда нет перемешивания поверхностного слоя) или, наоборот, дождевого опреснения. Подобные эффекты имеют временный и локальный характер.

Более устойчивы ситуации, связанные с воздействием процессов жизнедеятельности. Так, pH на шельфах обычно выше, чем в открытом океане, выше летом, чем зимой, выше после полудня, чем на рассвете. Эти вариации — следствие конкуренции процессов фотосинтеза, связывающего CO_2 , с дыханием и деструкцией, в которых CO_2 выделяется в воду, а результирующая такой конкуренции зависит от численности и соотношения продуцентов и консументов в данных конкретных условиях. Мы уже отмечали ранее для пресных поверхностных вод наличие корреляции между pH, Eh, концентрацией кислорода и освещенностью (см. рис. 44); она сохраняется и для океанических вод. Более того, для более глубокого и обширного водоема, где сильнее выражена пространственная неоднородность распределения организмов, такая корреляция выражена еще четче.

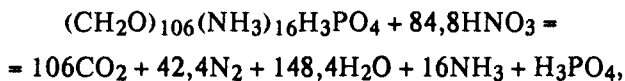
Э у ф о т и ч е с к а я зона, в которой возможен фотосинтез, простирается на глубину до 80 м. Ниже в д и с ф о т и ч е с к о й зоне (до 200 м), растения уже не могут использовать чрезвычайно ослабленный световой поток, и здесь превалирует потребление O_2 и производство CO_2 . Еще ниже преобладание деструкции над синтезом проявляет себя приростом концентрации неорганических форм фосфора, кремния, азота (NO_3^-). Нельзя не отметить, что именно биотическая деятельность регулирует концентрацию ряда элементов в морской воде. Так, атомное отношение $\text{N:P} = 15:1$ на больших пространствах океана, за исключением приповерхностных вод и изолирован-

ных заливов; оно очень близко к отношению этих атомов в «среднем» живом веществе.

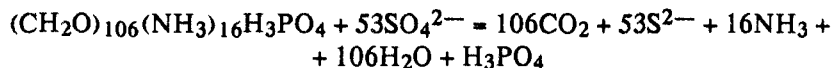
Окисление среднего органического вещества в аэробных условиях можно представить следующей суммарной реакцией:



Таким образом, когда кислорода достаточно, при деминерализации отмершей органики высвобождаются диоксид углерода, нитраты и фосфаты, обогащая воду важнейшими биогенными элементами. В анаэробных условиях, когда концентрация O_2 меньше 0,15 мг/л, на окисление сначала расходуется нитрат:



а если кончается и запас нитратов, происходит бактериальная сульфат-редукция:



В приповерхностных слоях за счет фотосинтеза концентрация O_2 обычно высокая, а временами достигает пересыщения (относительно растворимости в контакте с атмосферой). По мере увеличения глубины производство O_2 убывает, а потребление растет, так как здесь еще много живых организмов. Если отсутствуют течения, поставляющие кислород извне, низкая концентрация O_2 может сохраниться до дна, что и наблюдается в Черном море, некоторых фьордах у берегов Северной Европы, а также у берегов Америки. Снижение скорости окисления отмершей органики при дефиците кислорода создает предпосылки для ее накопления и тем самым закрепляет анаэробные условия. Такая ситуация затрагивает состояние не только азота и серы, но и многих других элементов: железо, марганец, другие поливалентные металлы могут переходить к низшим степеням окисления (более растворимым в воде), трансформироваться в другие формы. В частности, здесь может накапливаться метан CH_4 и другие неокисленные органические вещества.

Так что океанические воды, благодаря более высокой концентрации солей, разнообразию условий в разных своих уголках, биотическим процессам представляют гигантский химический комбинат, где непрерывно совершается огромная химическая работа.

Поток энергии, вливающийся в океан, конечно, поддерживается тепловым потоком из недр земли через тонкую океаническую кору, разломы, вулканы и постоянно действующие гидротермы, отдающие в океан объем воды едва больше 0,5 % речного стока. С ним, как мы описывали, связаны очаги своеобразной жизни, основывающейся на хемосинтезе, однако эффект такой подпитки в основном может проявляться лишь локально, так как глубинные воды малоподвижны и в целом температура здесь не превышает 4 °С, т. е. той, которая свойственна наиболее плотной и тяжелой воде, опустившейся ко дну.

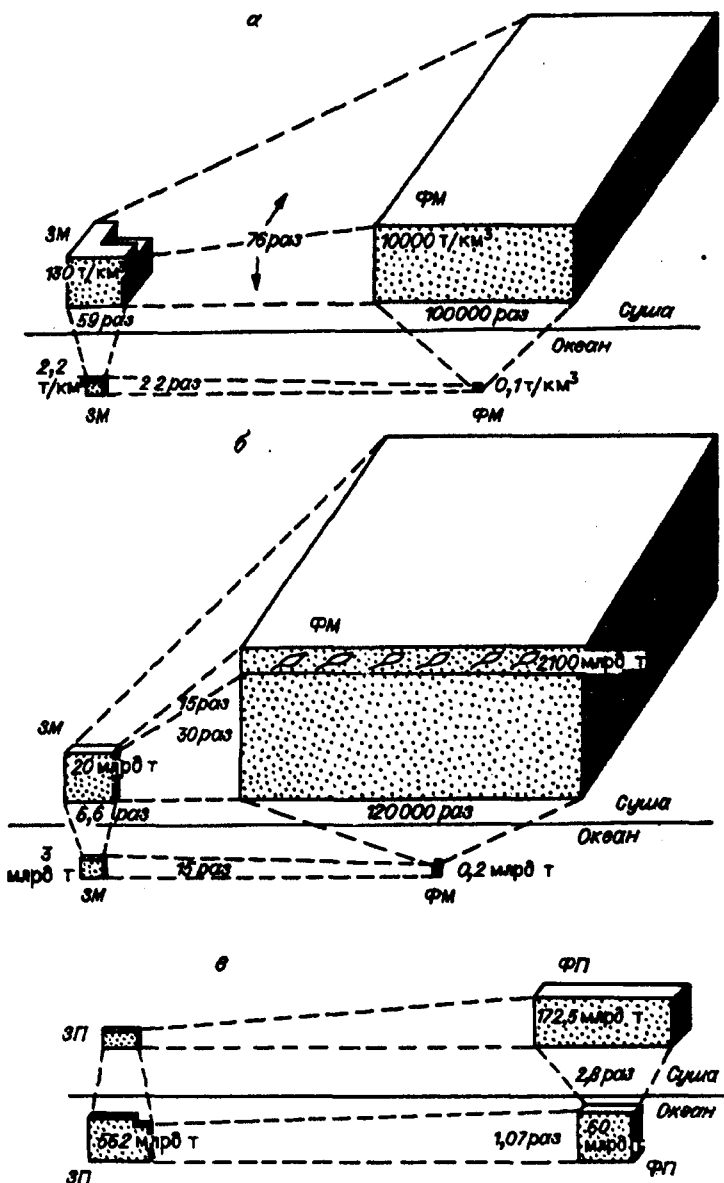


Рис. 71. Приблизительное соотношение характеристик жизни на суше и в океане.

а — по концентрации фито- и зоомасс в единице обитаемого объема; б — по общему запасу этих масс (отдельно показана зеленая масса); в — по продукции за год. ЗМ — зоомасса, ФМ — фитомасса, ЗП — зоопродукция, ФП — фитопродукция. ЗП на суше удастся показать только качественно.

Совсем другое дело — солнечный свет, который при штиле в зримой для нас форме проникает до 100, редко до 150 м. Отражается его меньше, чем на суше. В результате, если сантиметровый слой пляжного песка захватывает 38 % приходящего тепла, то такой же слой морской воды — уже 56 %. Частицы воды, вращаясь в ветровых волнах, уводят тепло на метры вниз и поглощение его у поверхности возобновляется с той же силой. В результате этого общее поглощение приближается к 98 %. В итоге только в 10-метровом слое воды тепла оказывается больше, чем во всей атмосфере. Насколько важна эта теплоемкость воды для климата над ней, можно судить по теплоотдаче из воды в воздух. Охлаждение 1 м^3 воды на 1°C способно поднять температуру на 1°C в 3118 м^3 воздуха. В результате захвата тепла на юге и передачи его с течениями на север океан отепляет не только сами воды Ледовитого океана, но и воздух возле них. Так, у берегов Северной Норвегии воздух получает из последних ветвей Гольфстрима примерно столько же тепла, сколько и от местного, правда, низкого Солнца, т. е. около $50 \text{ ккал}/(\text{см}^2 \cdot \text{год})$, что заметно сказывается на уровне и образе жизни людей. Значение этого для обеспечения высокого уровня биогеоценотической активности вод, да и для развития местной цивилизации не требует излишних доказательств.

Жизнь в океане, кажется, должна быть очень обильной. Тем не менее концентрация биомассы, особенно фитомассы на единицу объема обитаемого пространства на континентах оказывается в десятки и сотни тысяч раз больше (рис. 71). Однако самое поразительное то, что соотношение массы растений-продуцентов и животных-консументов в океане оказывается почти в 100 раз меньше, чем на суше, более того, баланс этих биомасс резко отрицателен. Непонятно, как вообще могут выживать консументы и сохраняться вся биогидросистема. Может быть, все дело в крайней неравномерности распределения жизни океана? Прикинем то же самое, допуская равные объемы среды. Оказывается, что невероятно плохая картина исправляется, но очень не намного. Положение кординально выправляется лишь при учете ежегодно продуцируемых масс растений, особенно одноклеточных. Крупные растения в океане хотя и есть, но в узких прибрежьях не встречаются из-за больших глубин дна и многослойной подвижности водной массы, способной изорвать любые вертикальные стебли и стволы. Одно- и многоклеточные растения имеют короткий онтогенез, а следовательно, и его многократное повторение в небольшое время. Между тем онтогенез всех животных гораздо длительнее и они, следовательно, растут за счет нескольких урожаев таких растений. В этом ракурсе, наконец, прослеживается положительный баланс фито- и зоомассы, но как он невелик и мало надежен! Биомасса растений с их природом оказывается всего в 1,07 раза больше, чем у их потребителей. Отсюда ясно, насколько хрупка по отношению к повреждениям огромная биогеосистема океана, защищенная от обычных факторов нарушения только огромной массой воды.

Защита также обеспечивается неравномерностью распределения жизни в океане и наличием в ней ярко выраженных зон и пленок сгущения жизни, так сказать, берущих на себя основную ответственность. Они приурочены, в первую очередь, к материковым отмелям, а в открытом океане — к его течениям.

МАТЕРИКОВЫЕ ОТМЕЛИ, ИЛИ ШЕЛЬФЫ

Они имеют глубины 100—200, редко 300 м, включая всего 7,5 % площади океанов, а без морей — только 3 %. Около 0,6 % их водной массы несут около 83 % всей биомассы. Сейчас они представляют острую политическую проблему территориальности вод и главную надежду мира на нефтяные и минеральные ресурсы будущего. Но самое важное здесь, это, конечно, сгущение организмов, в том числе промысловых, выражающееся в средней величине 5,5 млн т, что в 20 раз больше, чем сразу за отмеченной чертой глубин.

Причин такого сгущения жизни здесь, конечно, несколько, в частности, близость берегов с устьями рек, привнос геохимического стока, активизирующий всю прибрежную биоту. Главное же, конечно, небольшая глубина над относительно ровным дном. Во-первых, это дает возможность на заметных площадях разрастаться прикрепленным ко дну гидро- и гигромакрофитам, в том числе и цветковым. Во-вторых, это то, что масса зоо-, а особенно фитопланктонтов, отмирая, успевает достигнуть дна, не разлагаясь на этом пути до конечных продуктов минерализации, и там сильно обогащает детритную цепь бентоса. Наконец, богатый бентос включает в себя много таких форм, которые имеют личинок, слабоэмбрионированных внутри крупных яиц, т. е. в основном свободноживущих личинок, развивающихся внутри мелких и потому многочисленных яиц. Верхние слои пелагиали, особенно богатые добычей, располагаются невысоко над их родителями и потому оказываются, в отличие от глубоководного бентоса открытого океана, вполне доступными пастбищами для этих личинок. Они появляются в пелагиале массами, но в определенные части сезона и в совокупности образуют густой меропланктон (гр. *meros* — часть, доля). Таким образом, бентонты на разных этапах своего индивидуального развития живут в разных экологических нишах как разные виды, что дает возможность резко повышать численность их популяций. Личинки хищных бентонтов в пелагиали оказываются жертвами личинок тех видов, которые во взрослом состоянии всегда оказываются жертвами, в том числе и бентонтов.

Сообразно этому шельфовые рыбы-нектонты чаще всего имеют очень здесь выгодное смешанное планктобентосное питание, что делает их трофическую базу постоянной, а численность высокой и устойчивой.

Что такое шельф? Подводная терраса шельфа чаще всего обусловлена тем, что в ее цоколе, там, где начинается свал к большим глубинам, над водой залегают краевые горные поднятия, внешние, похожие на небольшие хребты предгорий, между которыми и основным хребтом происходит накопление материала, снесенного с гор (или берега). Роль таких поднятий могут играть и давно отмершие береговые

или барьерные коралловые рифы. За последние 250 млн лет таким образом на Земле накоплено примерно 5 млн т осадков, образующих тело шельфа, все еще растущее в сторону поверхности моря.

Таким образом, между линией погружения краев океанических плит коры под континентальные и урезом воды дно шельфа нарастает вверх в некоторых местах. Там, где краевые поднятия поражены слабо, шельфы более покатые, но имеют ширину до 800 км. Итак, все дно шельфа зависит от суши. То же относится и к их биогидросистемам. Это касается и самого течения морских вод, так как втекающие в шельфы пресные морские воды образуют неприметные широкие бугры водной поверхности, достаточные, однако, для образования поверхностных вдольбереговых течений и соответственно компенсаторных придонных течений соленой воды, которые имеют большое значение для обитателей моря.

Наконец, видимо, не раз шельф и впрямь становится сушей. Так, великий ледник, связав массу воды, снизил уровень океана примерно на 150 м, т. е. почти на всю глубину шельфа. В результате, например, между Германией, Швецией и Англией образовалась суша. Суша заняла и более половины Охотского моря и превратила Сахалин в полуостров и, наконец, Чукотка и Аляска соединились широкой Беренгией. Недаром на шельфах находят погребенные залежи наземного торфа, а дно Охотского моря и части Северного изоборождено былыми долинами рек, что, как мы увидим далее, имеет значение и для движения современных илов. Словом, если лагуны и пр. это полуморя, то шельфы — как бы четвертьземли, хотя и являются полосой сгущения именно морской жизни.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ГОРИЗОНТЫ И ДРУГИЕ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ШЕЛЬФОВ

Мы уже отчасти коснулись некоторых особенностей в связи с повышенной биотической продуктивностью этих систем, предельно полно характеризующей шельф как эволюционную колыбель большинства групп организмов, лишь позже двигавшихся отсюда и на сушу, и в область открытого океана, в том числе и его больших глубин.

Приводный воздух. Все, кто бывал у моря, видел, как (особенно на севере) много бывает там птиц и как концентрированно низко над водой они держатся. Ведь в отличие от лесов вся пища у них только под ногами и почти исключительно животная, причем лишь чуть менее половины ее массы приходится на рыб. Так что это преимущественно ярус консументов высокого порядка, потребляющих одних только рыб в большем количестве, чем их мировой улов, т. е. около 50 млн т, а всех животных — более 120 млн т. Из них при коэффициенте усвоения пищи птицами около 80 % выбрасывается около 25 млн т глубоко разложенных экскрементов и при этом в основном вблизи берегов, а особенно на местах гнездовых, где в кислородной среде минерализация еще усиливается. В первую очередь, это происходит на скалах, так как здесь птицы защищены от наземных хищников. Там, где мало дождей, как в Чили, в виде гуано накапливаются 60-метровые толщи селитры — наилучшего агроудобрения с ежегод-

ной добычей его около 200 тыс. т, в основном компенсируемой новообразованием и регулируемой с помощью заказников. В иных условиях, в том числе и у нас на севере, гуано смывается в море наилучшим удобрением для морской биоты во всех ее трофических сетях, а она обеспечивает трофическую базу птиц.

Птицы моря составляют не более 3 % (или около 25 млрд особей) от их общего числа [Fisher, Peterson, 1964; Шунтов, 1970]. Из них значительно больше половины не удаляется от берега (в том числе и островов) далее нескольких сот километров, но больше всего птиц над самым шельфом, даже в 8 км от берега. От экватора до широт Черного моря над каждым квадратным километром акватории барражирует (патрулирует) в среднем хотя бы одна птица, а севернее до 15—20 с максимумом у Камчатки — до 75. В то же время вне шельфа эти цифры в 5, а на севере в 10—15 раз меньше рекордной величины (всего около 3 экз./км²).

Потребление птицами бентонтов происходит только на литорали в отлив. Некоторые рыбы могут поражаться некоторыми птицами на глубине 2—3 м, а чаще у самой поверхности или прямо с нее, т. е. из полоски нейстона собираются и беспозвоночные, особенно поднимающиеся сюда планктонты, составляющие более половины рациона птиц. Как специализированные сборщики нейстонной, позволим себе так выразиться «пенки жизни», очень выразительны родственники крачек — водорезы, летающие стайками вблизи берега над самой водой, непрерывно бороздя концом клюва воду; этот конец не перекрыт верхней створкой и играет роль ложки. Захваченное в нейстонной пленке поступает с добавлением воды во время полета под верхнюю створку. Сюда же можно отнести антарктического буревого клыка с обычным клювом, с расширенной ротовой полостью, из которой вода оттеживает под давлением языка через особые трубочки (недаром его называют «китовой птицей»). Наконец, у многих морских птиц со дна ротовой полости свешивается шейный мешок, в котором, как в садке собранные планктонты доставляются пленцам в основном в живом виде.

Нейстонная прослойка жизни на границе воздух — вода, особенно ее надводная эпинеустонная часть в виде клопов-водомерок и других насекомых нам уже хорошо известна по озерам. Несколько видов их бескрылых короткобрюхих родственников (род *Halobates*) постоянно обитают в открытом море, порвав с берегом, так как и яички они откладывают на плавающие предметы. Находятся также жуки-листоеды, живущие на полупогруженных плавательных пузырях колоний кишечнорастворивающих и питающихся их отслаивающимися тканями. Пузырь колониям нужен не только для того, чтобы в штиль удерживаться на поверхности, но и чтобы нести парусный воздушный плавник, дабы с ветром даже переплывать океан. Эти удивительные создания — хондрофоры. Это колония, в которой питаются только одни зооиды, обращенные ртом вниз. Остальные играют роль кормящих его безротых шупалец. Это, как говорят, «монархическая колония» сросшихся особей (или особь высшего порядка). Сифонофоры — целая ирландия соединенных колоний — активно двигаются и по горизонтали гидрореактивным способом с помощью специализированных в этом

отношении бесплодных и не отрывающихся от всей колонии медуз. Так в нейстоне представители самых примитивных среди тканевых животных достигают уровня общественной организации, которую можно аналогизировать с семьями муравьев и даже с их «государственными» организациями. К ним присоединяются подвешивающиеся к пленке подошвой особые мелкие актинии, улитки-янитиды выступают как кораблестроители, сооружая из своей слизи нечто вроде пенопластовых плотиков, и путешествуют, держась за их дно.

Жизнь гипонейстона кажется опасной во многих отношениях. Во-первых, его члены в случае атаки хищника из глубины оказываются прижатыми к поверхностной пленке, как к стенке, но концентрирующиеся здесь синие веслоногие рачки панталлины, оказавшиеся в такой ситуации, прорывают эту стену и выпрыгивают прямо в воздух на высоту до 15 см, приводняясь затем в труднопредсказуемом месте, тем более что часто они совершают целую серию прыжков, долго находясь уже в приводном воздухе. К слову сказать, в Каспии есть форма плотвы, уже и морфологически становящаяся на тот же путь адаптации [Берг, 1922].

Второй возможный лимит жизни в гипонейстоне — это 2—10-сантиметровый световой барьер, поглощающий половину поступающего света, в таком количестве избыточного для водорослей. И все же оказывается, что водоросли здесь встречаются, правда, в значительно меньшем разнообразии и количестве, чем в планктоне. Все-таки избыток света подавляет их массовое развитие. В основном это представители одноклеточных зеленых, диатомовых, золотистых и отдельные виды желто-зеленых водорослей. Например, отмечалось развитие в большом количестве в эпинеистоне диатомовой водоросли *Rhizosolenia styliformis*. Есть, однако, и своеобразная загадка нейстона. Как один из компонентов в нем отмечены саргассовые водоросли, которые удивляют людей еще со времен плаваний Х. Колумба. В состав плавающих саргассов входит около 8 видов рода саргассум и обрывки таллома *Ascophyllum nodosum*. Все они обладают исключительной плавучестью (за счет многих признаков, описанных ранее, в том числе и за счет пневматофоров) и интенсивно размножаются обрывками таллома. Удивительно то, что среди плавающих саргассов встречаются до 50 видов различных животных, частью прикрепленных к водорослям, морфологически очень подражающих саргассам. Однако это настолько специфическое образование, что В. И. Вернадский даже выделил саргассы в своеобразную пленку жизни. В целом же (без учета саргассов как уникального явления, создавших массу в 3 млн т в Саргассовом море), нейстон и по запасам фитомассы, и по продуктивности значительно уступает фитопланктону.

Важно и то, что сантиметровый слой поглощает почти весь ультрафиолетовый свет, в дозах будто бы убийственных для бактерий. Между тем здесь и особенно в самом верхнем микрослое толщиной всего в 1/150 000 мм (вспомним, также как на дне озер) обилие микроорганизмов, в том числе и азотфиксаторов, оказалось в сотни раз выше, чем на глубине 0,5 м и в тысячи раз, чем ниже 1 м. Число клеток в верхнем слое превышает 300 тыс./мл. Как и обычно в зонах и пленках сгущения жизни обилие сочетается с сильно повышен-

ным видовым разнообразием, главным образом спороносных форм и хлоробактерий. Как раз в пигментированности клеток бактерионейстона А. В. Цыбань с сотрудниками [1970] видит приспособленность микроорганизмов к световому режиму поверхности пелагиали, а волны только усиливают РОВ и абсорбцию бактериальных клеток. Кроме того, по сравнению с хлорофиллами растений бактериохлорофиллы поглощают свет из более длинноволновой области. Так, зеленые бактерии абсорбируют свет до 850 нм, пурпурные — до 900—1100 нм. Коэффициент суточной биопродукции в такой прогретой воде составляет обычно 18—180. Культуры, взятые из гипонейстона, отличаются повышенной протеолитической и сбраживающей активностью.

В чем же состоит бактериоконформность верхнего гипонейстона? В двух встречных потоках органики да и самих микроорганизмов: 1) из воздуха берегов пыльца и насекомые, которых только одномоментно насчитывалось в Черном море на поверхности воды более 10 т [Зайцев, 1974]; 2) от термоклина с пузырьками углекислоты, несущими детрит и активизированных в адсорбированном состоянии на нем бактерий. Так у поверхности образуется пена, богатая РОВ океана, масса которых вместе с детритом толщи воды по подсчетам нашего крупнейшего биоокеанолога В. Г. Богорова во всем океане в 500 раз больше, чем живой биомассы, которая концентрируется на термоклизе. Концентрация РОВ в пене волн очень велика. В штиль они образуют на поверхности большие зеркально блестящие поля молекулярной пленки РОВ, или слики. Опыты показывают, что их содержание вызывает биостимуляционный эффект у бактерий и у животных, в частности, ускоряя онтогенез последних.

Естественно, что в гипонейстоне создаются прекрасные пастбища для микрофито-, детрито- и главное — для бактериофагов. Это, в первую очередь, одноклеточные, среди которых наиболее обильны морские колокольчики — раковинные инфузории, некоторые колонизальные радиолярии в своих хрустальных кремниевых домиках. Кроме того, встречаются разнообразные специфические ракообразные, особенно веслоногие, а также наиболее многочисленные личинки — науклисы их и других групп членистоногих (иногда до 1000 экз./м² в слое 0—5 см при 30 экз./м² на глубине 15 см) и реснитчатые мезопланктонные личинки моллюсков (даже осминогов — органофагов). Особенно важно, что масса мальков и икринок рыб с жировыми капсулами уже на глубине 10 см сокращается в 8—10 раз. Некоторые из мальков способны прилипнуть спиной к пленке поверхностного натяжения, другие (как, например, сарган) имитируют кусочки полусухих травинки и все отлично греются, дышат и откармливаются на всей подклеивающейся к поверхности пленке и благополучно развиваются, используя свойства местных РОВ.

Очевидно, что нейстон — важнейший инкубатор и детский сад многих обитателей дна.

Суть, но и беда этого пласта жизни в том, что он очень тонок. Тем важнее его безопасность. Между тем все атмосферные загрязнения, опускающиеся к морю, всегда ударяют именно по нему, в том числе инсектицидами. Сейчас еще большую опасность составляет боковой удар — нефтяной пленкой, растекающейся именно по поверх-

ности, известно, что 1 т нефти очень быстро образует пленку на площади около 10 км². Эта пленка просто лишает плейстон и нейстон (со всеми его личинками) воздуха, а обладая большим отражательным эффектом, и резко снижает нагревание воды. Только за счет одних танкерных перевозок океан уже давно покрыт, по мнению многих авторитетов, примерно на 1/3 нефтяной пленкой. С развитием нефтедобычи на шельфах опасность возрастает очень быстро, угрожая, конечно, не только биоте приповерхностного слоя, но и жизни почти во всех этажах моря, особенно с ярусной структурой, свойственной шельфовым водам.

ЭУФОТИЧЕСКИЙ ГОРИЗОНТ

Эуфотическая фиталь, или эпипелагиаль, на всю глубину перемешиваемая волнами, а потому более-менее равномерно прогреваемая, простирается до термоклина, образующегося в шельфовых водах на глубине 25—75 м, весной повышаясь, а летом опускаясь вниз. Естественно, что на прибрежном мелководье ее нижний предел может определяться просто дном.

Жизнь блуждающих планктонтов в верхней части толщи морской воды имеет ряд преимуществ. В отличие от нейстонной прослойки, температуры здесь стабильны, а в отличие от больших глубин — достаточно высоки, например, даже в Охотском море около 11 °С. Уже волновая подвижность воды обеспечивает не только доставку пищевых растворов и частиц, но и удаление метаболитов из плотных популяционных скоплений планктонтов, а благодаря постоянной здесь (несмотря на дожди) солености воды мелкие организмы даже с небольшими выростами делаются в ней невесомыми (рыбы же достигают такого состояния лишь на глубине). Вместе с пассивным переносом самих планктонтов на шельфе течениями, в основном береговыми, освобождается их двигательный аппарат, беря на себя функцию активного отфильтровывания пищи. Здесь надо иметь в виду, что РОВ и ВОВ постоянно просто окружают их потребителей.

Благодаря постоянству солености большинство планктонтов способны справляться с местными колебаниями осмотического давления даже и без особых осморегуляторных аппаратов, вполне удовлетворяясь той осмотической защитой, которая обеспечивается просто уплотненными покровами. Это вместе с потребностью механической защиты в среде без убежища объясняет широкое использование планктонными для построения внешних скелетов биоконцентрационных возможностей даже их отдельных клеток. Конечно, для этих целей употребляется и кальций, но куда «популярнее» соединения кремния, как менее растворимые в воде. Именно кремниевыми скелетами обладают из планктонных водорослей диаматовые, из золотистых — силикофлагелляты. Эти водоросли принимают активное участие в осуществлении кремниевой функции живого вещества, однако вместе с тем нужно помнить, что организмы с кремниевым скелетом не продвинулись дальше губок (у животных) и золотистых и диатомей — у водорослей.

В ходе эволюции содержание кремния в растительных организмах уменьшалось. У диатомовых кремний по массе среди других элемен-

тов занимает третье место, у папоротников — седьмое, а у цветковых уже только 14-е. Если в планктоне соотношение $C:Si = 1:16$, то у папоротников 1:100, а у млекопитающих только 1:5000. Особенностью силикофлагеллят является наличие внутреннего кремниевого скелета, состоящего из трубчатых полых перекладин, очень мелкие размеры тела (от 10 до 30 мкм). Помимо этих признаков увеличивают плавучесть и парение в толще воды кремниевые выросты — рога внутреннего скелета. Кроме того, благодаря вращательному движению жгута, водоросли активно могут перемещаться в толще воды, а псевдоподии помогают осуществлять и вертикальные миграции, что немаловажно для регуляции светового режима в процессе осуществления фотосинтеза.

В океанических водах в основном встречаются виды только двух родов *Dictyocha* и *Distephanus*, которые вот уже более 90 млн лет населяют воды Мирового океана, причем первый тяготеет к теплым тропическим водам, что является отголоском далекого прошлого, когда эта группа была доминирующей среди микроскопических водорослей планктона тропических морских водоемов.

Среди животных тоже есть оригинальные группы с аналогичным кремниевым скелетом. Это прежде всего знаменитые радиолярии из одноклеточных животных. Можно подумать, что такие скелеты, не говоря уже о плотных хитиновых у всех ракообразных, будут препятствовать газообмену. Однако это не касается углекислоты, которая выделяется в воду в 2 раза легче, чем на воздухе и не насыщает ее вокруг организмов, так как в море углекислота энергично связывается с $CaCO_3$ и выпадает на дно. Так что морская биогидросистема в целом как бы участвует в выходе каждой существующей в ней особи.

Совсем по-другому обстоит дело с кислородом, несмотря на то, что волнующееся море самоснабжается им не хуже быстротекущих рек. Особенно это сказывается именно в эпипелагиали. Так, например, в наших дальневосточных морях содержание кислорода здесь около 8 %, на глубине 100 м всего на 1 % меньше, а на глубине 150 м едва достигает 5—6 %.

Трудности в захвате кислорода организмами даже из такой воды обусловлены тем, что здесь он проникает через обычные внешние покровы в 320 раз хуже, чем в воздухе. Отсюда, во-первых, мощное развитие жабр, а во-вторых, эволюционно давняя дивергенция на крупных, но очень подвижных, способных быстро сменять воду на жабрах, используя при этом быстрое движение нектонтов (в частности рыб, которыми мы займемся позже, так как они стоят ближе к концу пелагических трофических цепей) и на мелких, у которых диффузия легче достигает глубин тела, вследствие чего иногда кровеносная система редуцируется, что свойственно и многим планктонтам.

Планктонты, строя скелеты, да еще из кремния, рискуют потерять невесомость. Поэтому такие скелеты отличаются обычно ажурностью и наличием длинных, иногда пластинчатых выростов. Выросты могут снижать скорость перемешивания подвижных планктонтов, например жгутиковых. Однако приходя в движение, они занимают такое положение, что выросты оказываются не тормозами, а стабилизаторами (см. рис. 53).

Все планктонты в целом производят огромную фильтрационную работу (напомним, всю массу океанской воды они способны отфильтровать за 60 дней) так как создают в сумме огромную и очень активную биотурбационную граничную поверхность и огромное количество висящих в воде ценакул. Тем самым они разбивают водную массу на дальние приливчики, усиливая внутриобменные физико-химические процессы в ней, особенно своими выделениями, тем самым активизируя массу воды примерно так же, как агрегатообразование в почве.

Главное богатство пелагиали, или фитали, — это, конечно, свет. Благодаря усилению, т. е. пополнению света и торможению проникновения его вглубь уже верхними сантиметрами, вблизи нейстона его может оказываться даже слишком много, так как интенсивность поглощения света в воде выше, чем в воздухе, из-за ее большей плотности. Видимо в связи с этим максимум фотосинтетической активности и обилия водорослей оказывается не сразу под нейстоном, а только на глубине 25—30 см. Есть этому, однако, и еще одно небезыңтересное объяснение: волна, как известно, состоит в круговом движении воды, которая перемещает также и водоросли, вынужденные поэтому «перенастраивать» свой фотосинтез на новые уровни взвешенности, постоянно оказываясь в связи с этим как бы в «недонастроенном» виде. Математическая модель показала, что 25 см глубины — это зона наибольшего совпадения условий освещенности и интенсивности фотосинтеза.

Между тем «под ногами» у водорослей постоянно разверзается и бездна мрака, составляющая страшную для них опасность.

Конечно, свет ослабевает на 95,5 % от поверхности в открытом океане только на глубинах около 150 м, а в прибрежных водах уже на 40—50 м, в основном за счет взвеси, в первую очередь от берегов. При этом в 10—150 раз сильнее других поглощаются лучи, по длине волны соответствующие α -фотосинтезу [Очаковский и др., 1970]. Лишь 0,01 % зеленых лучей в самых прозрачных водах доходит до 40 м, а красных — важных для фотосинтеза — лишь до 10 м.

Таким образом, фотоавтотрофам приходится, особенно в шельфовых морях, остерегаться погружения в сумерки, из которых для них уже может и не быть обратного выхода, или даже в прозрачных водах в центрах океанов известная нам компенсаторная точка оказывается на глубине 75—100 м и лишь из макрофитов — у красных водорослей, да у диатомовых и перидиней — 150—200 м.

В связи с этим масса хлорофилла в фитопланктоне даже там, где она самая большая на 1 м², в 50 раз меньше, чем в среднем по суше и приближается к таковой в слое самой теневыносливой растительности в глубине леса. В результате масса ежегодной фитопродукции в океане в целом приближается к таковой на суше и составляет $0,06 \cdot 10^{12}$ т живой растительной массы [Сытник и др., 1987].

Несмотря на это опасность ухода за компенсаторную точку очень велика и усугубляется суточными миграциями водорослей. С вечерним ослаблением фотосинтеза водоросли перестают продуцировать кислород. Соответственно их газовая плавучесть, сохраняющаяся за счет углекислоты, сильно сокращается. Они начинают опускаться на-

встречу сумеркам, как бы поднимающимся из глубин. Скорость погружения возрастает и она способна увести водоросль за темное время суток в зону опасного мрака, где уже нельзя получить энергию для подъема (фактически за пределы компенсаторной точки).

Обычно длина таких вертикальных перемещений составляет несколько десятков метров. Вместе с тем такие представители фитопланктонов, как диатомовые водоросли, имея массу различных щетинок, чешуек, прекрасно увеличивают свою плавучесть и, как бы «зацепившись» за воду, никуда не мигрируют в течение суток. Но, как обычно это бывает, и тут есть исключения.

Среди диатомовых водорослей обнаружена не так давно *Coscinodiscus sp.*, которая в отличие от своих собратьев не имеет щетинок на створках, увеличивающих ее возможности парения в толще воды. Она имеет вектор движения, противоположный суточным миграциям всего фито- и зоопланктона. Днем она находится в зоне активного фотосинтеза, а к ночи опускается на глубину 100—270 м (в то время как весь зоопланктон поднимается вверх). Причину этого видят в потере плавучести при переходе сахаров в крахмал, а затем эта диатомея за ночь часть крахмала, по-видимому, переводит в сравнительно легкий жир и снова поднимается вверх.

Есть и другое объяснение: А. Лори [1976] в своей прекрасной книге «Живой океан» пишет, что ночью при дыхании эта диатомея накапливает пузырьки CO_2 и увеличивает плавучесть, днем же, с началом интенсивного фотосинтеза, углекислый газ вытесняется кислородом и водоросль снова опускается в более глубокие толщи воды. К счастью, на этом роковом пути встает неглубокий шельфовый термоклин, задерживающий это падение выше уровня компенсаторной точки, что дает возможность массе водорослей с «подводной зарей» опять начать подъем навстречу солнцу.

Еще одна опасность, которая подстерегает фитопланктон, тоже сильно снижается термоклином. Это избыточное потребление запасов органических веществ и кремния для скелетов. В застойных массах вод водоросли могут исчерпать эти вещества, например, весь фосфор за 2 года в водах шельфа. Конечно, спасительную роль может играть приток его со стороны, в том числе и от берега, или при шторме снизу от недалекого шельфового дна.

Однако подсчеты показывают, что за счет этого может образоваться не более 3—5 % «новой» продукции [Виноградов, Шушкина, 1987]. Это значит, что постоянство продукционного процесса в этом горизонте, а следовательно, в большинстве случаев и во всем профиле океана, поддерживается механизмом термоклина у граничной поверхности, в которой бактерий в 100 раз больше, чем у поверхности воды — до 200 тыс./м³, а их живая продукция приближается к 1 кг/м³. Это тот самый эффект восходящего пузырьчатого бактериального дождя, который в море выражен так сильно, что здесь и получил название морского снега, вспомним, питающего и плейстон. Достаточно сказать, что бактериопродукция здесь составляет не менее 1/5 от фитопродукции и обеспечивает довольно полную минерализацию остатков последней и доставку органических веществ вновь в зону наиболее активного фотосинтеза.

Таким образом, межгоризонтальная биогеоценотическая прослойка термоклина удерживает водоросли и важные для них органогены в солнцедоступной глубине.

Две названные пленки в зоне вод и нейстоне поддерживают устойчивость эпипелагиали как важнейшего биогидроценотического горизонта океана в целом и шельфа тем более.

Автотрофы фитали. Только в последние годы стало выясняться, что их гораздо больше, чем удавалось выудить сетками. Мембраны отобрали пикоавтотрофный планктон размером 0,2—2 мкм, в энергетическом выражении вдвое более емкий, чем обычный фитопланктон (2—15 мкм), составляющий около 30—40 % от общей фитомассы.

Это наиболее древняя группа организмов, представленная в основном прокариотическими фотосинтезирующими пурпурными и зелеными бактериями (всего известно 20 родов). Они ведут фотосинтез без выделения кислорода и отличаются от всех остальных фотосинтетиков (в том числе и от синезеленых водорослей, или, как их теперь называют, цианобактерий) составом хлорофилла и других пигментов, а также большой скоростью ассимиляции биогенных элементов. Среди пикопланктона можно назвать и зеленые, и пурпурные серобактерии — все они способны окислять сероводород и откладывать в клетках серу в виде одной или нескольких капель. Кроме того, у многих пурпурных и зеленых бактерий установлена способность к азотфиксации в анаэробных условиях. Они не разрушаются в кишечнике беспозвоночных животных [Рачков, 1988].

Далее нельзя пройти мимо синезеленых водорослей. В целом фитомасса в эпипелагиали шельфов, особенно в морях, составляет 200—500 мг/м³, а при «цветении» воды даже до 200—500 мг/м³, причем обычно более половины ее находится приблизительно в слое 10—40 см. При этом нужно учитывать, что активная фотосинтетическая поверхность фитопланктона, несмотря на габитуальную несовместимость с высшими растениями, примерно равна таким поверхностям наземного растительного покрова.

Каковы же существа, составляющие эту массу? Конечно, в первую очередь их необходимо рассмотреть по характеру свойственных им фотосинтетических пигментов, а также скелетов и движителей, обеспечивающих им пропитание, защиту и миграцию.

Среди почти 50 видов фотосинтезирующих представителей пикопланктона можно отметить самые различные морфоструктуры: сферические, палочковидные, извитые. Клетки склонны к полимеризации, образуя пакеты, агрегаты в виде цепочек, пластинок, часто покрытых обильной слизью. Клетки могут иметь выросты (см. рис. 55), а внутри себя содержать газовые вакуоли, получившие название «аэросом», что безусловно повышает плавучесть таких структур, а слизистые капсулы обеспечивают защиту.

Фототрофные бактерии содержат, как уже отмечалось выше, специфические бактериохлорофиллы, которые работают в длинноволновой области спектра. При этом в инфракрасной области бактериохлорофиллы обуславливают не один, а несколько максимумов поглощения. Различия в спектрах поглощения имеют огромный экологиче-

ский смысл, так как позволяют одновременно развиваться в одних и тех же местах разным группам фототрофных организмов.

Взаимодействие фито- и зоопланктона. Кажется, что здесь следует начать с поедания первого вторым, но мы хотим прежде всего обратить внимание на их взаимоподдержку, столь естественную в прозрачной и безопорной среде, влекущей всех вместе ко дну.

О взаимоподдерживающем сожительстве одноклеточных водорослей и животных пелагиали [Muller, 1858] стало известно даже раньше, чем на эту форму сосуществования было обращено внимание у наземных организмов*. Позже выяснилось, что особенно предрасположенными к такому планктонному симбиозу хоть и немногочисленные в океанических водах, но в основном синезеленые и зеленые водоросли с различными зоопланктерами — простейшими рачками.

Склонны к симбиозу и динофитовые водоросли. Отметим также, что они, как и многие другие симбиотические организмы, оказываются способными проходить через пищеварительный тракт многих животных неповрежденными и даже в таком виде проникать внутрь клеток выстилки кишечника. Кажется, что поглощение одного существа другим еще не обязательно обозначает поедание, а путь к симбиотическим конценсам. Много о таких симбиозах можно почерпнуть из основательной книги В. Е. Заики [1991]. Внедрение происходит и внутрь одноклеточных животных путем как бы прогибания мембраны восприимчивика и отшнуровки ее внутрь в виде пищеварительной вакуоли.

При обычном поглощении пищи таким же образом к ней подходят, причаливают вакуольки с пищеварительными ферментами — лизосомы. В случае же встречи не с пищей, а с гостем, они отворачиваются, возможно, сдерживаемые хозяином или не подпускаемые самим пришельцем. Особенно это происходит после таинства взаимоузнавания симбионта и хозяина с помощью особых белков-лектинов. Интересно, что после оперативного выделения и повторного вселения водоросли этот процесс происходит значительно быстрее**. Скоро начинается размножение обретенного эндосимбионта, регулируемое хозяином дома своим же биотически активным веществом, которое препятствует вселению новых пришельцев даже того же вида.

Выгоды такого вселения в случае с раковинными Protozoa и особенно с радиоляриями очевидны. Это крепостная защита у водорослей от поедателей — фитофагов и внутренний источник кислорода для жизни животного, создавшего крепость. Кроме того, объединяя выделяемые газы, сожители увеличивают свою совместную плавучесть, удерживающую их в зоне света и обилия пищи. Но дело касается ме-

* Попутно скажем, что после трудов А. де Бари теория симбиогенеза окончательно сложилась в 1908 г. в публикациях К. С. Мережковского и его учителя А. С. Фаминина. В наши дни приведена в соответствие с современными цитологическими данными Л. Маргелис [1983], но почему-то почти без упоминания ее создателей.

** В некоторых случаях после вселения происходит сильное упрощение водоросли вплоть до сохранения почти только одного ее хлоропласта. Здесь интересно отметить, что у некоторых моллюсков происходит вселение в клетки кишечника только хлоропластов макрофитов, растертых ротовым аппаратом моллюсков. У некоторых голожаберных в кончике ветвей этих жабр возникает целый лес интрантируемых стрекательных клеток гидрондных полипов, который заменяет им раковину. Эти полипы в другой ситуации поедаются моллюском, а в данной — охраняют его.

таболизма, так как водоросли используют CO_2 хозяина для фотосинтеза, а для своего минерального питания — выделяемый хозяином как продукт отхода аммоний, удовлетворяя им свою потребность в азоте на 80—90 %. Однако при свободной жизни они же используют эту форму лишь на 10 %, предпочитая нитраты. Кормится и хозяин, используя способность водорослей выделять большое количество метаболитов, пригодных для потребления другими организмами. Получая от водорослей через свою вакуольную мембрану, обволакивающую водоросль, микрокапли жиров (особенно глицерола) и сахаров в виде мальтозы, которую при освобождении водорослей от сожительства они перестают выделять как бесцельную. Однако для водорослей большое значение имеет и самостоятельное питание хозяина, так как можно считать установленным, что только упитанный хозяин привлекает или разводит много водорослей. Это дает хозяину возможность в тяжелое время поедать часть водорослей, как траву на парниковой плантации.

Небезынтересна в этом симбиотическом сосуществовании и своеобразная «страховка» хозяев различных видов беспозвоночных от чрезмерной активности фотосинтезирующих водорослей. Организм хозяина, как правило, имеет повышенное содержание ферментов, обезвреживающих избыточный кислород, продуцируемый эндосимбиотическими водорослями (каталаза и супероксиддисмутаза).

Удивительно, как уживаются светолюбы в узилищах раковин даже довольно плотностенных фораминифер. Например, оказывается, что сбив свои хлоропласты к одному уголку, они прижимаются такими зелеными головками к крохотным порам-иллюминаторам раковин или концентрируются у освещаемых со всех сторон концов веретеновидных колоний радиолярий, как на смотровой площадке. Вселяются они и в медуз, но именно в край их зонтика, лучше всего освещенного и прозрачного. Наконец, они внедряются и в очень короткоживущих непланктонных личинок кишечнораотовых — планул.

Так что в общем в домиках водоросли проявляют и индивидуальное поведение, часто оно бывает и довольно сложным. Так, у радиолярий их сожители на ночь уходят на покой в сокровенную внутреннюю камеру скелета, а у планктонной фораминиферы — глобигиринны, представляющей собой шар с массой тончайших протоплазматических лучей, утром ток протоплазмы хозяина в этих лучах выносит водоросли из раковинки и рассаживает их на этих лучах, как ласточек на проводах. Заметно, что расправление протоплазматических парусов на иглах радиолярий, позволяющих им легко использовать слабые восходящие токи, усиливается с приближением рассвета, возможно, по «желанию» пассажиров. Видимо, есть и коллективное или биохимическое интегрирование поведения.

Все это, и поведение, в том числе и коллективное, обеспечивает повышенную сохранность части фитопланктонтов от выедания, гибели от бескормицы и, наконец, утопания в бездне тьмы. В то же время, конечно, служит хорошим гарантом выживания самих хозяев от бескормицы.

Так как иногда в одном хозяине «соединяются» несколько форм сожителей, включая и синезеленые водоросли и даже грибы, можно

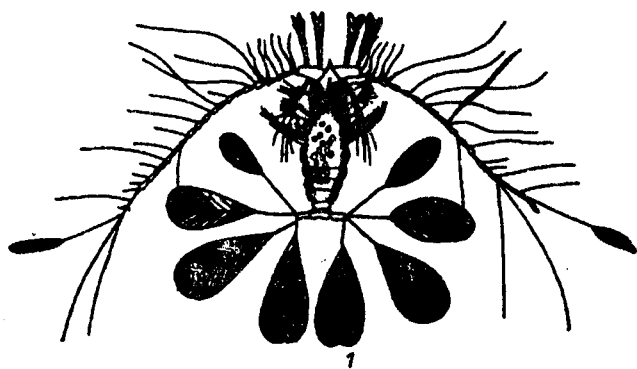
говорить о том, что упоминавшиеся животные планктонты могут служить отличными организаторами планктонных микроценозулов. Их обилие достаточно велико — сотни тысяч экземпляров одних только раковинных одноклеточных в столбе пелагиали (1—2 м×100 м) со скоплениями в сотни экземпляров на 1 м³ и с общей массой около 20 мг. Масса сожителей в процентном выражении ко всей фитомассе пелагиали невелика, но учитывая их повышенную продуктивность оказывается более 1 %, что в биоценотическом плане показатель достаточно весомый [Заика, 1991].

Внутрипланктонные трофические страсти начинаются уже с простейших, потребляющих не только бактерий, но и массу водорослей, среди которых значительную удельную численность имеют, между прочим, и отмечавшиеся нами в реках бесцветных жгутиконосцы, некоторые водоросли, лишившиеся хлоропластов, например, некоторые холодолюбивые динофлагеллятные водоросли.

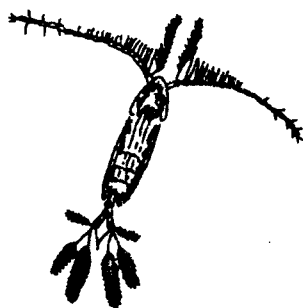
Общая масса протозойного планктона составляет, особенно на шельфах, около 15 % от массы фитопланктонов, а от его продукции — не менее 20—25 %, что и делает их важнейшим регулятором численности водорослей. По сравнению же с бактериями эти показатели составляют соответственно около 20 и 30 %. Цифры эти до применения новейшей аппаратуры казались не столь большими, но видимо и сейчас занижены.

Рачковый не хищный, а в основном водорослеядный планктон по массе приближается к фитопланктону, часто заметно превышая его, зато по продукции он отстает от водорослей в 4—5 раз сильнее, чем Protozoa, что и дает возможность, как мы уже говорили, и водорослям и самим простейшим ускользать от страшного пресса биомассы рачков. Однако местами и временами водорослям приходится очень худо, так что прогретые солнцем и богатые органогенами воды пустеют. Вслед за сильно изреженными водорослями очень сокращают свою численность и сами рачки, ибо энергия на отыскание одной водоросли делается большей, чем ее содержание в ней. Популяция рачков может так сильно разреживаться, что возникает опасность потери полового контакта. Но звук, издаваемый кремневыми коронами ротовых частей рачков при разгрызании ими диатомей во вновь возникающих их микроскоплениях, может быстро созвать к этому месту рассеянных дотоле рачков (рис. 72).

Эффект избыточного питания рачков водорослями в море проявляется очень хорошо, так как в период массовости водорослей копеподы стремятся накапливать жир за счет переваривания только легко поддающихся этому водорослей. Он необходим и для плавучести, в том числе и в далеко идущих течениях, и для переживания вне скоплений водорослей. При этом коэффициент усвоения пищи (вообще у них довольно большой — около 75 %) вследствие отсутствия у планктонных водорослей тканей, снижается в условиях изобилия пищи до 30—20 %. В результате рачки, поглощая по 100 минимальных пайков в день и более, оставляют массу экскрементов с большим количеством высвобождающихся из измельченных клеток водорослей N, P, K, конечно, не без помощи бактерий, в том числе и на термоклине, куда эти комочки падают.



1



2



3

Рис. 72. Веслоногие рачки, составляющие массы морского планктона, наделенные различными парашютирующими устройствами.

1 — *Calocalanus pavo*; 2 — *Calanus plamehrus*; 3 — *Sapphirina vorax*.

Хищные рачки, нападающие на мирных, как бы спасают водоросли, несмотря на то, что их биомасса на порядок меньше, чем их жертв. Хотя судя по суммарной продукции всего рачкового планктона, они уничтожают лишь чуть меньше половины растительоядных, все же от полного уничтожения их спасает в основном очередной разрыв в соотношении биомассы и продукции. Местами, а главное време-

нами, роль сильного дополнительного пресса могут играть и нектопланктонные медузы. Поэтому водорослям приходится, так сказать, «надеяться» на еще более крупных и прожорливых зоофагов пелагиали — таких, как рыбы.

Рыбы имеют отношение к этой эволюционной бифуркации размеров пелагиали, о которой мы говорили, приступая к обитателям пелагиали. Их в целом можно рассматривать как эволюционных потомков ползующих донных форм, перешедших к быстрому плаванию, в ходе которого вода автоматически захватывается ртом и быстро омывает жабры, обеспечивая доставку кислорода. При этом плоская форма тела рыб в принципе увеличивает в каждом отделе тела модуль их граничной поверхности на единицу массы, что делается возможным благодаря развитию внутреннего скелета.

Быстрота движения в воде обеспечивается двумя особенностями: достижимостью для большинства из них нулевой плавучести, т. е. почти невесомости в воде с помощью плавательного пузыря; гашением микротурбулентности воды на поверхности тела (особенно тормозящей движение при больших скоростях) и соответственно сохранением ламинарности потока по телу за счет слизистой смазки и упругости чешуи, каждая из которых прогибается под давлением микровихря отдельно, тут же выпрямляясь. У дельфинов и тюленей ту же роль играет жировой слой вместе с редкими, но очень упругими волосками.

Главный движитель рыбы — изгибы тела — возможен благодаря сплошному слою мышц и упругогибкой хорде, целостные свойства которой сохраняются и в позвоночнике.

Очень быстродвигающиеся рыбы имеют длинные, сильно вырезанные хвосты, что служит для гашения концевых вихря, способного тормозить движение. Интересно, что у летучих рыб очень длинное нижнее перо такого хвоста. При выходе из воды они продолжают пользоваться этим пером как остающимся подводным винтом, набирая скорость в более податливой воздушной среде. Вообще же сопротивление воды все же сказывается сильно, поэтому скорости движения рыб на больших расстояниях бывают порядка 20—40 км/ч, а максимальная у тунцов 75 км/ч (у дельфинов около 35), в то время как самые сильные бегуны на суше развивают ее до 70 км/ч, несмотря на затраты на преодоление силы тяжести, но не трения, как у рыб. Сама обтекаемость формы тела рыб и быстрое движение служат уменьшению их заметности в пелагиали. Этот эффект усиливается и особой окраской. Синеватая или зеленоватая спинка мало заметна сверху на фоне бездны, да и дна, а серебристые бока и брюшко — на фоне зеркала поверхности воды при взгляде на нее снизу. Более того, это, компенсируя большую освещенность спины и, наоборот, затененность брюшка, скрывает сам объем тела рыбы.

Питаются пелагические рыбы преимущественно как зоофильтраторы, таковы сельди, сардины, шпроты и др., а в молодости даже и хищники, как, например, макрели. Эффективность фильтрации сильно повышается стайным эффектом, когда туча рыб, иногда заслоняющая свет, входит в облака планктонных копепоид. В этом состоянии, как бы подражая друг другу, рыбы едят очень активно, что подтверждается и у аквариумных рыб опытами, при которых рыбки в состав-

ленных вплотную стеклянных аквариумах едят очень активно, а в далеко расставленных могут погибнуть голодной смертью среди пищи.

Несмотря на поглощение большого количества пищи, продукция биомассы рыб, в том числе и за счет их больших энергетических трат на движение, в десятки раз меньше, чем зоопланктонтов. И все же в водах шельфа она в несколько раз больше, чем в открытом океане.

Интересно, что образование стай, начало которого можно связывать с оптомоторной реакцией, когда рыба старается держаться на одном расстоянии от какого-либо видимого в хрустальных далях пелагиали предмета, в том числе плавающего. Так рыбка к рыбке могут собираться стайки. Небольшая стайка рыб уже начинает обтекаться частью воды как целое, внутри себя обособляет «с т а й н у ю в о д у», о которой мы не раз говорили и в которой не только хемотрецепторные, но и волновые сигналы около звукового диапазона передаются и вперед и назад по ходу рыб так эффективно, что рыбы этой стаи маневрируют вполне синхронно, составляя как бы целое сенсорно-моторное образование. При этом по краям рыбообразной по форме стаи возникают свои краевые вихри, которые уже гидродинамически, не говоря о прочем, не дают рыбам легко покинуть стаю, как бы заталкивая их обратно. Гидродинамическими силами определяется и шахматное в двух плоскостях распределение рыб внутри стаи, ибо в этом случае сила волны, пущенной хвостом впереди идущей рыбы, складывается с силой хода рыбы, идущей за ней и чуть сбоку (см. рис. 59).

Не нужно особо пояснять, насколько организация стайки способствует если не быстрому поиску скоплений планктона, то во всяком случае быстрому сосредоточению на нем едоков и интенсивному истреблению его образователей. В то же время стайная организация днем способствует избеганию рыбами отдельного хищника (см. рис. 59) путем его обтекания. Он в этой ситуации теряет конкретно достижимую цель. Уже вечером планктоноядные рыбы слепнут, так как зрение их, нацеленное на мельчайших рачков, специализировано как обостренно дневное. В связи с этим хищная рыба, ворвавшись вечером или ночью в стаю рыб-планктоноядов, может хватать их, как говорится, не глядя. Понятно, что к вечеру стаи таких рыб часто рассеиваются или разреживаются и останавливаются, а сами рыбы сплошь и рядом разворачиваются головами во внешние стороны, сторожась хищника. Отсюда следует, что растительноядный планктон получает свободу действий и может устремиться к скоплениям фитопланктона. Возникает предпосылка для его вечерней миграции вверх.

Суточные миграции зоопланктона идут перед утренней зарей обычно в глубь водоема, подальше от планктоноядных рыб, но и прочь от приповерхностных кормовых скоплений фитопланктона и простейших. Далее наступает дневное пребывание на глубине во тьме или сумерках и в относительной бескормице, но и в безопасности. Необходимость покончить с этим состоянием, как считается, сигнализируется физиологически с наступлением в организме дефицита витамина А. С закатом солнца и началом подъема из глубины сумерек рачки массой вовлекаются в восходящую миграцию. Как неопровер-

жимо показывают цифровые данные почасового лова на разных глубинах, скорость подъема всей массы рачков (в основном колоний) составляет 30 см/мин, или 6000 длин их собственного тела в час, что пожалуй, больше скорости автомобиля.

Однако визуальные наблюдения обнаруживают, что в этой массе значительная часть рачков в поле зрения наблюдателя движется не вверх, а вниз. Таким образом, механизм подъема почти 4 млн т животного вещества каждый день на сотни метров остается не до конца ясным. Восхождение направлено туда, где их пожиратели временно уже прекратили свою деятельность, а их пища — фитопланктон — из этих горизонтов еще не ушла. Однако водоросли с тем же световым сдвигом начинают погружаться вглубь и как бы размазываются по толще вод. В результате встреча с ними рачков оказывается тоже размытой и кратковременной (у самой же поверхности рачки встречаются в основном с арьергардами фитопланктона), а по сути своей «по касательной». Этим водоросли спасаются сами, но и спасают рачков и от голодной смерти, и от гибели в пасти пока еще не очень сильных рыб.

В итоге можно сказать, что зоопланктонные рыбы вследствие преследования их хищными оставляют время мирным планктоноядным рачкам питаться водорослями лишь тогда, когда те приступают к погружению.

Дело, однако, осложняется еще и тем, что рыбы угрожают также и хищному планктону — рачкам, нацеленным тоже на мирный планктон, и также заставляют их совершать вертикальные миграции от поверхности до термоклина под него, иногда до глубин 2 км и более. При этом подъем бывает приурочен к светлому времени суток, когда их жертва — мирный планктон — идет вниз. Так жители глубин похищают часть энергии из эпипелагиали и передают ее в другие подэпипелагиальные, в том числе и в подтермоклинные, горизонты.

Мезо- и инфрапелагиаль занимают подтермоклинную часть шельфовой пелагиали. Первая максимум до 200 м, а вторая уже больше, на скате или свале с шельфа к океаническому дну от 200 до 500 м эти горизонты подобны обедненной органикой элювиальным горизонтам почв.

Провал водорослей ниже термоклина сразу за ним еще оставляет возможность их подъема выше компенсаторной точки, но это только для отдельных видов, а с 200 м — лишь для отдельных особей, например, уже упоминавшейся нами выше диатомовой водоросли *Coscinodiscus* sp. Естественно, что масса фитофагичного планктона по сравнению с эуфиталью сокращается здесь на 200 м вдвое, а на 500 м втрое. Живут здесь в основном фильтровальщики детрита, питающиеся как бы крошками, упавшими со стола термоклина. Среди них стадами, по строению и маневрированию сходными со стаями рыб, и имеющими 1,5—3 км в длину и 0,5 в ширину заметны двухсантиметровые скопления эуфазиевых раков, похожих на креветок. Довольно часто по ночам они вторгаются в эпипелагиаль и, возвращаясь оттуда, уносят в своих телах под термоклин детритную органику, похищая ее таким образом у эпипелагиальных бактерий.

Естественно, что нектон мезо- и особенно инфрапелагиали значительно беднее. Плотность местной воды делает обтекаемость формы тела малоэффективной. Местные рыбы приобретают кургузый вид, некоторые могут светиться. Здесь еще более заметны некоторые безраковинные моллюски,двигающиеся с помощью взмахов крылообразных краев плоской ноги, у большинства их собратьев ползательной. Есть среди них и оправдывающие образное название морских ангелов.

Замечательны и глубоководные гребневики, родственные кишечнополостным, в форме прозрачных кувшинок,двигающиеся в воде с помощью унаследованных еще от древних родственников — простейших — ресничек, и в то же время впервые в эволюции животных обретающие главный нервный центр и дающие далее начало почти всем трехполостным, в том числе, видимо, и ветви вторичноротых, ведущих к хордовым и к нам с вами, читатель.

Несмотря на это из поступающей сюда скудной органики, не разложенной до состояния растворов, остается не более 20 %, 80 % теряют способность опускаться далее на дно, тем более что плотность воды и из-за давления, и из-за охлаждения растет. В этих условиях особое значение приобретает погружение вещества и энергии с помощью трофической вертикальной миграционной цепи планктонных рачков-фитофагов с сапрофагами и хищников 1—4-го порядка. Соответствующие скопления рачков, опускающиеся на глубины, встречают хищники второго, а этих последних поджидают и хищники третьего порядка. Гораздо труднее, но все же бывает, что встраиваются в такую цепь и хищники четвертого порядка. Переход с одного трофического уровня на другой обеспечивает передачу примерно лишь 10 % поглощенной энергии от предыдущего уровня.

Таким образом, рачки-консументы 4-го порядка приводят ко дну лишь 0,0001 энергии, захваченной от ночных обитателей верхней пелагиали. Не много, но надежно и важно в условиях затухания гравитационного погружения [Перес, 1969] вследствие увеличения плотности воды и, более того, вообще растворения мормомассы.

Здесь уместно еще раз вспомнить о том, что РОВ, задерживающиеся на этих глубинах, не могут потребляться растениями и поэтому накапливаются здесь в невероятных количествах, например, на единицу площади столба воды в 65 раз больших, чем вся органика мощных черноземов. Зато именно здесь РОВ (по: [Пютер, 1909]) способны в наибольшей степени служить для осмотического питания глубинным, в первую очередь пелагическим организмам (о чем мы уже говорили для озер).

На шельфе с его неглубоким дном и бесчисленными сидячими и падающими обитателями-бентонтами может быть выделен горизонт, замыкающий в основном падение вещества и энергии, аналогичный в какой-то мере гумусово-иллювиальному горизонту почв. Этому горизонту в море соответствуют звукорассеивающие слои, как бы заполненные массой крупных ракообразных, перехватывающих почти самые последние крохи со стола. Эти слои наиболее стабильно держатся на контакте инфрапелагиали с абиссопелагиалью, которая более свойственна для больших глубин у края шельфа, где мы ее и рассмотрим во взаимодействии с соответствующим бентосом более подробно.

Бентосный горизонт шельфовых биогидросистем куда менее однороден по горизонтали, чем его пелагиали, и не столько в связи с глубинами, сколько в зависимости от удаления от берега и от приноса с него, а особенно от воздействия волн. Чаше всего ближе к берегу, в том числе и к прибойному скалистому, лежит песчаное дно и далее все более тонкие пески, но затем могут опять начинаться некрупные камни от разрушившегося и некогда здесь расположенного берега, доселе еще не перекрытые илами.

Бентос песков, или псаммон. Мы часто видим на песчаном дне рябь. Она свидетель непрерывного «микробарханного» движения песков, наподобие состояния песка на дне быстротекущих рек, только здесь под действием волн — рывками.

При прохождении волны над участком дна песчинки приподнимаются и раздвигаются друг от друга, а после прохождения — сжимаются и проседают. В первую фазу в песок вгоняются свежие порции воды с кислородом и органикой, во вторую — из песка, наоборот, выбрасываются бескислородные воды с метаболитами насельников песка, особенно микроорганизмов. Для жизни последних вполне достаточно, как и для приносимого пищевого детрита, микрополостей между песчинками. Сжатие песчинок не опасно, равно как и временно возможный недостаток кислорода. Уже это превращает прибрежные пески вместе с их биотой в биокосный фильтр, очень важный хотя бы для санитарного состояния прибрежного дна и вод.

Животные и н ф а у н ы п е с к о в своеобразны. Ее члены мелкие, но главное тонки, защищены плотными покровами, способны прочно приклеиваться к песчинкам задним концом тела и производить фильтрационные движения, а также рывки всем телом, дающие им возможность быстро входить во вновь образующиеся между песчинками полости. Этими активными чертами в наибольшей мере обладают коловратки, а также круглые черви — нематоды, эволюционно подвинутые формы, которые, кстати, очень обильно населяют и наземные почвы. Нематоды тесно связаны в своем питании с живущими вокруг них микроорганизмами, регулируя их развитие своими экзоферментами, используя при этом свои способности жить скоплениями и согласованными колебаниями тел усиливать микропроточность «зоомикробной» культуры. Так что биотическая часть песчаного фильтра имеет зоомикробиотическую организацию, в которой принимают участие и особые червеобразные инфузории.

Э п и б е н т о с п е с к о в весьма беден вследствие невозможности хорошо затаиться в этой «подводной Сахаре», поэтому наиболее заметными его членами оказываются разные рачки-отшельники, прячущиеся в пустых ракушках идвигающиеся как бронетранспортеры-подборщики.

Замечено, что уменьшение окатывания донных песков волнами приводит к их заилению и одновременно к снижению кислородности и к вырождению типичного псаммона. Известны случаи гибели последнего вследствие изменения экологического режима, связанного с различного рода гидростроительством. Так, например, при попытке рас-



Рис. 73. Наиболее крупные бентические бурые водоросли.

1 — макроцистис грушевидный, «ствол» которого имеет несколько длинных ветвей, заканчивающихся длинными листоподобными пластинами с грушевидными пузырями в основании; 2 — нереоцистис лютке с хорошо развитыми ризоидами, увенчанный на вершине ствола воздушными пузырями (до 15–17 см в диаметре), от которого отходят до 40 листоподобных выростов 3–5 м длиной и до 15 см шириной; 3 — дурвиллея антарктическая, таллом которой достигает 10 м в длину и имеет внутри полости, разделенные поперечными перегородками на камеры, увеличивающие плавучесть и устойчивость против сильных прибоев литеральной зоны.

ширения Кильского порта были разработаны дорогостоящие дамбы, призванные уменьшить волны, что в общем и было целью строителей. Из-за наступления просто опасной санитарной обстановки на большой площади дна вследствие уменьшения прохождения волн над донным псаммоном, последний стал гибнуть. Необходимо помнить, что океан не просто вода, а биокосная система с важным живым компонентом. Так что псаммонные поля как очистители прибрежных вод несомнен-

но должны охраняться от подобных покушений даже в местных масштабах, особенно у берегов, густо населенных*.

Подводные леса из водорослей-макрофитов, помимо скальной прибойной кромки, обнаруживаются далеко не всюду, а лишь там, где грунт более плотен и пригоден для прочного прикрепления. Тем более, что водоросли эти для питания органическими веществами через всю поверхность своего тела нуждаются в постоянной смене массы окружающей их воды, хотя бы в результате волновых движений. В этом отношении для них весьма полезны прибрежные течения шельфа. Особенно же разрастаются макрофиты в проливах с удобным для них дном, вышним уровнем приливов, а также дроссельным усилением течений. Из последних особенно известны датские, при выходе из Балтийского моря.

Густота зарослей макрофитов достигает 60—80, а порой 100 % проективного покрытия. Высота этих бентосных водорослевых лесов (когда растения не прижаты сильным течением книзу) может достигать 20—30 м, как у морского гиганта водорослей — макроцистиса, а также нереоцистиса, дурвеллеи (рис. 73). Часто такой эффект достигается наличием плавательных пузырьков, унизывающих слоевище водорослей, особенно в его апикальной части. Биомасса зарослей может достигать 150 т/га. Основными же потребителями этой биомассы являются растительноядные морские ежи, брюхоногие моллюски, ракообразные, рыбы.

Кстати, против интенсивного выедания растительноядными животными водоросли выработали биохимическую защиту (это характерно и для наземных высших растений), выделяя в окружающую воду своеобразные вещества-ингибиторы. Сопоставление биомасс и готовой продукции бентосных водорослей с аналогичными показателями фитопланктона показывает, что в одних и тех же местообитаниях большей биологической продуктивностью обладают бентосные водоросли. Кроме того, сравнительная величина годовой продукции фитопланктона и тем более бентосных водорослей может превосходить таковую у высших растений на равнозначной площади суши. К. М. Сытник с соавторами [1987] приводят интересные данные по сопоставлению биомассы и продуктивности фитопланктона и бентоса. Так, в Баренцевом море продукция фитопланктона в год составляет 30—50 т/га, а продукция фитобентоса в этом же море (только ламинариевых водорослей) составляет 100—300 т/(га·год) при их биомассе 5—15 кг/м².

В целом такие подводные леса располагаются в основном в полосе глубин 5—15 м, проникая до 40, а иногда и до 90 м. Эти заросли, сами по себе являясь фильтрами взвешенных и растворенных веществ, усиливаются его особым животным населением. В целом, действительно, можно говорить о настоящих фито- и даже биогеоценозах, в которых достаточно хорошо выражена ярусность, хотя, конечно, не в такой степени, как в наземных лесах. Прежде всего нужно отметить общий характер зональности с погружением в толщу воды [Саут, Уйтик, 1990]. Так называемая «универсальная система зональности»,

* В древнегреческой мифологии такой хранительницей морского песка, дна моря была Псаммта — жена морского божества Протея, который, кстати, был пастухом тюленей стад.

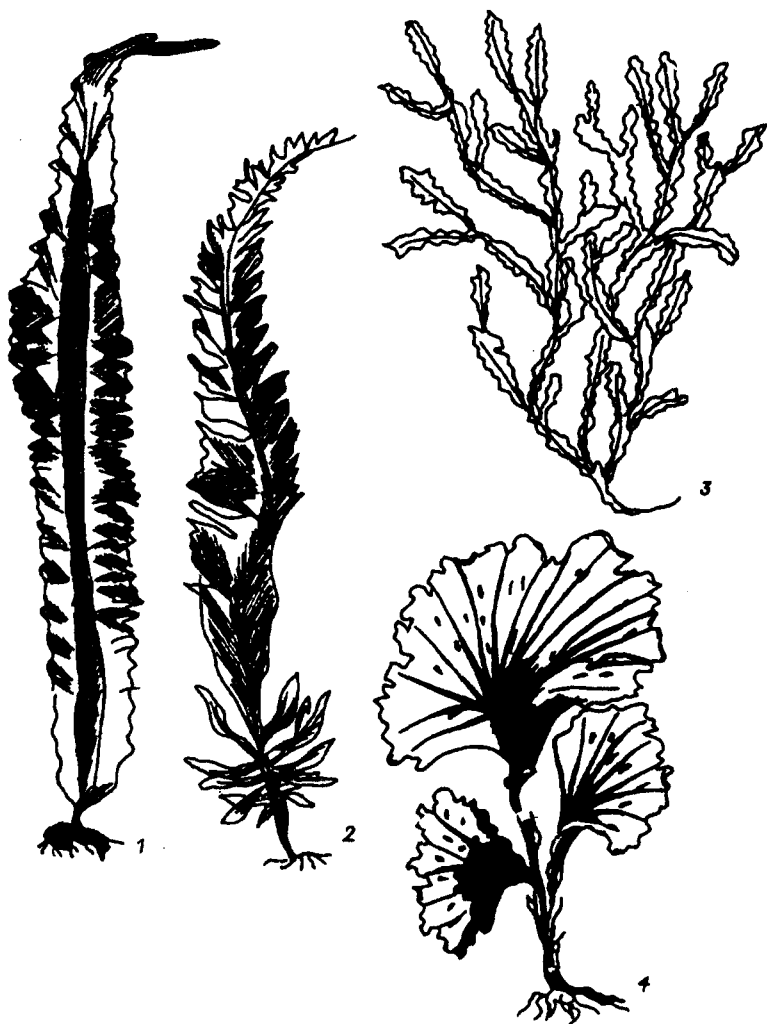


Рис. 74. Макрофиты, образующие ярусность водорослевых лесов.

1 — ламинария японская, одна из гигантов макрофитов, достигающая 12 м и имеющая стволы, в верхней части переходящий в листоподобное расширение, прикрепляющаяся к субстрату ризоидами — весь таллом интенсивно пронизан слизистыми ходами вплоть до ризоидов; 2 — алярия съедобная (до 2–8 м), предпочитающая прибойные места с сильным течением; 3 — филлофора ребристая — типичная красная водоросль, растущая на глубинах до 60 м, обильно ветвящаяся и прикрепляющаяся небольшой подошвой или короткими ризоидами, часто образует массовые заросли в неприкрепленном состоянии, например, в Черном море; 4 — талласиофиллум решетчатый — бурая водоросль высотой до 1,5 м со спирально свернутыми в виде воронки ветвями, интенсивно пронизанными отверстиями, края которых вывернуты в виде фестонов.

широко применяемая для береговой линии всего мирового океана, может быть представлена прежде всего глянцем эфемерных зеленых и синезеленых водорослей, часто с доминированием энтероморфы.

Ниже ее доминируют фукусовые, обычно в последовательности *Pelvetia canaliculata* — *Fucus spiralis* — *F. vesiculosus* — *F. serratus*. Еще ниже находится узкая полоса из *Laminaria digitata*, за которой следует сублиторальная зона с *L. hyperborea*.

Наиболее очевидными факторами, влияющими на зональность, являются амплитуда и периодичность приливов. Кроме литоральной зональности в пределах самой структурной организации водорослевых макрофитных лесов также хорошо выражена ярусность, когда под пологом таких гигантов, как ламинарии, макроцистисы поселяются менее высокорослые водоросли типа фукусовых, низкорослые алярии (рис. 74). Еще ниже по вертикали вниз и под пологом водорослевого леса ютятся (в начале еще испытывая некоторый избыток света) красные водоросли, такие, как порфира, родимения, кораллина, а вглубь уходят и пышно развиваются там наиболее теневыносливые красные водоросли: делессерия, птилиота, различные литотамнионы.

Каждая из названных водорослей тяготеет к определенному типу грунта: более твердому или песчаному, илистому или галечниковому. Кроме того, очень важным фактором является и сила движения воды и чем она больше, тем лучше бентосным макрофитам, так как усиливается поглощение водорослями биогенных веществ. Фотосинтез здесь увеличивается в 2 раза и может достигать 7—15 % (в то время как у высших наземных растений он может быть, как правило, в 10 раз меньше), а дыхание при этом у водорослей возрастает на 30—50 %.

ЖИВОТНЫЕ И БАКТЕРИАЛЬНЫЕ КОМПОНЕНТЫ МАКРОФИТНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Конечно, макрофиты в зависимости от своей видовой архитектуры представляют массу убежищ для различных и в том числе специализированных к ним видов животных на разных ярусах зарослей и, следовательно, выступают как инициаторы биогидроценологических изменений.

В этом плане очень показательны равноногие раки из удивительного семейства Caprellidae, или морских козочек (рис. 75), которые, прочно цепляясь за веточки и «листки» макрофитов, действуют как подстерегающие хищники, поджидая различных планктонтов, приносимых прибрежными течениями. Много здесь и различных улиток, для которых зеленые части могут как будто представлять огромное пастбище. Но следов поедания «зеленой массы» немного, в отличие от следов ползания этих животных и работы их ротовых скребков — радул. Вспомним об их сородичах в скально-прибойной полосе. И здесь они тоже соскабливают с листообразных талломов макрофитов их обрастателей, в том числе и диатомовые водоросли, а также и бактерий,

обеспечивающих макрофитов витамином В₁₂. Но в целом моллюск спасает растения от затенения этими обраста-

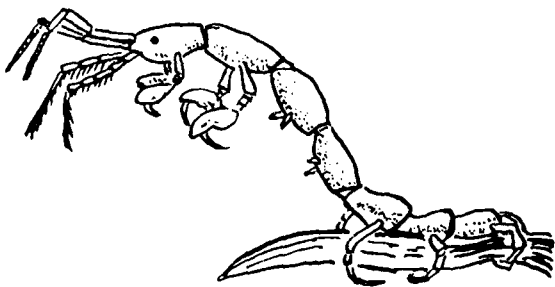


Рис. 75. Рачок *Caprella* из бокоплавов — подстерегающий хищник, лазающий по морским макрофитам.

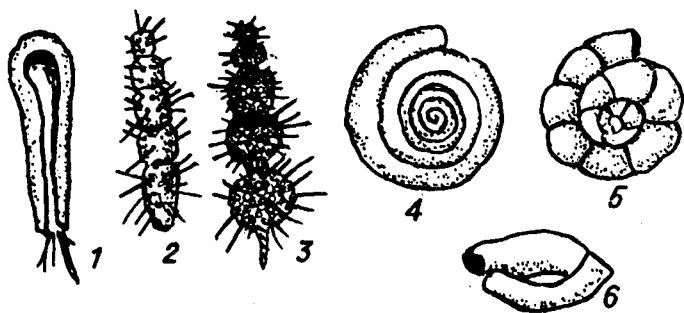


Рис. 76. Бентосные фораминиферы с их карбонатно-кальцевыми дырчатыми раковинками (размером до 2—3 см) и тонкими длинными псевдоподиями (ризоподиями).

1 — фораминифера в разрезе; 2—6 — разнообразие фораминифер.

телями, особенно опасными для фотосинтеза в условиях ослабления света под водой.

Видимо, подводные леса шельфа — биогидроценотическое образование, приближающееся по своей сложности к наземным лесам, но, к сожалению, в этом ракурсе море еще слабо изучено. Между тем они уже не только давно эксплуатируются, но истребляются (особенно у нас на Дальнем Востоке) как вспомогательная пища, в результате чего рыбы лишаются мест нереста, а незаметные беспозвоночные, служащие пищей рыбам, — своего единственного прибежища.

Бентос илистых грунтов занимает наибольшие площади дна шельфов, но образуется в чистом виде большей частью на достаточном удалении от берега, куда пески, вынесенные реками, уже не доносятся, а илистые частицы оседают и отсюда почти не выносятся. Они образуют здесь достаточно мощный, но с поверхности не сцементированный, а местами даже полужидкий горизонт, в котором очень велика суммарная граничная поверхность его частиц, в том числе и массы детритных, предоставляющих отличную арену деятельности для бактерий, которых здесь до 5—6 г/см², т. е. около 60 кг/м², что в 15—25 раз больше, чем в других местах морей и океана. Более всего их на глубине менее 1 см, где проходит химически активная поверхность водораздела окислительных и восстановительных условий и, следовательно, имеется крутой градиент условий химических реакций.

Вообще правомочно говорить о бактериальных вечнонарастающих пленках или даже матах, несмотря на то, что коэффициент усвоения пищи у бактерий — потребителей детрита во много (до 30—40) раз больше, чем у животных-детритофагов, а следовательно, накапливающаяся биомасса по отношению к потребленной относительно велика. В то же время это означает, что поедание названных матов животными с низким коэффициентом усвоения для их питания и роста дает очень большие дополнительные возможности. Не удивительно, что их биомасса достигает иногда даже более 10 кг/м².

Как потребителей в первую очередь отметим одноклеточных фораминифер, заключенных в кальцевый панцирь и окруженных лесом протискивающихся сквозь него псевдоподий (рис. 76), которые захватывают и переваривают илесто-бактериальные частицы, а уж потом

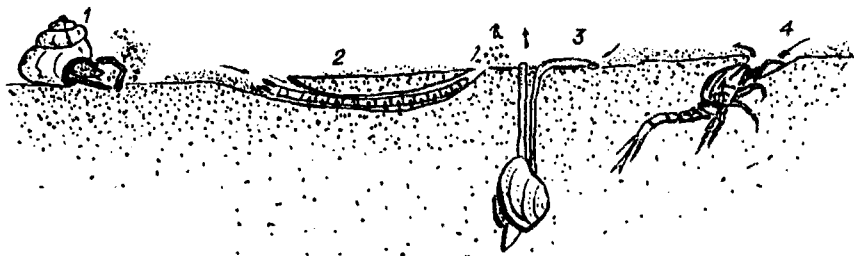


Рис. 77. Обитатели илистого дна шельфа, зарывающиеся в него и питающиеся бактериальной пленкой, показанной сверху.

1 — раки-отшельники, защищенные опустевшей раковиной и взмучивающие песок; 2 — черви-полихеты, прогоняющие бактерий через трубку-норку с помощью показанных на боках параподий; 3 — двустворчатые моллюски с входным и выходным сифонами; 4 — кумовые раки с особым устройством головогруды.

отправляют их в глубь организма в домик. Раковинки их необычайно разнообразны: от палочковидных до улиткообразных. Часто покрывают все дно мелководий и являются биоконцентраторами карбонатов кальция.

Потребление бактериальной пленки бентосами, причем сочетающееся и с ее «возделыванием», требует особой биотехнологии. Ей в наибольшей мере владеют кольчатые черви — полихеты, которых мы отмечали и в приливно-отливной зоне, а здесь чрезвычайно разнообразные и обильные — до 400 экз./м² (общей массой около 5 кг).

Перелопачивая и аэрируя за год огромное количество грунта, они способствуют аэрационной стимуляции деятельности бактерий. Черви выкапывают в грунте V-образные трубки и с помощью множества весло- и ногообразных отростков каждого членика (параподий) гонят через трубку воду (рис. 77). Вследствие дроссельного эффекта скорость потока достаточно велика для того, чтобы на входе образовывалась воронка с залеганием в ней ила под критическим углом осыпания. В связи с этим бактериальная пленка сама сползает в воронку, как вечный хлеб, который тут же нарастает на том же месте за счет быстрого размножения бактерий.

Неглубоко зарывающиеся полихеты окончательно защищаются от бентосных рыб удивительной способностью отрачивать заново свое тело, если даже большая часть его оказывается откушенной рыбой.

Не менее совершенны и инструменты зарывающихся двустворчатых моллюсков. У них полы мантии, из выделений внешней поверхности которой и образуются створки раковины, срастаются, оставляя лишь два отверстия. Края этих отверстий разрастаются в длинные сифоны. Засасывающий сифон собирает бактериальную пленку сверху, как резиновый шланг в аквариуме собирает помет рыб. Выходной же сифон, наоборот, выбрасывает экскременты моллюсков, удобряющие поверхность размножения бактерий. И не только выбрасывает сами экскременты, а еще и так называемые псевдофекалии, состоящие из комочков отфильтрованных, но не заглоченных частиц детрита, скрепленных слизью моллюсков в комочки, которые, как известно, характерная черта биосферного состояния вещества.

На тот же путь использования свежих осадков, но, видимо, с большей долей крупных частиц осевшего дождя трупов становятся и многие члены эпибентоса. Таковы довольно крупные, фильтрующие

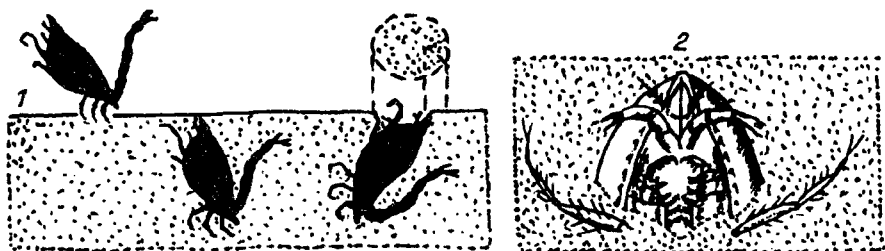


Рис. 78. Зарывание в грунт кумовых ракообразных.

1 — *Diastylis rathkei*; 2 — передний конец тела зарывающегося *D. rathkei* в момент захватывания им пищи.

кумовые раки со своеобразно устроенным для этого передним концом тела, бокоплав, скользящие по поверхности, спрятав брюшко в грунт и, наконец, раки-отшельники, прячущие тело в чужую раковину и просто взмучивающие грунт (рис. 78).

Есть в шельфовом бентосе и подборщики крупных упавших на дно трупов. Это, во-первых, крупные раки на очень длинных ногах, не вязнущие поэтому в илу, в том числе и из *Isopoda*, действующие с поверхности. Во-вторых, лопатоногие моллюски *Scaphopoda*, запускающие свои щупальцы вместе с головой в глубь грунта и выбирающие остатки трупов, а также и самих мелких беспозвоночных, в том числе раковинных одноклеточных фораминифер. Полностью внутригрунтовыми являются очень своеобразные так называемые неправильные морские ежи.

Есть здесь и ярусы фильтровальщиков, перехватывающих дождь трупов и детрита перед самым соприкосновением его с грунтом. Прежде всего это лежащие на дне двустворчатые моллюски, использующие в качестве фильтра свои пластинчатые жабры и производящие большое количество псевдофекалий, о которых мы уже говорили. Хорошо известные лежащие на боку гребешки содержат в ткани своей мантии многочисленных одноклеточных водорослей-симбионтов. Нужно отметить, что моллюски эти не неподвижны, они, спасаясь от нападения морских звезд, могут совершать многометровые реактивные прыжки, захлопывая свои створки и резко выбрасывая воду.

Другие моллюски, более похожие на известных мидий и устриц, наоборот, прочно прикрепляются нитями из особой отвердевшей слизи к отдельным камням как к редкой здесь точке опоры. Бексусовая сеть способствует оседанию мериопланктонных личинок бентоса и, в первую очередь, личинок самих мидий. В результате возникают целые друзы с закономерным расположением моллюсков по возрастам. Внутри них среди раковин селятся разные сожители, например, предки кольчатых червей преапулиды и др., использующие водный поток, создаваемый моллюсками. Усиливают его, селясь на поверхности раковины, фильтраторы, упоминавшиеся нами для скал усконогие раки.

В пересчете на 1 м^2 заселенной мидиями поверхности осаждается около 15 % фосфатов, содержащихся в протекающей воде, что составляет около 10 мг/м^2 в день. В то же время в местах скоплений

Рис. 79. Сидячие фильтрующие формы кольчатых червей в сооруженных ими трубчатых домиках.



мидий, особенно в прибрежных течениях, накапливается слой псевдофекалий толщиной в 20—30 см в год, а вообще мощность соответствующей толщи составляет около 8 м.

Придонными фильтрами, особенно из воды местных течений, являются и кустики губок. Достаточно сказать, что 1 л объема губчатой массы с ее порами способен активно

с помощью жгутиковых клеток профильтровывать около 200 л воды в день. Некоторые фильтраторы поднимаются как бы на цыпочках навстречу дождю трупов и детрита, идущему из эпипелагиали. Таковы сидячие в выстроенных ими биоконцентрационным путем трубочках особые кольчатые полихеты, у которых из параподий на верхнем конце тела оформляется огромный фильтрационный веер (рис. 79).

Другие подобные аннелиды, а также строящие трубчатые раковины моллюски рода *Vermetus* выпускают длинный флаг из застывающей слизи, а через некоторое время съедают его вместе со всем, на него налипшим.

Таким образом, все бентосное население илистых грунтов тесно связано с отфильтровыванием дождя трупов и детрита, прорывающегося (иногда и через мезопелагиаль) из эпипелагиали и переработкой его бактериями. Это сберегает во тьме значительную часть освобождающихся здесь организов, превращаемых в органику с помощью фотосинтеза в солнечной эпипелагиали.

Не нужно, однако, думать, что здесь нет и систем хищник — жертва. Это, конечно, и многие ракообразные, и особенно многочисленные здесь морские ежи и звезды, отличающиеся ловкостью в истреблении малоподвижных раковинных моллюсков, и сами моллюски из семейства *Purpuridae*, подползающие к другому моллюску сзади и просверливающие его раковину своей радулой, иногда с применением серной кислоты в слюне. Есть и убийственно ядовитые моллюски из рода *Conus*, а также и стреляющие ловцы, подвижные актинии и небольшие неподвижные колонии гидроидных кишечнотелых, многие из которых на мелководье имеют массу водорослей-симбионтов, а актинии даже обзаводятся утолщенными поясами, играющими для водорослей-симбионтов роль подставленных солнцу крон или балконов. Особенно же подвижны хищничающие за счет беспозвоночных придонные рыбы, численность которых, как правило, в 20—30 раз меньше, чем в пелагических водах, однако сами они в среднем крупнее. Они не образуют таких огромных стай, как обитатели однородной пелагиали, но зато каждая особь способна тщательно отыскивать себе разнородную пищу и очень хорошо маскироваться, меняя свою окраску, как, например, камбала.

Все рыбы шельфа в целом куда обильнее, чем в среднем на всю площадь океана. Особенно это касается, конечно, придонных рыб. Большинство из рыб шельфа или оседлы или совершают миграции, но почти не выходят за его пределы, т. е. в целом являются постоянными членами шельфовой биогидросистемы.

Внутришельфовые миграции носят возрастной и сезонный характер. В умеренных широтах многие рыбы на зиму уходят вдаль от берегов, с весной же они вновь приближаются к ним, т. е. к мелководьям, с относительно более богатым населением дна, так как здесь эпипелагиаль близка к бентали. Временами на эти богатые угодья на откорм вторгаются стаи рыб, кочующих в океане, и уносят в своих телах энергию и вещества местного круговорота.

До середины XX в. шельфы служили почти единственной базой рыболовства и до сих пор остаются главной рыбной сокровищницей вследствие и обилия рыб, и ограниченности акватории их поиска не-вдалеке от баз, но главным образом, — возможности пользоваться недорогими снастями, опускаемыми на малую глубину. Уже поэтому с чисто «продовольственной» точки зрения шельф достоин самой тщательной охраны.

М а р к у л ь т у р а, или даже «моределие», сулит добро и природе шельфа, и людям. Известны успешные опыты по изоляции масс мальков во фьордах и иных заливах с помощью завесы из пузырьков воздуха с целью их подращивания в изоляции от морских хищников и выпуска их на просторы шельфовой пелагиали уже в неопасном возрасте. Удастся на шельфе и то, что больше соответствует эстуариям и лагунам — выращивание моллюсков и жемчуга и просто мяса в сетках, опускаемых с привязных плотов, с коэффициентами лучшими, чем в промышленном животноводстве.

Однако на шельфе не садки наиболее перспективны, а биогеосистемная технология, родственная биотехнии в охотхозяйствах. Оуществляется она, конечно, на базе частичного вдовладения небольшими участками шельфовой акватории и особенно развития у берегов северо-западной Европы. Главнейшим средством здесь явились каменные или железобетонные блоки, сброшенные с определенным расчетом на дно и создавшие условия для мощного развития перифитона — прикрепленных форм, пригодные места для которых на мягком дне весьма дефицитны. К этому прибавляются определенные подкормки, в том числе и донных бактерий как производителей вечного хлеба и пр., но главное — это эффективная охрана от промыслового хищничества и загрязнений. Конечно, здесь еще необходимы серьезные разработки для рационального воздействия в условиях вечно (хотя бы с береговыми течениями) подвижной пелагической части водной нивы.

Между тем начато уже и сооружение искусственных островов, архипелагов и «рифов» из таких отходов, как резиновые покрышки, на которых развивается пышная биота, размещаются, например, даже штольни, ведущие в подводно-подземные шахты, со строгим соблюдением геогигиены и т. д.

В некоторых местах, например на юге США, развито и оригинальное наземно-морское сельское хозяйство. Их пахотные плантации

постоянно удобряются из принадлежащих землевладельцам участков шельфа массами псевдофекалий двустворчатых моллюсков, о которых мы не раз писали. При этом хозяева полей, конечно, рачительно следят за благополучием поселений последних, а следовательно, и всего шельфового биогеоценоза.

Нужно отметить, что если можно так сказать, биоподводно-средообразующая продуктивность местной полосы шельфа поддерживается сильным прибрежным течением, являющимся главной ветвью северного Лабрадорского, однако подобные ситуации обнаруживаются и у других компонентов. Как раз в подобных условиях с береговым течением вод Баренцева моря в России связан показательный пример разведения моллюсков в Белом море у южного берега Кольского полуострова. К сожалению, эта работа по разведению моллюсков еще по различным причинам не нашла должного внимания.

Несомненно, во всех этих отношениях шельф, всегда бывший не только морской зоной сгущения жизни, но и «эволюционным инкубатором», имеет огромное значение для будущего, в том числе и непосредственно человека. Между тем проблема эта осложнена.

Осложнения в существовании шельфовых биогеосистем связаны с минералодобывающей деятельностью человека. Началось это давно, так как уже в 1610 г. в Шотландии на островах были вырыты угольные шахты, уходящие под воду на дно. Сейчас в Великобритании 10 % угля добываются под дном на 250 м ниже уровня моря по наклонным штрекам с берега или с искусственных островков. Таким же образом добывается и железная руда. Экономически оправданным считается увод этих штреков на расстояние около 35 км от берега. В этом случае они могут достигать в осадочном чехле скоплений железа, свойственных внешней части шельфа, в том числе и за счет его накопления здесь из наземно-подводных катен так же, как у подножия склонов на суше. Еще дальше от берега у перегиба поверхности шельфа к его склону на глубине от 30 до 300 м довольно поверхностно лежат полосы фосфоритовых конкреций, осаждающиеся здесь у воды в основном при подходе к бровке шельфов южных океанических течений, идущих от берегов, в почвах которых фосфор очень подвижен. Запасы их в месторождениях у берегов Калифорнии и Мексики в залежах такого рода измеряются миллиардами тонн.

Несмотря на пока достаточные запасы фосфоритов на суше (в прошлом образовывавшихся в сходных условиях древних морей) добыча их на современных шельфах может оказаться достаточно соблазнительной вследствие залегания их в еще не плотно сцементированных современных морских осадках. Причем добыча эта может вестись не путем строительства шахт, а просто драгами с кораблей. В этой связи нужно отметить, что именно этим техническим приемом и уже с глубин более 70 м только в США добывается на шельфах около 50 млн м³ песка и гравия длястроек и еще около 30 млн м³ раковин для производства извести.

Можно себе только представить, к какому разорению биогеоценозов это приводит, и притом на огромных, постоянно сменяемых площадях, так как глубже грунт сцементирован и дешевое выгребание

заканчивается. В общем, шельфу несомненно грозит разграбление, а у. биоты исчезнут естественные места обитания.

Большой опасности подвергается и пелагиаль шельфов, так как именно на ней уже давно получают более трети всей добываемой нефти и более 10 % газа. О влиянии нефти на нейстон и эпипелагиаль мы уже говорили. Трудности установки платформ ничто по сравнению с уменьшением глубины проходки в морском грунте, а видимо, и зримых следов рассеивания нефти, тем более, что границы территориальных вод в основном лежат в 40—30 км от берега. Действия в экстерриториальном пространстве сулят на первый взгляд некоторые выгоды. В общем, бросать в воздух шляпы по поводу установки новых вышек на шельфе нужно не с большей радостью, чем мы делали бы это при их установке на своем огородном участке.

Наконец, нужно иметь в виду, что именно из воды шельфов уже получают пресную воду и что в будущем масштабы опреснения морских вод увеличатся. Уже сейчас этот процесс рентабельный, и стоимость опресненной воды составляет 5—6 центов за 1 л. Однако существует проблема нейтрализации остающихся рассолов, которые даже после экстракции некоторых солей, представляющих коммерческий интерес, будут иметь определенную опасность для морской, а тем более наземной биоты. Так что техногенные стоки переработанной воды моря могут оказаться для него отравой. Что же тогда говорить о чужеродных стоках с суши!

Сток с суши в океан по рекам после острого воздействия на эстуарии и лагуны, конечно, наносит удар и по биогидросистемам шельфов. Это происходит потому, что указанные потоки, в основном, размазываются береговыми течениями вдоль по шельфу, а не уходят в бескрайний океан. При этом на всем протяжении своего пути они действуют не только на пелагиаль, но и на жизнь неглубокого здесь бентоса и даже у самой поверхности воды на пелагических мезопланктонных личинок типичных бентонтов.

Основной вклад в загрязнение шельфов вносят нефтяные углеводороды, фенол, аммонийный азот, тяжелые металлы. Так, в Балтийском море район Финского залива загрязнен металлами (Cu, Mn, Hg, Pb, Cd), а районы Таллиннского, Рижского, Вислинского, Куршского заливов — нефтяными углеводородами и фенолами. Сильный речной удар получает и Черное море, особенно его северо-западная часть со стороны Дуная и Днестра. Среднегодовая концентрация нефтяных углеводородов — 2 ПДК, а по наиболее загрязненным районам до 8 ПДК, фенолов — до 18 ПДК (Каркинитский залив), ПАВ — от 7 до 8 ПДК. Заметьте, речь идет о среднегодовых, а не о максимально обнаруженных величинах! В прибрежных районах Белого и Баренцегов морей, у берегов Камчатки также отмечено превышение ПДК в 2—10 раз по среднегодовым концентрациям фенолов и нефтяных углеводородов. Таким образом, очевидно, что практически не остается чистых, не отмеченных загрязнениями прибрежных пространств, не только во внутренних, но и в окраинных морях, непосредственно контактирующих с открытым океаном. Особая статья — это сельскохозяйственные сбросы рек, как несущихся издайска, так и особенно с ближних прибрежий. Они пополняются здесь местными, в основном

коммунальными стоками густонаселенных побережий, особенно на южных морях с бесконечными лентами курортов. В результате этого вида стоков в шельфовых полузакрытых морях устанавливается постоянный эвтрофикационный эффект, подобный озерному, нередко даже более выраженный.

Полагают, что пресноводные и почвенные микроорганизмы в соленой воде гибнут. Однако оказывается, что если они попадают в море с пресной водой и массой детрита, то в создавшемся таким образом плавающем водном островке эти микроорганизмы могут долгое время оставаться активными, в том числе и болезнетворными. Если к ним примешан и более крупный мусор, включая и пластмассовый, то такие островки с сапрофитной обстановкой уже давно отмечены как переплывающие Атлантику.

В то же время наиболее существенна реакция шельфового фитопланктона, распространяющаяся почти на всю пелагиаль и сообщающаяся с бентонтами. Общие тенденции изменения фитопланктона, особенно в шельфовой зоне, могут быть сведены к следующим. Прежде всего увеличивается средняя биомасса водорослей, а также бактерий, простейших и зоопланктона в целом. Меняются соотношения индикаторных групп микроорганизмов. Недавно установлено, что между характером загрязнения и физиологическими свойствами микробных популяций фитопланктона существует самая прямая корреляция. Отмечено нарушение процессов экологического метаболизма, в частности, некоторые загрязняющие вещества могут вызывать подавление образования антибиотиков, а это может привести к бактериальному загрязнению морской среды и, следовательно, к необратимым последствиям. Так, все чаще стали наблюдаться так называемые красные приливы, вызванные интенсивным развитием планктонных пиррофитовых водорослей рода *Gonyaulax*. Установлено, что в момент «цветения» этот организм выделяет огромное количество токсинов, которые интенсивно аккумулируют двустворчатые моллюски. Последние же, попадая на стол человека, вызывают его гибель. За последние 100 лет по этой причине погибло более тысячи человек [Цыбань, 1983].

Особую тревогу вызывает загрязнение морской среды тяжелыми металлами, так как многие водоросли способны концентрировать в больших количествах металлы, особенно это активно делают микроскопический фитопланктон и макробентос. Так, бурая водоросль *Fucus vesiculosus* адсорбирует и может концентрировать цинка более чем в 60 тыс. раз по сравнению с окружающей средой, причем более высокое его содержание наблюдается в старых тканях. Концентрации меди, мышьяка, свинца, цинка, серебра коррелируют с их концентрациями не в воде, а в донных отложениях. Как отмечают ряд исследователей [Steward, Schitz-Baldes, 1976], свинец может включаться в трофические цепи. В частности, этот металл из *Egrella laevigata* обнаружен в растительноядном моллюске морское ушко (*Haliotis*).

Тепловое загрязнение стало также сказываться на водорослевом компоненте морской биоты. Так, в Терки-Пойнт (Флорида) отмечено сокращение численности зеленых водорослей там, где температура зимой на 3—5 °C превышала окружающую; освободившийся субстрат заселялся синезелеными водорослями. Аналогичную ситуацию описы-

вают у берегов Ньюфаундленда (Канада), где теплые сбросовые воды электростанции вызывают замену типичной зимней альгофлоры из зеленых *Monostroma*, *Urostroma* и красных водорослей рода *Bangia* флорой фукусовых и багрянок рода *Chondrus* [Саут, Уиттик, 1990].

Все это показывает, что шельфовые биogeосистемы, будучи уже порталами океана, все еще не отключаются от береговых и даже внутриматериковых биogeосистем. Нужно помнить, что возрастающее воздействие человека при малейшем недосмотре легко может обратить порталы в замусоренные дворы.

С геоморфологической точки зрения мы рассмотрим лишь крышу материковой отмели. Для завершения понятия шельфа как подводной катенной системы необходимо обратиться к зоне его цоколя.

МАТЕРИКОВЫЙ СКЛОН, ИЛИ ЦОКОЛЬ ШЕЛЬФА, И ЕГО ПОДНОЖИЕ

Эта геоморфологическая зона в диапазоне глубин 500—2500 м играет роль переходной и обменной между шельфом и океаном. Она характеризуется довольно большой крутизной, а местами и обрывиста. Доля ее площади в 2—3 раза больше, чем доля основной поверхности шельфа, особенно в открытом океане и достигает 12—14 % от общей площади дна океана.

Пелагиаль склона шельфа в верхних своих частях включает эпи-, мезо- и инфрапелагиаль, отличающиеся от таковых на самом шельфе в основном лишь резким уменьшением обилия мезопланктона (не считая приносимого с шельфа), так как бентос под ними совсем иной и своими личинками почти не производит мезопланктон. Ниже она как бы достраивается батипелагиалью вертикальной мощностью в 4—5 раз большей, чем вышележащие горизонты местной пелагиали.

Прослойкой между нею и вышеуказанной инфрапелагиалью служат особенно мощные здесь звукорассеивающие слои (*D*, *S*, *L*)*, принятые поначалу в 50-е годы эхолокаторами за участки неожиданно мелко расположенного дна, которые почему-то совершали ночные подъемы и дневные опускания. Оказалось, однако, что это скопления рыб и креветок с плотностью всего 7—15 экз./м³, что по биомассе не так уж мало, тем более что скорости их вертикальной миграции достигают 200 м/ч. Ночью слои *D*, *S*, *L* поднимаются вверх, иногда даже в мезопелагиаль, питаясь опускающимся сюда мирным планктоном, а днем переваривает его как бы на кровле рассматриваемой батипелагиали, передавая в нее лишь свои скудные экскременты, так как коэффициент усвоения пищи у членов этого сообщества особенно высок.

Состоит эта прослойка главным образом из рыб *Muctophidae* или из светящихся анчоусов, отличающихся сильно развитым спинным плавником, так как извивания тела для движения в плотной воде недостаточно, а также толстой головой, составляющей более трети длины тела, так как эти рыбки, будучи длиной всего около 10 см, являются отчаянными хищниками и хватают любую редкую здесь добычу.

* Существуют и более мелкие «прозрачные» кочующие звукорассеивающие слои, образуемые, уже выше рассмотренными мелкими вертикально мигрирующими рачками.

Свечение их видоспецифично и обеспечивается не крупным люмофором под глазами и у хвоста, а мелкими преимущественно на нижней стороне тела. Видно, все это облегчает не только взаимообнаружение, но и нахождение редкой добычи. Есть мнение, что освещая нижнюю половину тела, люмофоры (или, как их еще называют, фотофоры) скрадывают тем ее затененность, а с нею и форму рыбы. Это должно быть связано с посещениями анчоусами более или менее просвечиваемых солнцем горизонтов пелагиали. Действительно, некоторые рыбы этой группы поднимаются даже до самой поверхности моря.

Вторая характерная группа рыб — это семейство гемпиловых (Gempylidae) и рыбы-сабли из семейства волосохвостые (Trichiuridae). Такое название полно характеризует форму их тела. Они являются кровавыми хищниками, так как их острые зубы источают вещества, препятствующие свертыванию крови у раненой жертвы, и обрекают ее на гибель даже от одного соприкосновения с хищником, что важно в условиях редконаселенной тьмы.

Третий компонент — крупные креветки (Sergestidae), тоже надежные люмофорами, причем снаружи с линзой, а внутри — с рефлектором, но главное, очень длинными хватательными ногами и особенно усами, далеко простирающимися мрак и воспринимающими малейшие сотрясения воды.

Собственно батипелагиаль (в основном до 2000 м) очень мало получает веществ сверху, так как от мелких частей трупов остается уже только 10 % от того, что было в инфрапелагиали.

Бактериальная жизнь в толще воды тоже обеднена, так что мало количества кислорода, которому удастся сюда диффундировать, могло бы хватить микроаэробам почти на век. Естественно, что планктонных рачков здесь еще в 50 раз меньше, чем в инфрапелагиали, или в 2,5 тыс. раз меньше, чем в эпипелагиали, и главным образом таких, которые в ходе суточных и сезонных миграций опускаются сюда не за пищей, а в поисках покоя и безопасности от преследователей. Последнее связано и со снижением у них при таком погружении обмена веществ в 2 раза и более.

То же характерно и для местных рыб, которые отличаются тем, что они тощи и имеют в тканях белка вдвое меньше, чем у других рыб, а клетки их значительно обогащены водой. Таким способом они обретают нулевую плавучесть, а кроме того они не имеют воздушного плавательного пузыря, который мог бы уносить их вверх. Таким образом, они держатся на плаву в этих глубинах, совсем не затрачивая на это энергии, даже на захват воздуха. В то же время эти тонкотелые рыбы обладают огромными пастями и могут совершать резкие броски из неподвижности, захватывая редкую добычу иногда вдвое крупнее собственных размеров.

Особенно характерны так называемые глубоководные удильщики (рис. 80), здесь же проходящие весь свой онтогенез. Карликовые самцы становятся (чтобы не потеряться) эктопаразитами своих самок*.

* Так, длина тела самки цепапии составляла 119 см, масса — около 7 кг, а прикрепившийся к ней самец имел в длину всего 16 мм и массу 14 мг. Паразитизм может зайти так далеко, а редукция органов быть столь сильной, что самец в конце концов превращается в придаток, вырабатывающий сперму.

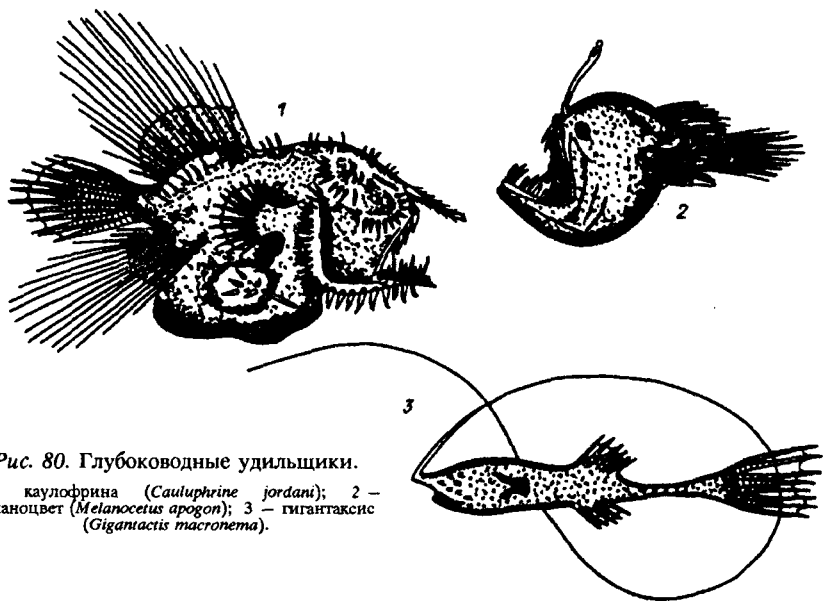


Рис. 80. Глубоководные удильщики.

1 — каулофрина (*Caulophryne jordanii*); 2 — меланоцет (*Melanocetus apogon*); 3 — гигантаксис (*Gigantactis macronema*).

Образ жизни живых капканов ведут здесь и многие из высших раков, неподвижно висящих в воде с широкорасставленными ногами, которые при малейшем к ним прикосновении захлопываются как пасть (рис. 81). Некоторые из них, например, креветки рода *Systellaspis*, отпугивая рыб, пытающихся охотиться на них самих, выбрасывают из особой грудной железы струю слепящей светящейся жидкости (см. рис. 81).

Интересно, что все формы свечения животных в этих условиях имеют ряд особенностей. Во-первых, возникновение света не требует от животного дополнительной затраты энергии. При этом происходят ферментативные окислительно-восстановительные реакции, приводящие молекулы в возбужденное состояние. Последующее возвращение молекул в основное состояние сопровождается излучением в видимой области спектра — биолюминесценцией. Три основных компонента реакции биолюминесценции — гетероциклический фенол, люциферин и фермент люцифераза, при этом на каждую молекулу окисленного люциферина испускается 1 квант света. Во-вторых, разогревания почти нет, а фронт увеличения яркости очень крут. В-третьих, спектр испускаемого света как бы приспособлен к подводному освещению и распространяется на наибольшее в воде расстояние. Длина волны, т. е. цвет испускаемого света, определяется именно люциферазой, т. е. ферментным белком.

Любопытно, что для получения освещения достаточно смешать в 1 мл воды 10^{-5} и 10^{-2} мкг люциферина и люциферазы соответственно, что в 100 раз меньше их количества у одной светящейся особи. Некоторые органы свечения построены на симбиозе со светящимися бактериями. Интересно, что в природной воде эти две химических

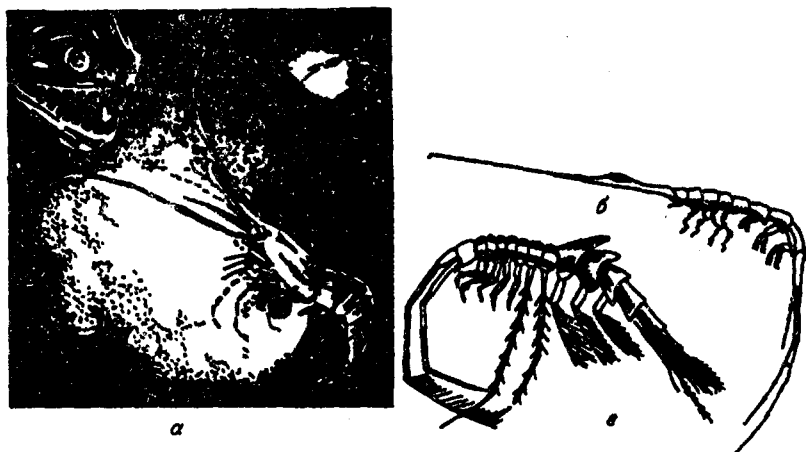


Рис. 81. Глубоководные креветки и бокоплавы.

а — светящаяся креветка *Systellaspis*, спасающаяся от рыбы; б, в — пелагические бокоплавы.

компоненты реакции свечения могут принадлежать разным видам ракообразных и помогают таким образом, по-видимому, не только найти своих партнеров, но, очевидно, совместными биохимическими усилиями синергически отпугнуть своих преследователей, особенно здесь беспощадных.

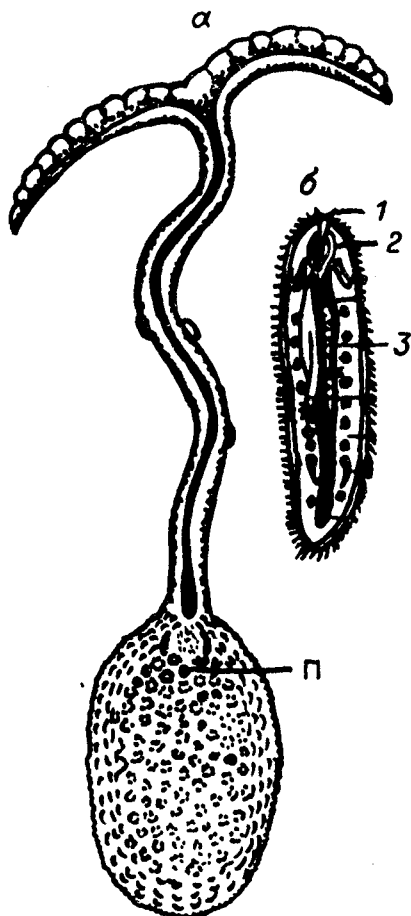
Из хищников, использующих свет для приманивания рачков, наиболее известны своеобразные стрекочущие гидроидные и сцифоидные медузы, светящиеся, как медленно плавающие фонари; взрослые полипы, которые живут на мелководье. Видимо, сюда они опускаются тоже не за обилием пищи, а за покоем, удовлетворяясь сбором редких рачков, стремящихся к ним, как мошки к лампе.

В батипелагиали по сути дела иссякает кислород, поступающий сверху и даже более вероятно получение его из придонных течений, более или менее насыщающихся им где-то за тысячи верст. Из всей картины напряженности трофической системы в батипелагиали в условиях «таяния» мелких трупов и детрита, идущих сверху, и очень быстрого падения крупных, преобладания транзитных обитателей и, наконец, жесткости пресса хищников разного порядка, а также по дефициту кислорода становится ясно, что бентос батииали получает из своей пелагиали по сравнению с шельфом в буквальном смысле ле крохи.

Батибенталь материкового склона по выясненным выше причинам имеет биомассу в 25 раз меньшую, чем на самом шельфе, хотя сама она в 2 раза обширнее. Бактерии здесь уже не могут обеспечивать питания бентонтов, которые вынуждены переходить к очень трудоемкому и малоэффективному грунтоедению. Подумать только, что характерные для этих глубин предки кольчатых червей эхиуриды, всасывая своими огромными хоботками лишь самый верхний и свежий налет илов, вынуждены собирать его для поддержания своей жизни каждый день в количествах, превышающих их собственный

Рис. 82. Потребитель илов батибентали
эхиурида *Bonnellia*.

а — зарывающаяся самка с половым отверстием (п), огромным шарящим хоботком, на котором видны оседающие на нем мелкие самцы; б — самец (увеличено), проникающий затем в кишечник самки (по: [Догель, 1987]).
1 — мужское половое отверстие; 2 — окологлоточное нервное кольцо; 3 — средняя кишка.



вес. Не удивительно, что экономя энергию на сокращении подвижности, самки для обеспечения надежности оплодотворения вынуждены, как рыбы-удильщики, обзаводиться карликовыми паразитическими самцами, даже внутрикишечными (рис. 82).

Глубоководные кольчатые черви из рода офелия, роющиеся в илу, умудряются потреблять 1/3 своей массы вот за счет какой процедуры. Наевшись, они начинают трястись, в результате чего в кишечнике более крупные и легкие органические частицы выходят на поверхность всего проглоченного и прижимаются к стенке кишки, перевариваясь в первую очередь. Наиболее же экономичный способ питания для подборщиков демонстрируют глубоководные голотурии из рода *Elpidia*, напоминающие собою мясистые плоскобокие огурцы, вся их передняя сторона усажена крупными мясистыми рогами, чутко воспринимающими падения крупных частиц органики, которые они, приходя в движение, забирают. Такие формы могут удовлетворяться поеданием в день пищи, равной всего лишь 1/5 их собственной массы. Есть здесь и необычные бентосные хищные, так сказать, докольчатые черви-немертины длиной до 40 м.

Своеобразен и онтогенез обитателей батибентали. В отличие от шельфа здесь мало меропланктонных реснитчатых личинок, так как эпипелагиаль далека. Поэтому большая часть развития протекает в яйце (эмбрионизация), но с большим шансом. Это, конечно, уже переход от «r»-стратегии выживания к «k», но тот же эффект достигается здесь и иным путем — с помощью аделфегии, когда кладка представляет собою клубочки яиц, а развивается зародыш лишь из одного или двух из них. Причем избранные зародыши развиваются, пожирая остальных. Впрочем, это не должно нас пугать, так как таким же образом, как мы описывали, вырастает и сосновый лес.

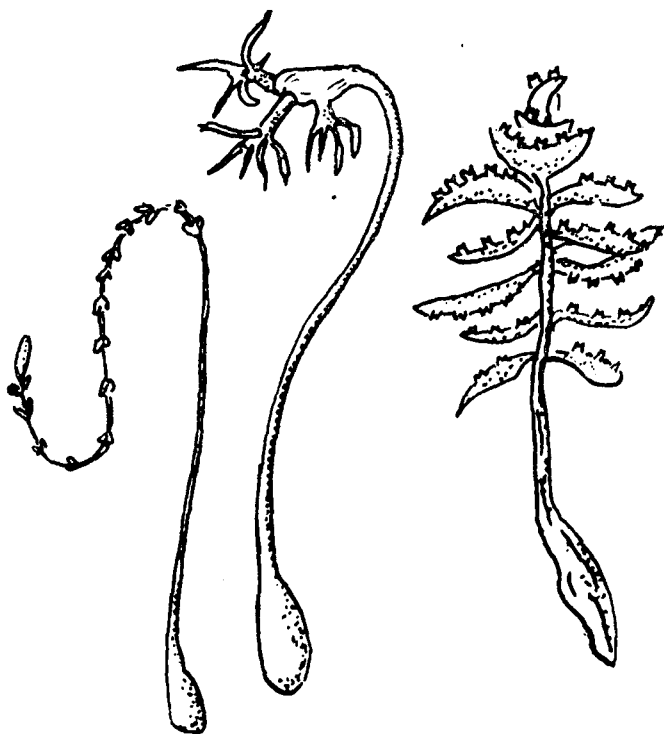


Рис. 83. Четырехлучевые кораллы — морские перья (слева особенно глубоководные).

Подобная фауна, доканчивающая быструю переработку последних кусочков со скатерти эпипелагиали и шельфа, концентрируется особенно на уступах материкового склона, где накапливается соскальзывающий с шельфа ил. Острые пики на этом склоне, хорошо оmyаемые глубокими течениями вод, иногда оказываются облепленными некоторыми сидячими фильтраторами, в первую очередь усоногими рачками.

Подножие материкового склона — трансаккумулятивный подводный ландшафт типа верхней части подгорных педиментов. Мы уже отмечали, что шельф часто прорезан бывшими долинами рек, ущельями, опускающимися по цоколю береговой отмели к подножию. По своеобразным подводным каньонам, по-видимому, вырабатываемым некоторыми подводными течениями, с поверхности шельфа, как по оврагам гор, сползает подвижный ил, или мутьевой поток, продвигающийся со скоростью 1 км/ч. Ил этот массами накапливается у подножия склона слоем толщиной до 2 км и шириной полосы около 80 км. Главный источник жизни здесь уже не в местной пелагиали, а в мелководном шельфе, выбрасывающем сюда муть.

Его используют самые терпеливые фильтраторы самой тонкой взвеси. Среди них и необычайно медленно растущие губки,

особенно кремниевые, или стеклянные, некоторые морские лилии (из иглокожих), но особенно типичны 4-лучевые мягкие кораллы, образующие сложнейшие по внутреннему строению колонии сросшихся, но равноправных гидроидов на очень высоких склонах (рис. 83). Накапливая пыль на своих щупальцах, они долго могут оставаться совершенно неподвижными, а затем все разом взмахивая щупальцами, как галеры веслами, всплыть и отплыть на новое место, согласованно мигая светящимися органами. Из роющих форм здесь наиболее заметны боляногlossы, роющиеся в грунте раздуванием своего тела и с помощью хрящевого стебелька — эволюционного зачатка хорды.

От самого подножия материкового склона жизнь быстро редет уже чисто в океанических масштабах.

Такими изысканными, но разреженными сообществами заканчиваются катены, начинающиеся на шельфе и, более того, на вершинах гор и отсюда спускающиеся вниз по рекам в океан. Теперь мы можем перейти к морям и океанам.

ТЕРМИНАЛЬНЫЕ* БИОГЕОСИСТЕМЫ ГЛУБОЧАЙШИХ РАЗЛОМОВ И ЖЕЛОБОВ ДНА ОКЕАНА (ДО 1100 м)

Пусть читатель не удивляется тому, что мы, плавно спустившись с ним по линиям мутьевых потоков по свалу шельфа на главную равнину преобладающих глубин океанического дна, не дав на ней осмотреться, предлагаем ему погрузиться в своеобразные морские «байкалы». Дело в том, что на этих глубинах, чуть ли не вдвое больших, чем в основном океане, при соответствующем давлении более 1 т/см^2 биомасса оказывается очень часто (особенно в Курило-Камчатской впадине) в 3,5 и даже в 10 раз больше, чем на равнинах океанического дна, достигая 2 г/м^2 . Однако это касается только тех разломов (а таких, как хорошо видно на любой карте, большинство), которые образуются прогибанием земной коры у самого края шельфов. Дело в том, что они, образовавшись в основном в мезозое, ныне поглощают последние остатки мутьевых потоков, опускающихся с шельфов, поглощают уже навеки. Вслед за ними туда давно потянулся ряд гетеротрофов, даже и мелководных, но холодолюбивых и способных более или менее переносить давление около 1000 атм.

В первую очередь, это барофильные (от англ. *baros* — груз) бактерии, восстанавливающие нитраты и сульфаты, дающие 104 кл./мл и общую массу 0,21 мг/л полужидкого донного осадка и годовую продукцию 200—1000 мг, что даже более, чем на основном океанском дне. Здесь они преобладают над другими, но вовсе не процветают, так как в условиях вдвое-втрое меньшего давления они размножаются в 6—7 раз быстрее. Сюда вселяются и представители собственно всех типов животных, однако только некоторые из них дают большое число видов. Среди них могут быть актинии (из высших полипов), спе-

* Терминальный — от лат. *terminus* — предел, конец.

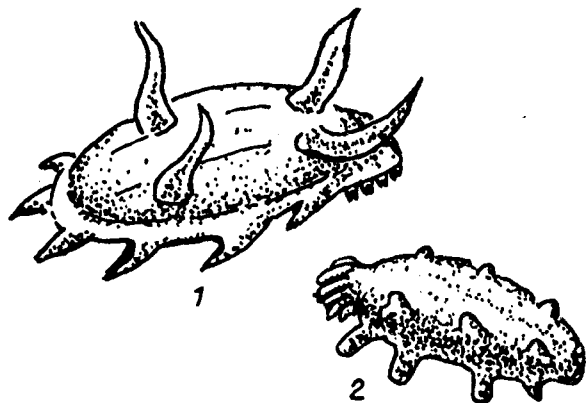


Рис. 84. Глубоководные бентосные голотурии — собиратели крупных органических остатков, достигающих дна.

1 — из рода *Scotoplanes*; 2 — из рода *Elpidia*.

специализированные голотурии, собиратели закапывающихся сюда крупных органических остатков, наделенные большими осязательными и двигательными отростками (рис. 84).

Особенно представители типа погонофоры дают заметные увеличения числа видов, а подчас и биомасс, на глубинах больших, чем у краев желобов (от 6000 до 1100 м).

Погонофоры — (pogonopos — борода), видимо, эволюционные родственники кольчатых червей, а возможно, и хордовых — утонченные потребители ила. Они имеют длинейшее червеобразное тело (толщиной всего 2—3 мм) иногда заключенное в выстроенную ими трубку и бородаобразный плотный пучок щупалец, составляющих $1/5$ длины всего тела (рис. 85). Кишечник у взрослых форм исчезает, зато они имеют замкнутую кровеносную систему, веточки сосудиков которой наполняют щупальцы. Между самими щупальцами действуют хорошо защищенные здесь, активированные сорбцией бактериальные пленки. Продукты же этих микроорганизмов всасываются прямо в кровь. Вот как мирный симбиотический путь приводит к спокойной жизни в бездне, как будто бы полной ужасов, а потому и лишенной заметных хищников, да и конкурентов.

Естественно, что весь бегло очерченный нами гетеротрофный пеллофильный комплекс своей деятельностью совершенствует или как биокосное тело. Таким образом здесь, в терминале стока с материка от Эвереста до дна Курило-Камчатской впадины, т. е. в диапазоне около 20 км, в воздухе и под водой с выработкой биокосных тел идет биогеосистемная сукцессия в глубь разломов, которым, как мы отмечали, говоря о гидротермах, не страшен и сам адский огонь подкорковых масс планеты.

Так за счет деятельности обитателей бездны возникают новые экологические ниши, которые вместе с первичными остаются не занятыми с самого образования желобов, особенно на глубине. В связи с этим здесь, как и в Байкале, интенсивно идет процесс их новоосвоения, а следовательно, и новообразования видов. Поэтому здесь также велик процент видов-эндемов, обитающих только в 1—2 желобах. Следовательно, такие узкие закоулки биосферы, как

глубоководные щели, оказываются центрами свободного видообразования. Зададимся вопросом — следует ли захоранивать в этих желобах радиоактивные отходы, о чем часто поговаривают?

Вот теперь, перешагнув через глубоководные желоба, мы можем вступить в настоящий, открытый и вольный океан, свободный от сильных влияний берегов и сам, благодаря своей массивности, оказывающий большое влияние не только на берега, но и на внутренние части континентов.

ОТКРЫТЫЙ ОКЕАН

О нем мы много знаем из его общей характеристики. И все-таки для океана, лежащего вдаль от шельфов, полезно вспомнить, что он безбрежен, огромен и бездонен. Первое определение ясно — конкретное влияние континентальных биогеоценозов здесь уже почти не прослеживается. Огромность срединных областей океана, к тому же в общем и достаточно глубоких, сказывается в том, что местные массы воды уже вследствие своей колоссальности относительно термо- и солестаильны. Бездонность же выражается не «в предельной глубинности», а скорее в том, что при прохождении через все рассмотренные нами горизонты пелагиали плюс еще не менее 4 тыс. м так называемой абиссопелагиали, большинство органических остатков дезинтегрируются настолько, что не преодолевая плотность местных глубинных вод (да еще при t около 4°C), дна не достигают, как бы обрывая связь бентоса с продукционной пелагиалью.

Кажется, что при таких характеристиках открытый океан должен быть на больших горизонтальных пространствах очень однороден, но оказывается, что это относится лишь к его центральным застойным областям — холистазам, которые мы уже упоминали как планетарное явление. Однако между ними бегут широкие реки морских течений.

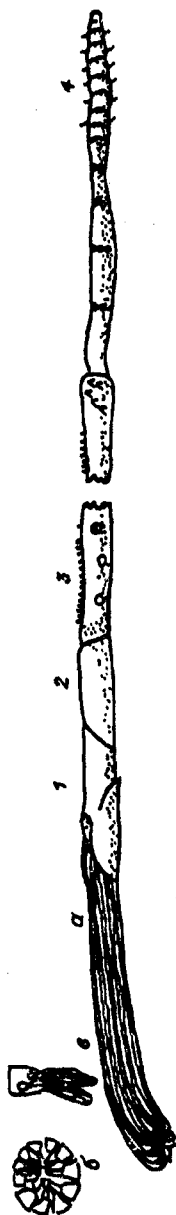


Рис. 85. Бескишечный обитатель терминальных частей подводных илистых катен *Pogonophora* длиной до 1 м и толщиной чуть больше 1 мм.

а — пучок щупалец; 1—3 — сегменты тела с приспособлениями для крепления в трубчатом домике; 4 — особый червеобразный конец тела; б — поперечное сечение пучка щупалец со сплетенными из отростков пиналами; 5 — одна щупальца с пиналами, внутри которых крошечные сосуды, несущие питательные вещества прямо из полости живота во все части тела.

На любой карте полушарий можно видеть, что приэкваториальное течение, разворачиваясь в разных полушариях, по закону Кориолиса, вправо и влево, при некотором участии веток антарктического течения по сути дела заворачивается в кольцо, оставляя в каждом из неполярных океанов две не затронутые ими водные глади, как бы целостные пруды среди океана. Они на Земле могут быть только в трех океанах. Это-то и есть холистические зоны, или **х о л и с т а з ы** (гр. *holos* — целостный и *stasis* — состояние). Подобные образования (водные глади и холистазы) обнаруживаются и в некоторых морях, в том числе в Черном и Каспийском. В морях и тем более в океанах на картах легко обнаружить, что холистазы пелагиали, в основном, приходятся на широкие и симметричные к экватору котловины дна: например, одна из них Северо-Американская, а другая — Бразильская в Атлантике. Острова же здесь крохотны и редки.

Так как с боков холистаз, а часто и под ними проходят ползущие с севера придонные по своему происхождению течения, то водные массы холистаз оказываются заметно ограниченными от остальных течений океана.

Холистазам как огромным сгусткам воды соответствуют и специфические атмосферные образования в областях высокого давления воздуха, входящие в два общих ряда таких атмосферных образований над континентами, точнее над их пустынями. В морских пустынях, как и в континентальных, за счет преобладания прихода воды над ее испарением естественно происходит повышение концентрации солей. Если учесть малое количество дождей над холистазами и естественную слабую населенность их вод, то их правомочно назвать **п у с т ы н я м и м о р я**, или водными секторами пустынных поясов нашей планеты. Не исключено, что расширение опустыненных биогосистем на суше начнет просматриваться и в океанах, как это ни странно может звучать.

Над почти лишенными взвесей и потому синими водами холистаз почти постоянно солнечное небо, к вечеру украшаемое башнеобразными розовыми облаками конвекционного происхождения. Птицы в небе очень редки, хотя альбатросы залетают. Их привлекают обильные здесь летающие над водой рыбы и даже кальмары. Очень быстрое плавание этим животным нужно для отыскания редких скоплений планктона, так как в планктоне водоросли могут в короткий срок, израсходовав местные, не возобновляемые течениями запасы элементов-органогенов, отмирать, губя этим и зоопланктон. Мало, конечно, и обычных рыб, и пелагических моллюсков. Вот почему вышеупомянутые плавучие нектонты так сильно преследуются стремительнейшими хищниками, в том числе тунцами. Вот почему эти нектонты вынуждены взлетать в небо с помощью своих необычайно удлинненных хвостов и плавников, работая ими, даже находясь уже в воздухе.

Очевидно, однако, что течения не только благодатны, но могут служить рассеивателями популяций растений и поэтому там, где течения в холистазах совсем замирают, накапливаются и разрастаются крупные бурые водоросли из рода *Sargassum* с плавательными пу-

зырьками, напоминающими виноград и получившими через это само название (исп. *sargossa* — мелкий виноград). Биомасса этих водорослей составляет около 13 млн т. Естественно, что макрофиты снабжают прокормом и перифитон, и оригинальный местный планктон (до 50 видов) и, наконец, дают пищу и убежища самым различным морским животным вплоть до довольно крупных не плавающих крабов.

В общем, саргассовые скопления, пышные плавающие биоценозы — оазисы океана, использующие как раз его неподвижность. Встречаются подобные образования и в иных морях, например, на северо-востоке Черного моря в скоплениях известного гидрофита зостеры, а также в северо-западной части на площади около 10 тыс. км² встречаются заросли не прикрепленной ко дну красной водоросли филлофоры, образующей 5,5 млн т биомассы. Эти заросли, по аналогии с Саргассовым морем, получили название «Филлофорового моря Зернова» (в честь нашего соотечественника ученого-гидробиолога С. А. Зернова). Здесь есть и опыты поддержания культуры таких макрофитов как места нереста пелагических рыб и интенсивного развития фито- и зоопланктонтов.

Всегда в холистазах, в том числе и под саргассами, разворачиваются обычные по составу, но количественно сильно обедненные горизонты эпи-, мезо-, инфра- и батипелагиали, из которых последней обычно достается минимум содержания кислорода.

Абиссопелагиаль простирается от 2—2,5 до 4 тыс. м. Здесь с самого ее начала биомасса на 2—3 порядка меньше, чем в эпипелагиали и далее она снижается ко дну еще на 1,5—2 порядка (0,01 мг/м³). Это все естественно, так как местные глубоководные аборигены имеют ближайших родственников (и довольно многочисленных), обитающих на мелководьях субарктических и субантарктических вод. И оказывается, что дышать здесь часто легче, чем несколькими километрами ближе к атмосфере. Дело в том, что в штормовых зонах субарктики и субантарктики вода, захватывая много кислорода и охлаждаясь при этом, уходит на большие глубины, а далее в них у дна опять подтекает к экватору и начинает подниматься вверх, конечно, особенно в местах интенсивного испарения воды с поверхности, о чем мы уже упоминали.

Может быть и по этой причине среди различных групп животных даже веслоногие рачки абиссопелагиали совершенно иные, чем в остальных горизонтах пелагиали, не говоря уже и о мелких десятиногих раках, вроде мизид. Роль же активных хищников здесь чаще всего играют так называемые морские стрелки, или щетинкочелюстные отряда *Chaetognatha*, захватывающие добычу крупнее себя, известные с раннего кембрия и в то же время по ряду признаков приближающиеся к хордовым, будучи единственными маневренно-подвижными среди их предков (рис. 86).

Этим завершается куда более протяженный, но и неизмеримо менее богатый жизнью и признаками биогидроценотической деятельности генетический профиль холистатической пелагиали открытого океана.

Бентосный горизонт холистаз океана на глубине 5—6,5 км. Приближаясь к нему через абиссопелагиаль, можно встретить так назы-



Рис. 86. Обитатель глубин пелагиали *Chetognatha*, или морская стрелка.

ваемые гайоты, или подводные горы, возвышающиеся над дном холистаз от нескольких сотен до нескольких тысяч метров. Они представляют по последним данным приподнятость типичной океанической земной коры, а отнюдь не погруженные осколки континентальной, т. е. не остатки материков. Они имеют уплощенные вершины с протяженностью часто во много сотен километров. Показательно, что на достаточно высоких гайотах, т. е. островах относительного мелководья среди просторов больших глубин и в достаточном удалении от склонов материков мы все же находим типичный батимальный бентос. Следовательно, он может образоваться не только за счет скоплений илов с шельфа, но и за счет возникшего здесь посреди моря, но еще не «растаявшего» детридного дождя, идущего даже из относительно бедных жизнью горизонтов пелагиали в холистатических областях. Это показывает, насколько бентос зависит от деяний пелагиали, даже бедной.

Можно подумать, что придонная жизнь на больших глубинах сразу окажется совсем и всюду бедной. Между тем в последнее время поступили сообщения о том, что в некоторых местах, приближаясь ко дну, невозможно его рассмотреть, ибо оно сплошь закрыто рядами придонно-планктонных креветок. Заинтересовавшийся их способом питания будет поражен. Их мохнатые челюсти оказываются сплошь поросшими пучками из бесцветных нитей серобактерий. Таким образом, огород подрастает у них прямо во рту. Но креветки не только его потребители, но и возделыватели. Будучи лишенными глаз, они, однако, быстро плавают и с помощью особых спинных органов чувств все время поддерживают свое тело в одном и том же месте медленной подводной струи с факелом дымообразного флюида, имеющего достаточную для бактерий концентрацию H_2S . Однако струя сильно охлаждается, выходя из гидротерм [Габрук и др., 1992]. Значит, жизнь здесь редет не просто из-за глубины, а из-за ослабления даяний из других, энергетически более насыщенных, горизонтов. В данном случае на смену уже рассеявшей свои идущие сверху благодаяния эпипелагиали приходит фонтанирующий нижний источник, начало которого лежит уже, видимо, под земной корой.

Основная поверхность дна холистаз преимущественно покрыта почти 400-метровым слоем красных глин, в основе состоящих из терригенных частиц, поступивших с суши, но обогащенных железом. Органика в них обнаруживается лишь следовая. Железо же оседает из воды, например, на хорошо сохранившихся здесь зубах третичных акул, которые образуют ядра знаменитых железисто-марганцевых конкреций, запас которых возбуждает инженерную

мысль на конструирование глубоководных бульдозеров. О самовозобновлении же запасов здесь не может быть и речи, так как осаждение железа составляет едва 5—7 мм в тысячи лет. Из остатков современных организмов наиболее заметны кремнистые, например, радиолярии, остальные не достигают основного дна океана, совершенно растворяясь.

Среди бентосных форм встречаются представители всех классов, но разреженно. Все же здесь они обнаруживаются по массе в 650 раз меньшей, чем в батиали. И это на площади, составляющей около 80 % всего морского дна. Бентосная пустыня под пелагическим холистазом составляет около половины поверхности нашей планеты, на которой обитает всего 0,08 % от массы всего бентоса. Именно на этих просторах почти окончательно исчезают биотические плоды энергетического потока солнца, если его не поддерживает местами, как мы видели, Плутон. Это истинное дно биосферы.

МЕЖХОЛИСТАЗНЫЕ ТЕЧЕНИЯ — ЖИВИТЕЛЬНЫЕ РЕКИ, ОБРАЗУЮЩИЕ КАТЕННЫЕ БИОГИДРОСИСТЕМЫ В ПЕЛАГИАЛИ ОКЕАНА

Мы много раз поминали об относительной безжизненности всех застойных глубинных вод океана и поэтому хотим сразу подчеркнуть, что эти воды не бесплодны и даже, наоборот, содержат не востребованное во тьме глубин растениями огромное количество РОВ. Они представляют колоссальный биогенерационный потенциал, как раз и приводимый в движение течениями и бурно оживляющий море, конечно между холистазами.

Здесь взаимодействуют два кольца движения ветров, а с ними и вод: субантарктическое — на восток и приэкваториальное — на запад.

Первое из них вследствие действия сил Кориолиса, как можно видеть на карте, проявляет тенденцию к образованию ответвлений на север к экватору. «Заостренные» южные оконечности континентов, о происхождении которых мы говорили в начале книги, перехватывают и превращают их в мощные холодные береговые течения, идущие вдоль прямолинейных крутых западных берегов континентов к жаркому поясу. Наиболее сильное из них — Перуанское — с глубиной более 200 м, идущее со скоростью около 0,9 км/ч и переносящее более 2 тыс. км³/ч воды. Подчиняясь силам Кориолиса, да и еще и подхватываемое пассатными ветрами*, это течение около 4° ю. ш. круто уходит от берега, превращаясь теперь в бегущее на восток южное пассатное течение, движущееся со скоростями около 3 км/ч при ширине более 1000 км и с переносом около 600 км³/ч.

* Резкость поворота поверхностного слоя объясняется моделью Экмана, по которой столб воды состоит как бы из стекол, легко соскальзывающих относительно друг друга. Причем, чем ближе к ветру, тем более.

ОБРАЗОВАНИЕ АПВЕЛИНГОВЫХ «ВУЛКАНОВ» БИОПРОДУКТИВНОСТИ

В местах начала отхода от континента вод, идущих на север, северо-запад и запад, вместо них поднимаются из глубин около 200 м воды из-под местного термоклина, в условиях еще не глубокого прогрева. Они холодны и бедны кислородом, однако быстро им насыщаются, но зато богаты РОВ, которые имеют предельные для моря концентрации фосфатов и нитратов. Чем быстрее движется верховое течение, тем быстрее и подъем восходящего течения, или апвелинга, доставляющего новые и новые порции органических веществ, жадно поглощаемых водорослями, вначале главным образом мелкорослыми бурыми, а потом и красными, которые способны прокормить массу гетеротрофов. Процессы подъема органических веществ, их использования и прирост биомассы, не говоря о ее передаче по трофической сети, требуют времени, а следовательно, и пространства, по которому расплывается апвелинговая, несомая поверхностным течением, вода. Поэтому апвелинговые мощные биопродукционные зоны могут вытягиваться на 1,5—2 тыс. км, а в ширину иметь до тысячи километров.

Расположение главных и второстепенных апвелинговых зон повышенной биопродуктивности. Расположение апвелингов, как мы видели, обусловленное атмосферными, гео- и гидрофизическими причинами, на земном шаре, в основном, симметрично: два — у западных берегов обеих Америк, у Перу и Чили — 10—16° ю. ш. и у Калифорнии 20—30° с. ш.; у западных берегов Африки — возле Анголы 20—30° ю. ш. и у берегов Мавритании — 20—30° с. ш.; в Индийском океане, где сплошной континентальный берег есть лишь в южном полушарии у берегов Западной Австралии — 25—30° ю. ш. От каждого из них на запад к северу и к югу от экватора поперек всех океанов устремляется 5 мощных течений. На них-то и разворачиваются по мере этих движений плавающие пространственно-временные сукцессионно-водно-катенные серии биогидросистем, на которых собственно и держится как на динамических зонах сгущения жизни вся океаническая мегабиogeосистема.

Прежде чем перейти к ним, отметим, что есть еще и не имеющие таких течений местные апвелинговые очаги, главным образом муссонные, у берегов Австралии и западнее у берегов Индии и Таиланда, а также южных частей Вьетнама и нашего Дальнего Востока. Малые апвелинги бывают над гайотами и на подветренных сторонах островов и некоторых мысов.

Биогидросистемы самого апвелинга как элювиальные, основаны как того же типа биogeосистемы в барьерах поступления с суши на постоянном подходе снизу жизненно важных элементов. Только на этот раз — с водой и не минерализованные, наконец, попадающие в зону первичной фитомассы, а с нею и дефицитного в этой воде кислорода. Наиболее быстро развиваются синезеленые, за ними зеленые, а потом диатомовые водоросли, а также мелкие формы красных и бурых водорослей, крепящиеся на скалистых берегах у уреза воды. Таким путем образуется до 4 г С / (м³ · сут) у северных берегов Африки и 0,5 — возле Перу, что способно обеспечить развитие растительно-

ядного рачкового зоопланктона в необычайно большой для моря пропорции — всего лишь вдвое меньшей биомассой, так как растительный корм развивается вновь и вновь, способствуя бурному формированию надежной пищевой базы. При этом фитомасса остается как бы недоиспользованной и поэтому не удивительно появление здесь масс растительноядных рыб — у Перу стад анчоусов, подобных нашей хамсе. Общая продукция живой массы здесь до 50 т/км², что в 7 раз больше, чем в бывшем самом рыбном море — Азовском и в 100 раз, чем в холитазах океана. В перуанском апвеллинге ежегодно вылавливается до 10 тыс. т рыбы. Этому способствует и малое количество рыб, которые могут заметно снижать численность промысловых.

В связи со сказанным выше создаются идеальные условия для прокормления хамсой птиц, кстати, находящихся на обрывистых берегах отличные убежища для гнездования — чаек-глупышей, пингвинов, альбатросов и др. В сухом климате местных берегов накапливается 55-метровая толща их помета, используемого как лучшее органическое удобрение. Причем огромные запасы помета и ежегодное частичное возобновление этого ресурса позволяют использовать его, не убавляя запасов. Это, пожалуй единственный случай переброски вещества и энергии не с суши в море, как на большей части, а наоборот. На севере тоже есть большие базары рыбоядных птиц, но в этих местах часты дожди, которые тут же возвращают все гуано в море как бы на его самоудобрение.

Интересно, что хозяйство Перу идет по природному пути. Добываемая рыба как пища низкосортна и потому идет на переработку в кормовую муку, на которой дешево выращивают домашнюю птицу, выгодно ее экспортируя. Лов рыбы возможен у самого берега, поэтому флот здесь первый в мире по числу килей, но почти сплошь и рядом каботажный для прибрежного плавания. Можно думать, что и в историческом прошлом было то же, поэтому культура, связанная с дальним мореплаванием, почти не развивалась и дала, по Туру Хейердалу, только бальсовые плоты.

Транзитные биогидросистемы трансокеанических течений уносят из апвеллинговых областей планктон, органогены и холодную воду. Примерно за 3—6 мес своего движения на восток на 700—1500 км вода прогревается, вследствие чего термоклин опускается и емкость эпипелагиали сильно вырастает. За это время отмирают холодолюбивые формы, а на высвободившихся из них органогенах вырастают новые теплолюбивые водоросли и некоторые зоопланктонты и нектонты. Так, например, среди водорослей в рачковом фитофагичном планктоне такие смены очень хорошо прослежены в обстоятельной монографии К. Б. Беклемишева [1969].

Своеобразен и нейстон. Именно здесь в Тихом океане в массе появляются огромные сифонофоры с кожистыми парусами, поставленными так, что завихрения пассатных ветров уводят их в стороны, но возвращают в основное «русло течения» уходящих как на север, так и на юг в потоке приэкваториальных течений.

В наземных транзитных системах почвенные растворы текут, так сказать, омывая в принципе сохраняющиеся на месте элементы био-

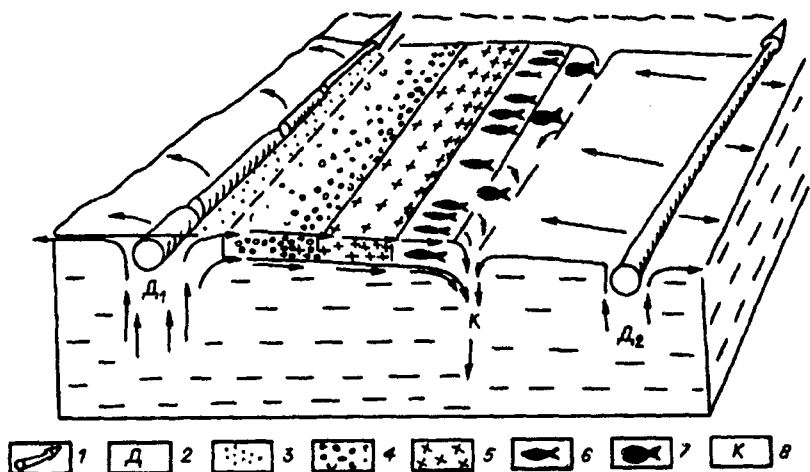


Рис. 87. Схема одной из фланговых катенных биогеосистем пелагиали, возникающих вдоль струй океанических течений и идущих прерывистыми порциями.

1 — струи течения; 2 — зоны подъема и дивергенции вод; 3 — зона, обогащенная элементами-органогенными (N, P, K), поднявшимися и глубинными, отодвигающаяся вбок от струи течения; 4 — то же, но раньше подошедшие к поверхности, заселяемые фитопланктоном, размножение которого поднимает его численность ко времени еще большего отхода от течения; 5 — такая же зона с размножением фитофагических планктонов, подвигаемая к месту встречи с фронтом вод, движущихся от соседней струи; 6 — зона плотоядных рыб; 7 — зона хищных рыб; 8 — линия встречи крыльев двух дивергенций, их конвергенция и погружение.

ты, принося к ним одни и унося другие вещества. Здесь же биота в основном плывет вместе с течением. Но именно она все же и поддерживает сгущение жизни в себе и вот примерно как. Детрит, погружаясь к теперь уже опустившемуся термоклину, перемешивается по горизонтали, но медленнее, чем верхняя часть эпипелагиали. Поэтому он попадает под новые наплывающие воды, отставшие от исходной воды — в начале подъема продуктов переработки его бактериями в виде так называемого морского снега. От него заметно возвращаются уже к относительно начальной части потока. Получается как бы спиральная пространственно-временная траектория дрейфующего круговорота, подобно изображаемой К. В. Жадиным для рек и приведенная нами выше.

Другой важнейший механизм поддержания жизни в океанических течениях был открыт академиком Вениамином Георгиевичем Богоровым (1909—1972) — сподвижником Л. А. Зенкевича по Институту океанологии (рис. 87). Представим себе удаляющееся течение, идущее порциями или зарядами из-за изменения давления воды. Вода, лежащая под течением, как везде богатая N, P, K, вздымается вверх после прохождения такой порции и растекается в стороны, образуя дивергенцию при расхождении течений, составляющую свои фланговые апвеллинги, оживляющие и само течение и особенно его как бы крыловидные фланги; 60—80 сут, в течение которых расправляются в стороны эти крыловидные течения, достаточно, чтобы воды их прогрелись, дали приют планктону и время для индивидуального развития фитофагического зоопланктона. Последний все время сдвигается в

стороны от осевого течения, а на определенном удалении — и от планктоноядных рыб, к тылу которых (к моменту нарастания биомассы рачков рыбы становятся наиболее взрослыми) пристраиваются хищные рыбы — тунцы. Так что по океану, еще более расширяя зону сгущения жизни основного течения, разворачивается и полная трофическая цепь. Ее крылья могут соприкасаться с терминалом крыловой системы соседней струи главного течения. В этом случае происходит **к о н в е р г е н ц и я т е ч е н и й** и погружение вод, обычно гасящее биологическую активность. В итоге, как обычно на суше, здесь зоны сгущения чередуются с зонами разрежения.

В таком виде самоподдерживающиеся сгущения жизни течений подходят к изрезанным и островистым восточным краям заокеанских земель у восточных берегов континентов. Но прежде чем сказать о них, скажем несколько слов о человеке, исторически связанном с трансокеанскими течениями.

Истории известно бурное расселение древних малайцев по островам Индонезии и Меланезии. С этих мест их потомки начали великое плавание на восток, используя внутрипассатные противотечения обильных жизнью вод, особенно у затерянных среди них островов. Их корабли обладали огромной парусистостью, но и устойчивостью, так как имели широкие решетчатые палубы между корпусами и далеко отнесенные плавающие балансиры. На эти палубы грузились семьи, мелкий скот и главное — растения в кадках. Все внимание переселенцев было сосредоточено не на линии горизонта (не в волнах и даже не на часто омываемых тайфунами островах), а в звездном небе. Все это создало у этого народа особый строй истинно океанической и космической цивилизации, так прекрасно описанной в исследовательской книге Те-Ринги-Хиорах «Мореплаватели солнечного восхода», дважды издававшейся в России.

Трансэлювиально-аккумулятивные биогидросистемы течений у восточных краев континентов. Здесь среди островов Микронезии и Полинезии в Тихом океане, Карибского моря и Мексиканского залива в Атлантике, а также островов Индийского океана существует удивительный мир. Среди приливов, островов, впадин, шельфов и донных банок, т. е. большого разнообразия новых потенциальных экологических ниш, богатые жизнью потоки ветвятся, теряя один приносимый живой и отмирающий материал и приобретая другой, будто профильтровываясь через дельты, как в настоящем трансэлювиально-аккумулятивном ландшафте рек. При этом, как и в дельтах, поражают мощные (возникающие в результате сил Кориолиса), в данном случае сильные краевые потоки, далеко расходящиеся к северу и к югу. Например, северотихоокеанское и восточно-австралийское течения.

Биомассы, продуктивность, насыщенность всех генетических горизонтов, в том числе бентических, здесь, конечно, резко возрастают, но главное — это увеличение таксономического разнообразия, которое означает и увеличение форм не только стратегий выживания, но и воздействия на среду. Это в свою очередь увеличивает число экологических ниш, а также и симбиозов разного типа. Главный пример этого, конечно, сооружения коралловых рифов, столь характерных именно для таких районов, о которых можно говорить бесконечно,

адресовав в этом отношении читателя к замечательным книгам А. Лори «Живой океан», Д. В. Наумова с соавторами «Мир кораллов» и др. Мы отметим лишь вот что. Мадрепоровые кораллы — это гигантские колониальные и гетеротрофно-автотрофные симбиотические образования. Рифы на основе биоконцентрации возникают как новая система соприкосновения моря и суши, включая лагуны. Скорости их роста дают им возможность взаимодействовать с тектоническими процессами. Они накапливают огромную энергию, так как все полипы питаются не только анимально, т. е. заглатывая пищу, но еще и впитывая РОВ своими покровами, а также через фотосинтез своих внутриклеточных симбионтов. Риф строится так, что в его внутренней лагуне форсировано идет генерация РОВ как почвенных органических кислот в горизонте А. Эти вещества выходят из устья лагуны и временами обволакивают внешний, наиболее живой край рифа, поддерживая жизнь наиболее молодых полипов, иногда еще не способных заглатывать крупную пищу. Это, а также сложная макро- и микроархитектура коралловой постройки, сооружаемой совместно многими видами, делает весь риф местом прибежища массы разнообразных обитателей и сожителей разного рода.

Коралловые рифы — это не только самые крупные в мире организменные сооружения, сильно превышающие пирамиды и небоскребы, но по сути дела — самоконструируемые, самоподдерживающиеся и долго живущие биогео(гидро)ценотические сооружения огромных возрастов. Это биотехнология биосферного масштаба. И, конечно, коралловые рифы — пример, требующий не только охраны, но и подражания. Меж тем они подвергаются разрушению (даже просто механическому) путем вытеснения многих их строителей, поддерживающих постоянство подвижного равновесия. Так, например, известно, что уничтожение паразитов морской звезды, называемой «терновый венец», привело к гибели коралловых полипов, так как морская звезда, освободившись от пресса паразитов, выкусывает полипов из крепости и вызывает обрушивание постройки. Конечно, если апвеллинги — полюсы океанической биопродуктивности, то коралловые рифы с их окружением — полюсы видового разнообразия и современного видотворчества массы групп организмов морской флоры и фауны.

Каудальные отрезки течений, уходящие к высоким широтам.

Мы уже упоминали их для Тихого океана — восточно-австралийское и северотихоокеанское, являющиеся соответственно продолжением северопассатного, идущего по краю шельфа, в том числе и побережья Японии, а к Аляске — вдоль 40° с. ш. На этом протяжении прослеживаются признаки таких же смен и стечений трофических сетей, как и на крыльях дивергенций по бокам пассатных течений, о которых мы говорили. В северной половине Северотихоокеанского течения добывается около 2/3 различных пелагических рыб и особенно сельдевых, получаемых в этом океане к северу от экватора. Особенно это относится к побережьям Японии, и далее на северо-восток от нее, где, как и на концах крыльев краевых дивергенций, возрастает обилие хищных рыб, особенно тунцов, на которых ставятся многокилометровые переметы с наживкой. В таких условиях не следует удив-

ляться морскому характеру культуры Японии. Несмотря на обилие у этой страны внутренних морей, она оказалась способной оперировать достаточно уверенно в открытом океане.

В Атлантике подобное северное течение выражено еще резче, так как северопассатное течение, пополняемое из южного полушария, оказывается, как в ловушке, в Мексиканском заливе, выкатываясь из него почти водопадом Гольфстрима. Наиболее рыбопродуктивные ситуации, подобные таковым в Японии, здесь складываются на мелководьях Ньюфаундленда и при подходе к северной Евразии, за которой дальнейшей свободе этого течения кладет барьер Северная Земля. В Атлантике южного полушария из-за строения берегов Америки нет аналогов, если не считать района Фолклендских островов.

Вся система течений Атлантики сыграла большую историко-политическую и экономическую роль. Португальцы в XIII в. проникали из своей родины на юг по Канарскому течению с помощью гонящих его ветров. Примером хоровода течений вокруг южной холистазы может служить Фолклендский район. Уже в середине XIII в. они доплыли до островов Зеленого Мыса. Отсюда Васко да Гама в 1497 г. пошел по течению, получившему название Гвинейского, вдоль берегов Африки и через год — до Индии. Пятью годами раньше Колумб догадался в поисках Индии отойти от западных берегов и, встав на ветры северного пассата, прибыл на Кубу. Отсюда нагруженные богатствами испанские каравеллы по Гольфстриму очень экономично шли по ветру назад в Европу, но в конце его, попадая в Североатлантическое течение при соответствующих ветрах, могли легко попадать под бушприты корсаров ее величества королевы Англии. Позже оные стали промыслять и южнее на совершенных крейсерских кораблях типа знаменитой «Золотой Лани», которая, уходя от преследования испанцев под командой прославленного капитана-пирата Дрейка, открыла в проливе его имени широкий проход из Атлантического океана в Тихий.

Течения океанов очень мало касаются наших вод, так как отечество наше, как рядами передовых бастионов, ограждено от океанов морями, заслуживающими особого внимания.

МОРЯ РОССИИ

Моря — это не только краевые части океана, более или менее отделенные от него полуостровами и особенно островами, но и акватории, находящиеся под усиленным влиянием сноса с берегов и из рек. Они также выделяются преобладанием малых глубин, большей частью шельфовых. Все это определяет максимально повышенную биологическую продуктивность и наличие в них, несмотря на их «проточность», особых водных масс, например, «чукотскоморских» и др. Полностью экологическая специфика таких масс проявляется в своеобразии их взаимодействия с океаническими течениями, которые могут меняться и по сезону и даже по погоде. Таким образом, моря — это сложные диссипативные биогидросистемы, с которыми нам лучше ознакомиться после того, как мы уже прошли и через берега, и через океан.

Со стороны океана моря — это, конечно, водные преддверия суши. Наша страна разве только у берегов Южной Камчатки до Курил граничит прямо с океаном, и нет другой страны, столь богатой именно морями. Их у нас 6 североледовитоокеанских, 1 атлантическое, 3 дальневосточных и 3 средиземноморских, из коих ныне Каспийское и Аральское, так сказать, безокеанные.

Все они в далеком прошлом были не только пройдены нашими мореходами, но и досконально изучены, в том числе и экологически. В первую очередь нельзя не сказать о Великой северной экспедиции, состоявшей не только из знаменитого отряда под командованием Витуса Беринга, но и из многих других и продолжавшейся около 10 лет с 1733 по 1743 г., охватив не только Дальний Восток, но и все побережье ледовитых морей от Архангельска до устья Колымы в Восточно-Сибирском море. Как известно из уст самого Петра, дело это было замыслено им еще до войны со шведами и вот теперь, когда он был уже на смертном одре, пришло время, и он лично дал инструкции и команду начинать пеший поход за 10 тыс. верст до Охотска, строя якорные и канатные заводы, исследуя природу и историю Сибири.

Экспедиция эта, нужно сказать, была первой в мире полностью научной. Достаточно вспомнить таких ее биоэкологов, как Георг Вильгельм Стеллер (1709—1746) и Степан Петрович Крашенинников (1711—1755), книги которых издавались неоднократно и на нескольких языках. Много данных о фауне и геологии северных морей принесли экспедиции Прончищева от устья Лены к Таймыру, оставив в устье Хатанги могилу первой полярницы, Татьяны Васильевны Прончищевой, жены командира. Сам Прончищев погиб от цинги, осталась там и могила его двоюродных братьев Харитона и Дмитрия Лаптевых, первый из которых полярной ночью исследовал рельеф и геологию не только берегов, но и внутренних частей Таймыра, возвращаясь уже по Енисею. Шли исследователи с запада.

Позже, в 1830-е годы, сугубо научную и в основном биологическую экспедицию водил к берегам Новой Земли сам К. М. Бэр, работавший затем на Каспии, изучая динамику популяций рыб. Продолжателем рыбного научного дела на том же Каспии, но особенно в Белом и Баренцевом морях стал заведующий кафедрой общей биологии Санкт-Петербургской Медицинской академии Николай Михайлович Книпович (1862—1939), о деятельности которого написана особая книга [Славенатор, 1974]. Он с 1884 по 1934 г. совершил ряд экспедиций на специально оборудованных, но часто еще парусных судах, например, на шхуне «Помор» и организовал Мурманскую биостанцию.

В ходе его работ стала очевидной необходимость изучения кормового и вообще биотического окружения рыб. Группа учеников Н. М. Книповича не стала добиваться отпуска средств на строительство, а в 1921 г. приступила к созданию собственными силами «Плавморина» — плавающего морского института. Своими руками отремонтировали они корабль «Персей», строившийся купцом по фамилии Могучий специально для высокширотных плаваний, над которым поднят флаг с изображением созвездия Персея. Но какая молодежная компания собралась на нем! Студенты, ставшие ведущими

учеными Российской Академии наук. Ихтиолог, сын известного художника Всеволод Апполинариевич Васнецов, создатель отечественной морской биологии Лев Александрович Зенкевич, гидрофизики моря — В. В. Шулейкин и многие другие. Так сразу в прекрасном обществе и в окружении льдов и волн зародилась родная наша морская биогидроценология, теоретически обустроенная благодаря усилиям заведующего кафедрой зоологии беспозвоночных Л. А. Зенкевича, соединившего ее с биогеоценологией В. Н. Сукачева.

Об этом В. А. Васнецовым написана интереснейшая, полная радости и красоты книга «Под звездным флагом Персея» — о море, рыбах и юношах — атлантах науки и природы. Сам «Персей» пал смертью храбрых в первые месяцы войны, став посыльным судном, но его флаг после войны развевался над всеми океанами, в которых шли корабли Российского института океанологии. Слава и его труженикам по части экологической. Под руководством Л. А. Зенкевича и Вениамина Григорьевича Богорова, профессора географического факультета МГУ, в этом институте написаны обобщающие монографии по биологии океана.

Что же касается морей, то здесь мы имеем обстоятельнейшие работы Л. А. Зенкевича [1951, 1963] о каждом море как биогидросистеме.

Все это позволяет нам моря, окружающие нашу страну, окинуть лишь ориентировочным взглядом. Напомним, что их общая площадь равна примерно 10664 км² и составляет около 1/6 от площади суши. Так что территориальные воды России заслуживают с экологической точки зрения такого же внимания, как и суша, тем более что общая масса вод равна 8285300 км³. Вылейся вся вода на эту сушу, она могла бы залить ее сплошь слоем толщиной до 500 м.

Как мы уже говорили, моря — это прежде всего арена взаимодействия их особых морских вод с океаническими. В этом смысле самое океаническое наше море — Баренцево, только через него мы общались в давности, а потом и во время войны, с цивилизованным миром.

Баренцево море по площади в 3,5 раза больше Черного и меньше половины Средиземного. Оно испытывает мощный приток вод Гольфстрима из Норвежского моря, объем которых ежегодно составляет 0,5—0,4 от общего объема Баренцева моря, а температура 4—12 °С. Загороженность Баренцева моря с севера и с востока островами и избыток в нем отмелей приводят к разворачиванию Гольфстрима в веер струй, напоминающий дельту, что по трансэллипсовидно-аккумулятивному режиму создает предпосылку для повышенной биопродуктивности моря, хотя бы потому, что более половины площади дна моря, особенно в его восточной части, шельфового порядка — не более 200 м. Способствует этому и своеобразие собственно баренцевоморских вод, образующихся за счет погружающихся, но остающихся еще заметно теплыми вод Гольфстрима, залегающих на глубине порядка 75 м и перекрываемых холодными северными водами.

Но особенное значение для биодинамики этого известного своей рыбностью моря имеет так называемый п о л я р н ы й ф р о н т в его водах. Это линия стагнации вод арктического бассейна, в общем

идущая с сезонными ундуляциями от юга Шпицбергена к югу Новой Земли. Именно здесь воды, пришедшие из Норвежского моря, наиболее активно погружаются вглубь, унося туда и кислород, и гибнущих южных планктонтов с содержащимися в них органическими веществами, т. е. образуя здесь нечто вроде антиапвеллинга к глубинным баренцевоморским водам. Эти же последние здесь компенсаторно восходят, подобно настоящим апвеллинговым, как бы по стене арктических вод, будучи при этом не совсем холодными. Следуя изгибам фронта, они образуют зоны сгущения жизни, идущие в целом к северу от 70-й параллели с некоторыми поворотами на запад около 75-й параллели. Этих зон две: изогнутая между 31° и 21° в. д. и между 31° и 51° в. д. Есть и третья у берегов п-ова Канин и о-ва Колгуева. Наконец, особый фронт сгущения планктона летом всегда присутствует по кромке сплошных льдов по линии, соединяющей южные окраины местных северных архипелагов, и так бывает почти везде.

При круглосуточном сиянии солнца летом фитопланктонная масса составляет в море в среднем 4 тыс. т/км². На ней хорошо откармливаются местные веслоногие рачки с 90%-м доминированием *Calanus finmarchicus*, который, непрерывно поедая планктон, жиреет. Сюда с запада массами вторгаются и южные формы, интенсивно уничтожаемые уже в самой западной части моря гребневиками. Им помогают оказывающиеся в этих широтах у поверхности морские стрелки (*Chilognatha*), упоминавшиеся нами для глубин Тихого океана.

Зообентос тоже образует скопления при входе в море на мелководьях Шпицбергена. Здесь довольно пышно развит и фитобентос.

Главное — массы зообентоса лежат вдоль всего западного берега Новой Земли, особенно в южной его части и продолжают по направлению к средней части Кольского полуострова севернее п-ова Канин. Масса его здесь на больших площадях — 500 г/м² и более и повсюду до 300 г/м². Естественно, что зообентос пополняет над этими донными сгущениями жизни пелагиаль меропланктоном, тем более что главную его массу (до 12—15 кг/м²) составляют двустворчатые моллюски. Всего же во всем этом море 150 млн т бентонтов.

Естественно, что на всех этих входных и внутрибереговоморских фронтальных зонах сгущения жизни кормится масса рыб, мигрирующих в течение сезона не только на север и юг, но и на глубину на питание бентосом, так что большинство из них — занимающие устойчивое положение в трофических сетях планктобентофаги. Прекрасные условия создаются и для птиц, образующих базары на скалах, однако их помет тут же смыывается с камней дождями, вызывая вторичные всполохи морской жизни с помощью легко высвободившихся в атмосфере N, P, K. Такова, по-видимому, полоса вдоль берегов Новой Земли. В 20-е годы проводился опыт освоения ресурсов гагачьего пуха для костюмов военных летчиков и яиц для диетического питания, вызвавший удивление последовавшим сокращением численности рыб, потому-то солидаризировавшихся с жалобно кричавшими гагами.

В заключение напомним, что Баренцево море было и главным полигоном отечественной биогидросистемной океанологии, начиная со знаменитых экспедиций К. М. Бэра к Северной Земле и уже описан-

ной эпопеи «Персея» до, надеемся, будущих исследований в нашем единственном атлантическом море.

Белое море в 4 раза меньше Черного и в 14 раз — Баренцева и, кажется, могло бы рассматриваться всего как залив последнего, однако все не так просто. И оно тоже заслуживает нескольких строк, тем более что и историческая роль его для русского народа известна чуть ли не больше, чем других морей. Оказывается, что оно довольно изолировано от океанической биоты и от Баренцева моря, так как, по В. В. Шулейкину, усиленные в его горле приливы и отливы у западного, так называемого Летнего берега, в основном, двигают воду назад-вперед и всего на 100 км. Прямой ход воды за счет добавок в море и слива (но еще опресненной воды) наблюдается лишь у так называемого Земного берега в Баренцевом море. Это подтверждается и разрывом ареалов некоторых планктонных рачков. В итоге в нем отсутствуют 125 видов, в том числе 45 видов моллюсков, но есть и арктические изоляты на глубинах, например, офиуры как реликты более холодных эпох. Обнаруживаются и виды (например, плавающая трава *Zostera* и др.), общие с Балтикой и пришедшие сюда некогда через так называемое Иольднеевое море на месте великих озер Карелии, и, наконец, удивительный многощетинковый червь *Scalibregma robusta*, обитающий лишь в Охотском море.

Продуктивность Белого моря в среднем впятеро меньше, чем в Баренцевом, так как будучи хотя и более южным, но изолированным от Гольфстрима, идущего от тропика, Белое море имеет слишком короткое лето, особенно на литорали.

Карское море, несмотря на загороженность островом Новая Земля, все же получает баренцевоморскую воду с соответствующей биотой атлантического типа, но лишь севернее 77° с. ш. и все лишь в полоске 200—250 км шириной. Другое продвижение этих вод, но на еще меньшее расстояние тоже происходит через Печорское море и пролив Карские ворота у юга острова. Наконец, прорыв высокоарктических вод сразу у северной оконечности Новой Земли вместе со своей немногочисленной, но своеобразной биотой как бы проваливается в прибрежный глубоководный желоб (400 м). Здесь повсюду 4/5—3/5 бентоса составляют иглокожие, это самое «ежовое море» в мире. В итоге почти вся акватория Карского моря до северной оконечности п-ова Таймыр с глубинами до 200 м в биогидроценологическом отношении остается в основном под постоянным воздействием стока рек — Оби и Енисея. Все зоны сгущения бентоса и планктона здесь связаны с мореречными водными фронтами, о чем мы уже писали в разделе по Оби.

Моря восточного сектора азиатской Арктики — это особый изолированный мир с суммарной акваторией и объемом воды всех его морей несколько большим, чем всего Баренцева моря. Акватория эта освобождается от сплошных льдов менее чем на трети их площади максимально всего лишь на 1—1,5 мес, но и в такой мере не каждый год. Сюда уже не доходит влияние биоты Атлантического океана, ее элементы более проникают в приполюсное глубоководье. Лишь чуть-чуть проявляется влияние тихоокеанической биоты, но зато вдоль берега от Берингова пролива до самого западного края моря Лаптевых.

В еще большей мере, чем в Белом море, здесь сказывается полное и длительное промерзание литорали. Поэтому несмотря на мелкость этих шельфовых морей (большой частью 40—50 м), бентос получает из пелагиали мало; сам беден и малочислен, то же относится и к планктону. По сравнению с Баренцевым морем число видов полихет — этих главных пахарей шельфа — падает с 200 до 40, число раков-бокоплавов сокращается в 3 раза, брюхоногих моллюсков — почти в 5 раз, а всей донной фауны в 3,5 раза. В планктоне близкая картина — общее сокращение со 180 до 95 видов, особенно у перидиней и кремнежгутиковых с зелеными, число видов которых падает соответственно в 2 и 3 раза. Из-за позднего и неполного схода льда выражена бывает, подчас очень слабо, лишь одна волна планктонной весны и соответственно масса рачков-копепод по сравнению с Баренцевым морем (90 мг/м^3), падает в море Лаптевых до 19, а в Восточно-Сибирское даже всего до 15 мг/м^3 . Только талая полупресная вода у кромки льдов да согревающее натекание речной воды, способной образовывать слой в среднем около 270 мм, несколько смягчает обстановку. Вследствии этого фауна материкового стока распространяется в море Лаптевых всюду почти до его северной границы (около 88° с. ш.), т. е. в полосе более 760 км от берега. Только восточнее устья Колымы, где уже мало многоводных рек, полоса эта сокращается вдвое. В этой полосе всюду уже во внешней половине пресные воды составляют более 50 (70 %), а в средней полосе — около 80 %. Так что поверхности этих морей — скорее разлившиеся реки. Морские же воды сюда почти ниоткуда не подтекают и лишь оттекают к центральной впадине Северного Ледовитого океана. Устойчивый ледовый покров создает определенные преимущества для тюленей, а особенно для моржей, добывающих своими клыками моллюсков, а также для охотящихся на моржей белых медведей, в массе зимующих и размножающихся на о-ве Врангеля.

Своеобразны здесь и береговые процессы, сопровождаемые обвалами ископаемых льдов и вечномерзлых грунтов, подтаиваемых не столько солнцем, сколько тепловатой водой речного происхождения.

Берингово море, как и Баренцево, воспринимает много относительно теплой (зимой до 7° С , а летом и до 15° С при температуре собственных вод моря летом лишь 18° С) океанической воды. По площади оно почти вдвое обширнее Баренцева и в этом отношении больше соответствует комплексу последнего и восточной половины Норвежского моря, особенно промываемой Гольфстримом. То же может быть отнесено и к массе вод этих морских бассейнов, а также и к распределению глубин — примерно на половине их площади они резко увеличены и приближаются к 4000 м.

Отличительная черта Берингова моря в том, что оно заметнее сквозное и ежегодно отдает 20 тыс. км^3 воды через Берингов пролив в Чукотское море, что составляет около половины объема вод последнего.

Что касается теплого океанического потока, входящего в Берингово море из Тихого океана примерно со скоростью $1,5 \text{ км/ч}$, то оно приносит приблизительно $5 \text{ км}^3/\text{с}$ тихоокеанской теплой воды. Этот теплый поток — Аляскинское течение через Североатлантическое и

Курсио является окончанием Северопассатного, совершающего по законам Кориолиса поворот на восток, а потом за счет бифуркации у берегов Северной Америки и вновь на одной стороне на юг, а с другой на север, а далее поворачивает на запад.

Этот своеобразный «Североатлантический Гольфстрим Берингова моря» имеет одну важную особенность. Он входит в него не свободно, а как бы прочесывая через мелкие проливы цепи Алеутских островов, венчающих сплошную и высокую гряду, на которой они стоят. В результате в Берингово море попадает только тонкий пласт теплой воды, заволакивающий сверху холодную массу собственных беринговоморских вод. По мере движения к северным берегам моря в этом слое и горизонте фитали мощностью до 150 м температура снижается даже летом примерно втрое, на мелководной части моря, особенно восточнее 180° в. д., даже в 10 раз, а ближе к Беринговому проливу — в 15.

В связи с этим приплывающие из океана планктонты, например *Calanus cristatus*, *Eucalanus bungii* и другие, к концу градиента сокращают свою массу в 2 раза, а глубже 100 м — в 5 и даже в 10 раз. Погибая, они пополняют запас N, P, K поверхностных вод тем более, что здесь близко расположен резкий термоклин. Благодаря такому новому свойству уже охладившихся вод в узкой прибрежной Чукотско-Камчатской полосе численность планктона вновь возрастает, но уже за счет «беринговодских» обитателей, вновь приближаясь к исходной массе. Это, естественно, проявляется и в мощном развитии бантоса, тем более что здесь, продолжая обволакивать ядро беринговых вод, трансформировавшиеся океанические воды начинают погружаться и по прикамчатскому донному желобу вновь стекать в океан, тая в Беринговом море с его биологически бедным гидроядром. Так под действием океанических вод складывается прибрежная зона сгущения жизни не только планктонная, но и бентосная, достигая средней массы 0,5 кг/м², особенно богатая плоскими морскими ежами — до 2—4 кг/м² и разнообразными водорослями-макрофитами (28 видов зеленых, 47 бурых и 67 красных), а у Командорских островов, там где жили знаменитые стеллеровы коровы (*Hydrodomalis gigai* — последняя убита в 1758 г.) и были целые леса из гигантских (в высоту до 25 м) представителей рода *Alaria* (о которых мы уже упоминали). Они здесь отличаются очень цепкими ризоидами и внутренними водонасосными полостями и держатся на плаву, развивая до 800 кг массы/м². Видимо, именно с подобными водорослевыми дебрями и была связана стеллерова корова, родственная дюгоням и ламантинам, обитателям притропических морей. Стеллерова корова, плавая у самого берега, никогда не погружалась полностью в воду. Возможно, что после истребления мамонтов в палеолите здесь и окрест начала развиваться береговая цивилизация морских народов — предков нынешних алеутов, эскимосов, коряков и чукчей на двух разноматериковых берегах моря, о которой недавно появилась отличная книга И. И. Крупицына [1989]. Эта цивилизация отличалась стационарными поселками под береговым обрывом с использованием, не говоря об одежде, но и для построек кожи и костей. Таковы же и лодки, например, кояки, безопасные при переворачивании. Она унасле-

довала от южных айнов поворотный гарпун, намертво крепящийся в звере, которого преследовали на лине иногда сутками.

Охотское море многим, в том числе и границей с океаном и даже подобием залива Шелехова Чукотского моря, похоже на Берингово, только примерно на четверть меньше его. И лежит оно южнее. Однако в своей структуре оно во многом напоминает Карское. Дело в том, что его чаша (через пролив Бусоль) наполняется холодной северо-тихоокеанической водой из мест, далеких от одноименного теплого течения, уходящего к Америке. Не удивительно поэтому, что в средней части этого холодного моря планктон составляет всего лишь 25 г/м^3 , а бентос едва $1\text{—}10 \text{ г/м}^2$. В составе замечательно преобладание радиолярий и плоских морских ежей. Жизнь на литорали придавлена длительным обмерзанием, однако бентос шельфов в определенных местах обогащен и в первую очередь по двум причинам: на северо-западном берегу моря от Сахалинского залива за счет стока амурских вод (до юго-восточного Сахалина), а вдоль западного берега Камчатки за счет крохотной веточки теплого течения из Атлантики, доходящего даже до залива Шелехова. Здесь в полосах около 120 км шириной биомасса бентоса удерживается на уровне $50\text{—}100 \text{ г/м}^2$ и более, а в холодном заливе Шелехова и до 1000 г/м^2 вследствие слабости местных штормов, что относятся и к северному берегу моря и в обоих случаях связано с потребителями взмученного ила — моллюсками. Это сказывается и на развитии здесь мощных зарослей макрофитов, дающих приют и ряду беспозвоночных. Особенно дремучи заросли бурых водорослей (до $0,8 \text{ кг/м}^2$), под которыми прячутся багрянки ($0,5 \text{ кг/м}^2$). Эти особенности роста водоросли сохраняют даже в супралиторали.

Итак, Охотское море бедно вследствие замкнутости и живет в основном за счет слабых аллохтонных потоков. Оно в стороне от морских торговых путей, но нужно запомнить, что у г. Охотска Россия получила выход к Тихому океану, где В.Беринг выстроил первые свои корабли.

Японское море по всей конфигурации сходно с предыдущими и сообщается с океаном только мелкими проливами, пропускающими лишь теплые воды, да к тому же в основном с юга. Отличие состоит в его повсеместной большой глубине (около 4 км) и крутости склонов. Все это в сочетании с сезонно переменным климатом создает эффект весеннего и осеннего погружения охлажденных вод и, следовательно, аэрации глубин, как и в озерах. Сравним с небольшим процентом кислорода у поверхности и Японского и Охотского морей — $5,69$ и $0,95$ соответственно на глубине 1000 м . Отсюда и обилие планктона — в среднем за год 530 мг/м^3 в слое $0\text{—}50 \text{ м}$ даже на глубине 500 м — 147 мг/м^3 (при большой жирности рачков — до 78%).

При обилии гайтообразных поднятий достаточно обилен и бентос — от 50 до 250 г/м^2 при количестве 150 экз./м^2 . Отсюда его разнообразие и обогащенность южными формами. Особенно развиты макрофиты — до $7\text{—}8 \text{ кг/м}^2$ на глубинах около 1 м . Еще одна особенность Японского моря в том, что теплое течение из Цусимского пролива сразу отжимается к японскому берегу, а вдоль наших берегов держится компенсаторное холодное течение, так что в августе темпе-

ратура воды у Владивостока соответствует таковой у самой северной точки Японии у пролива Лаперуза. Благодаря этому в одном море как бы умещаются, особенно хорошо различаясь у берегов, два моря: собственно Японское (для этой страны считающееся не очень ласковым) и куда более суровое как бы русское, на котором тщением Муравьева-Амурского наш народ закончил свой трудовой поход через континент длиной в 10 тыс. км, если считать, как мы отмечали, от стен Пскова через всю северную Евразию.

Моря, омывающие с юга участки России и ее автономий. Еще в середине третичного периода они представляли широкий залив открытого тогда средиземного океана Тетис и достигали Арала. Позже они стали частично обособляться, но еще в конце третичного периода соединялись с Мировым океаном не только через Гибралтар, Босфор и Керчинский пролив, но и по той полосе, по которой теперь течет р. Маныч и далее по ныне уже давно не текущей р. Узбою.

Это объясняет сходство биоты этих морей, главным образом за счет южных видов, и резко выраженную их индивидуальность, в первую очередь благодаря рекам. Так, если Средиземное море солонее океана (34—39 ‰ против 34,3), то Черное вдвое преснее — 18,6, Каспийское — даже 12,8, а Аральское (до его высыхания) и 10,6 ‰. Причем, Черное море отличается от океана повышенной концентрацией KCl, Каспий — $MgSO_4$, а Арал — NaCl. Понятно, что здесь появляются свои виды, поэтому неудивителен такой ряд биомассы бентоса: океан у Гибралтара — 266 г/м², Средиземное море — 19, Черное — 100—600, Азовское — 745, Северный Каспий — 124, Арал — 27 г/м².

Черное море принимает в себя донный приток соленой воды из Мраморного — 200 км³, что вызывает осолонение глубин уже до 22,1 ‰. Через тот же Босфорский пролив вытекает из него опресненной воды 438 км³/год. Через Керченский пролив имеется подобный же обмен, но меньшего масштаба. Кроме того, реки выбрасывают непосредственно в Черное море 400 км³/год. Так что соленость может часто колебаться в зависимости от регулируемого теперь человеком стока рек, что должно вести к катастрофическому перемещению видов, в том числе и средиземноморских. Так, с усыханием по этой причине Азовского моря в него в массе, забивая сети, всплывают медузы гидроидных полипов из Черного, а в это последнее — гребневики из Средиземного. И те и другие теснят местную биоту. Нужно отметить, что Черное море как малый океан имеет две холистазы и соответственно круговые течения, в которых соленость на 1 ‰ ниже, чем между ними. Они-то и служат механизмом охлаждения и погружения вод с уменьшенным коэффициентом возврата в вышележащие слои, что, по В. А. Водяницкому [1954], создает режим, благоприятный для донных бактерий *Microspira aesturi*, открытых известным микробиологом Б. Исаченко в 1924 г.

Фитопланктон обилен и весной обычно бурно развивается у Керчи (более 260 мг/м³), видимо, используя речные воды Азовского моря, но главным образом между холистазами. Зоопланктон ограничен, лишь постепенно распространяясь в своих миграциях на глубину, где необычайно мало кислорода. Бентос по той же причине впятеро менее

разнообразен, чем в Средиземном море, не распространяется глубже 130—150 м и характерен в основном для правобережья.

Азовское море глубиной лишь кое-где превышает 7 м, поэтому его объем всего 320 км³. Причем это очень проточная масса, так как речной и дождевой притоки составляют около половины этой водной массы, а приток из Черного моря еще 20—30 % и несколько больше обратный отток. Очевидно, что на всю глубину у этого моря была хорошая снабженность кислородом. Масса фитопланктона за счет переноса N, P, K из рек летом более 3 г/м³, а зоопланктона около 1 г/м³, так что пищевая база, создаваемая с запасом для избыточного питания зоопланктонтов благоприятна для всех организмов, а при таких малых глубинах — и для донных. Бентос не богат видами, но обилен: на большей части моря от 200 г/м² до 2 кг/м². Естественно, что Азовское море на единицу площади было самым богатым рыбой с четким смешанным планктонно-бентосным питанием. Валовые уловы были 1,15—2,75 млн ц/год, в том числе судака — 20 %, сельди и др. более 10 % в отдельности. Общая оценка продукции [Паули, 1939; Зенкевич, 1968] показала, что органогены, поступавшие из рек, недоиспользовались водорослями, последние — зоопланктоном, а там рачки и бентос — рыбами. Избыток органогенов вытекал в Черное море, вспомним вспышки развития планктона в нем у Керчи.

Но теперь все в прошлом. Несмотря на эмпирический и математический прогноз Ростовского научного центра Высшей школы, воды Дона и Кубани запружены и разлиты на орошение полей, давшее на черноземах вместо пшеницы рисовые плантации. После чего «руководители» водных проблем недоумевали, куда делась рыба, почему вместо нее в Керченский пролив течет соленое (по сравнению с Азовским) Черное море и идут медузы, а из Босфора — гребневика. Ныне остатки ценозов Азовского моря сохранились лишь в самой головке Таганрогского залива у устья Дона, где тоже начинают погибать под действием несомых им техногенных загрязнителей. Нужен дорогой реанимационный проект, конечно уже без «рисовой каши».

Каспийское море по площади чуть больше Черного, но объем его почти в 7 раз меньше при притоке речных вод 355 км³/год на массу морских вод в 7 раз больше, чем в Черном, так что речная зависимость этого озера-моря очень велика. О биогидросистемных последствиях этого в северном Каспии в связи с дельтой Волги мы уже говорили достаточно.

Крупная холистаза охватывает и средний, достаточно глубокий Каспий до границы с Азербайджаном. Здесь скопления планктона (до 5—10 г/м³) обнаруживаются весной, во всяком случае лишь у берегов, т. е. по краям холистазы. То же очень часто проявляется и в биомассе бентоса, причем здесь его местами даже больше, чем в северном Каспии (до 1000 г/м³ и более против 100—500), но только в полосе едва шире 100 км. В южном Каспии с его особой холистазой распадается и это кольцо. При таком разнообразии условий нужно иметь в виду, что многие рыбы Каспия совершают возрастные и сезонные миграции не только в реки, но и по всей акватории моря, поэтому для поддержания рыбопродуктивности в любом его уголке необходимо сохранение всей системы моря и всех его притоков.

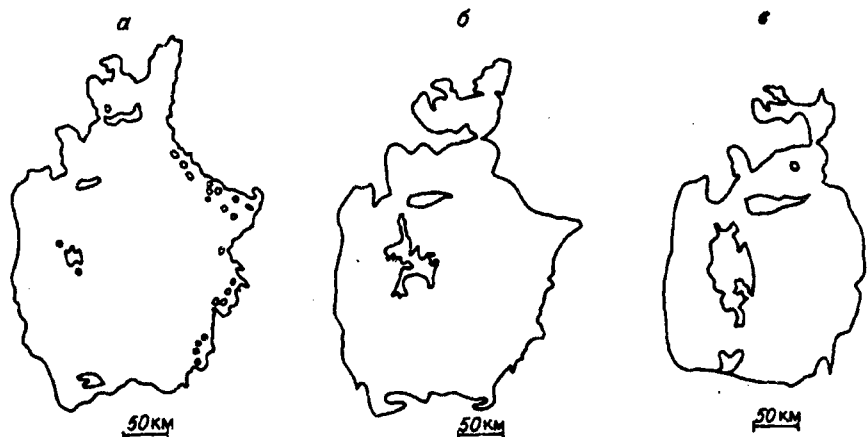


Рис. 88. Изменение очертаний Аральского моря в последнее время вследствие отвода вод верхней Амударьи в Кара-Кумский канал, траты их путем инфильтрации на орошаемых полях окрестных территорий Узбекистана и сброса большой их массы в Саракамышское озеро.

а — до 1940 г.; б — промежуточное состояние; в — август 1991 г.

Аральское море совсем не имеет отношения к России, но нельзя не воскликнуть: «Какое это было море!» Кислородность увеличивалась не к поверхности, а ко дну в связи с мощным развитием на отмелях макрофитов: кладофоры, zostеры, урути и др. Однако главное — постоянное пребывание местных диатомовых фитобентонтов, спасающихся от избытка света и тепла сверху на глубине нескольких метров. Это и создает именно здесь большую кислородность, чем у вод, все время соприкасающихся с воздухом. Зообентос чаще всего $20\text{--}40\text{ г/м}^2$ (в заливах до 100), зоопланктон в среднем $0,5\text{ г/м}^3$ с преобладанием не веслоногих (22 %), а ветвистоусых (61 %) рачков, как в озерах. Остальное — меропланктонные личинки моллюсков. Рыбные запасы Аральского моря были качественно обильны и устойчивы. Но вот что случилось с морем (рис. 88): вода ушла на орошение и, главным образом, на фильтрацию в песок, что легко ликвидируется рачительным трудом. Нужно благодарить общественность, в том числе и научную, в России за то, что она не позволила увести в те же пески воды Сибири путем сооружения того, что называлось «анти-рекой» Иртыша. Да не омрачатся наши реки и моря подобными анти-природными замыслами более никогда!

ПОСЛЕДНИЙ ВЗГЛЯД НА ВСЕ РАССМОТРЕННОЕ

Вот мы проехали всю российскую биogeосистемную «вселенную», пока не успев остановиться на ее интереснейших окраинах, покрытых цветами тундрах и хлеботородных степях со всеми их специфическими бедами. Конечно, в пройденном пути мы следовали круговороту воды: дистиллирующей, но насыщающей органическими и минеральными веществами до сильного ее засоления, т. е. главной траектории химической жизни Земли. Но именно эта вода формировала и ложа и бассейны стока, а также отложения, на которых множилась наземная жизнь и развивались почвы.

Мы хотели бы в заключение напомнить только об одном. Вода, пришедшая от океана, уже в воздухе перехватывается и распределяется многоканально. Почти только по корням, сочась через подстилку, допускается она в материнскую горную породу, превращая ее в почву и всюду, даже под почвой, ее капельки как бы из ладошки в ладошку передаются от организма к организму. Можно даже сказать, что все остальное — это только водяные мостики между ними. То же относится и к водоемам, столь зримо насыщенным жизнью, особенно если учитывать действие биофильтрации. Даже процессы обращения минеральной взвеси на дне в осадочные горные породы почти всюду даже на рекордных глубинах или в гидротермах многократно контролируются и буквально перелопачиваются роющими формами. Великие планетарные процессы массо- и энергообмена в такой географической оболочке, в которой мы живем, всюду идут только и без исключений из рук в руки огромного разнообразия и обилия существ, а там, где им невозможно дотянуться друг до друга, системы начинают давать сбои и разваливаться на каждом шагу этих обменов. Свят всякий, даже не видимый труженик или «атлант», поддерживающий небо негэнтропии над Россией и точно так же над всеми другими частями мира. Для конкретного понимания этого в иных местах необходимы лишь некоторые коэффициенты, которые найдутся во всех частных науках — физико-географических и биологических и уж, конечно, самое главное — в почвоведении, касающемся самого естественного трудового участия в миссии упомянутых атлантов.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Аболин Р. И. Опыт эпигенологической классификации болот // Болотоведение.— 1914.— № 3— С. 74—92.
- Александров В. А. Этнография русского крестьянства Сибири XVII—XIX вв.— М.: Наука, 1981.— 268 с.
- Алисов Б. Л. Климаты СССР.— М.: Географгиз, 1956.— 127 с.
- Алисов Б. Л., Дроздов В. А., Рубинштейн Б. С. Курс климатологии.— Л.: Учпедгиз, 1952.— Ч. 1/2.— 420 с.
- Атланин О. Н. Влияние дождевых червей на агроценозы.— Вильнюс: Монскас, 1990.— 154 с.
- Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв.— М.: Изд-во МГУ, 1989.— 333 с.
- Беклемишев В. Н. Учебник медицинской энтомологии.— М.: Медгиз, 1949.— 329 с.
- Беклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали.— М.: Наука, 1969.— 297 с.
- Белопольский Л. О., Шутов В. П. Птицы морей и океанов.— М.: Наука, 1980.— 183 с.
- Берг Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей // Тр. ин-та географии.— Пг, 1922.— Т. 1.— 280 с.
- Берг Л. С. Основы климатологии. Изд-е 2-е.— Л.: Учпедгиз, 1938.— 453 с.
- Березина Н. А. Гидробиология.— М.: Высш. шк., 1963.— 432 с.
- Биология океана.— М.: Наука, 1977.— 396 с.
- Блютген И. География климатов.— М.: Прогресс, 1972.— Т. 1.— 426 с.
- Будыко М. И. Климат и жизнь.— Л.: Гидрометеиздат, 1971.— 470 с.
- Будыко М. И. Глобальная экология.— М.: Мысль, 1977.— 327 с.
- Булак В. В. Род *Ното*, его возникновение и последующая эволюция.— М.: Наука, 1980.— 327 с.
- Васнецов В. А. Под звездным флагом Персея.— Л.: Гидрометеиздат, 1974.— 280 с.
- Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Водоросли. Справочник.— Киев: Наук. думка, 1989.— 603 с.
- Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Функционирование планктонных сообществ в эпипелагиали океанов.— М.: Наука, 1987.— 240 с.
- Владышевский Д. В. Эволюция лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоцено-тическое значение).— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980.— 263 с.
- Воейков А. И. Климат Земного шара в особенности России.— СПб., 1884.— 640 с.
- Воронцов А. И. Лесная энтомология.— М.: Высш. шк., 1982.— 384 с.
- Гебрук А. В., Пименов М. В., Савичев В. В. Бактериальный огород на ротовых оконеч-ностях креветок // Природа.— 1992.— № 8.— С. 37—39.
- Гембель А. В. Общая география мирового океана.— М.: Высш. шк., 1979.— 212 с.
- Генусов Н. И., Сагалаев А. М., Соловьев А. И. Легенды и были таежного края.— Но-восибирск: Кн. изд-во, 1989.— 174 с.
- Герасимов И. П. Современные представления о возрасте почв // Избранные труды. Эволюция дифференциации природы Земли.— М.: Наука, 1990.— С. 293—310.
- Гиляров А. М. Динамика и численность пресноводных планктонных ракообразных.— М.: Наука, 1982.— 190 с.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насе-комых.— М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1949.— 229 с.
- Гиляров М. С. Закономерности изменений морфологических и физиологических особенностей членистоногих при переходе к наземному образу жизни // Вopr. морфологии и филогении беспозвоночных.— М.: Наука, 1959.— С. 118—132.

- Гиляров М. С. Беспозвоночные животные и лесные биогеоценозы // Лесоведение.— 1967.— № 2.— С. 27—36.
- Глазовская М. А. Геохимия природных и технических ландшафтов СССР.— М.: Высш. шк., 1988.— 356 с.
- Голубец М. А. Системный подход к познанию сущности деструктивных процессов в биогеоценозе // Разложение растительных остатков в почве.— М.: Наука, 1985.— С. 12—24.
- Горленко А. М., Дубинин М. А., Кузнецов С. И. Экология водных микроорганизмов.— М.: Наука, 1977.— 298 с.
- Григорьев А. А., Будыко М. И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР.— 1956.— Т. 110, № 1.— С. 24—36.
- Григорьев А. А., Будыко М. И. Классификация климатов СССР // Докл. АН СССР, Сер. геогр.— 1959.— № 3.— С. 171—176.
- Гросвальд М. Г. Последнее великое оледенение территории СССР.— М.: Знание, 1989.— 48 с.
- Гусев М. В., Минеева Л. А. Микробиология.— М.: Изд-во МГУ, 1992.— 447 с.
- Дажо Р. Основы экологии.— М.: Прогресс, 1975.— 412 с.
- Докучаев В. В. К учению о зонах природы // Избранные соч.— М.: Сельхозгиз, 1949.— Т. 3.— С. 317—330.
- Дроздов В. А., Васильев В. А., Кобышева Н. В. Климатология.— Л.: Гидрометеиздат, 1989.— 556 с.
- Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза. Комаровские чтения.— М.: Наука, 1969.— 54 с.
- Елина Г. А. Многоликие болота.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1990.— 190 с.
- Жизнь животных/Под ред. В. Е. Соколова.— М.: Просвещение, 1989.— Т. 7.— 558 с.
- Заика В. Е. Симбиоз водных животных с водорослями.— Киев: Наук. думка, 1991.— 141 с.
- Зайцев Ю. П. Жизнь морской поверхности.— Киев: Наук. думка, 1974.— 109 с.
- Зеленин Д. К. Восточнославянская этнография.— М.: Наука, 1991.— 507 с.
- Зенкевич Л. А. Моря СССР, их флора и фауна.— М.: Изд-во АН СССР, 1951.— 366 с.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР.— М.: Изд-во АН СССР, 1963.— 738 с.
- Зенкевич Л. А. Избранные труды.— М.: Наука, 1977.— Т. 1, 2.— 670 с.
- Казарян В. О. Физиологические аспекты эволюции от деревьев к травам.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1990.— 348 с.
- Казначеев В. П. Феномен человека: космические и земные истоки.— Новосибирск: Кн. изд-во, 1991.— 124 с.
- Карпачевский О. Л. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе.— М.: Изд-во МГУ, 1977.— 312 с.
- Карпачевский Л. О. Лес и лесные почвы.— М.: Лесн. пром-сть, 1981.— 262 с.
- Китаев-Смык В. А. Стресс и психологическая экология // Природа.— 1989.— № 7.— С. 98—105.
- Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон.— М.: Наука, 1984.— 207 с.
- Ковда В. А., Розанов Б. Г. Почвоведение.— М.: Высш. шк., 1988.— Ч. 1.— 400 с.; Ч. 2.— 368 с.
- Константинов В. С. Общая гидробиология.— М.: Высш. шк., 1979.— 480 с.
- Крумбигель Л., Вальтер Х. Ископаемые.— М.: Мир, 1980.— 333 с.
- Крупницына И. И. Арктическая этноэкология.— М., 1989.— 280 с.
- Крылов А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984.— 181 с.
- Куценогий К. П. Экспериментальные и теоретические исследования распределения и осаднения аэрозолей на растениях и почвах // Поведение пестицидов и химикатов в окружающей среде.— Л.: Гидрометеиздат.— 1991.— С. 53—71.
- Линник Ю. В. Книга природы.— Петрозаводск: Кн. изд-во, 1978.— 350 с.
- Линник Ю. В. Северный солнцеворот.— Петрозаводск: Кн. изд-во, 1982.— 96 с.
- Маргелис Л. Роль симбиогенеза в происхождении и эволюции клетки.— М.: Мир, 1983.— 350 с.
- Микрофлора почв северной и средней части СССР/Под ред. Е. Н. Мишустина.— М., 1965.— 263 с.
- Миненко Н. А. По старому московскому тракту.— Новосибирск: Кн. изд-во, 1990.— 81 с.

- Михайлов В. Н., Добровольский А. Д. Общая гидрология.— М.: Высш. шк., 1991.— 368 с.
- Михеев А. И. Биология птиц.— М.: Учпедгиз, 1960.— 180 с.
- Наумов Н. П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии.— 1979.— Т. 34, № 6.— С. 111—118.
- Народы Сибири // Серия «Народы мира. Этнографические очерки».— М.: Изд-во АН СССР, 1956.— 1084 с.
- Никаноров А. М. Гидрохимия.— М.: Гидрометеиздат, 1989.— 350 с.
- Никитин Д. И., Никитин Э. С. Процессы самоочищения окружающей среды и бактерий.— М.: Наука, 1978.— 204 с.
- Овчинников А. М. Общая гидрогеология.— М.: Гостеолтехиздат, 1955.— 383 с.
- Перельман А. И. Геохимия ландшафта.— М.: Географгиз, 1961.— 490 с.
- Перельман А. И. Геохимия эпигенетических процессов.— М.: Недра, 1968.— 265 с.
- Перельман А. И. Геохимия элементов в зоне гипергенеза.— М.: Недра, 1972.— 140 с.
- Перельман А. И. Биокосные системы Земли.— М.: Наука, 1977.— 159 с.
- Перельман А. И. Геохимия.— М.: Высш. шк., 1979.— 422 с.
- Перельман А. И. Геохимия природных вод.— М.: Наука, 1982.— 150 с.
- Перес Ж. М. Жизнь в океане.— М.: Гидрометеиздат. Моск. отд-ние, 1969.— 288 с.
- Пиннекер Е. В. Подземная гидросфера.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984.— 156 с.
- Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ.— М.: Наука, 1979.— 372 с.
- Пришвин М. М. Кладовая солнца // Весна света.— М., 1965.— С. 157—176.
- Пьявченко Н. И. Лесное болотоведение.— М.: Изд-во АН СССР, 1963.— 212 с.
- Пьявченко Н. И. О продуктивности болот Западной Сибири // Растительные ресурсы.— 1967.— № 4.— С. 521—632.
- Пьявченко Н. И. Потоки вещества и энергии в болотных биогеоценозах // Чтения памяти академика В. Н. Сукачева. Обменные процессы в биогеоценозах.— М.: Наука, 1984.— С. 5—31.
- Рафес П. И. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе // Исследования по защите леса.— М.: Наука, 1964.— С. 32—53.
- Рачкова Т. Н. Цианобактерии в планктоне Черного моря // Журн. общ. биологии.— 1988.— Т. 49, № 1.— С. 58—68.
- Рожков А. С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним.— М.: Наука, 1965.— 282 с.
- Рубцов Л. И. Деревья и кустарники в ландшафте и архитектуре.— Киев: Наук. думка, 1977.— 140 с.
- Русские. Историко-этнографический атлас.— М.: Наука, 1967.— 357 с.
- Самойлов И. В. Устья рек.— М.: Географгиз, 1952.— 525 с.
- Сафьянов Г. А. Эстуарии.— М.: Мысль, 1967.— 188 с.
- Седов В. О. Восточные славяне VI—XIII веков.— М.: Наука, 1980.— 327 с.
- Сент-Экзюпери А. де. Избранное.— М., 1964.— 275 с.
- Сидорович Е. А., Мотыль И. М., Бусько Е. Г. Функционирование лесных фитоценозов в условиях антропогенных нагрузок.— Минск: Изд-во АН БССР, 1989.— 36 с.
- Скрынников Р. Г. Сибирские экспедиции Ермака.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982.— 317 с.
- Стебаев И. В., Бугров В. В., Высоцкая Л. В. Анализ филогенетических отношений короткоусых прямокрылых фауны СССР на основе синтеза цитогенетических, таксономических и экологических данных // Журн. общ. биологии.— 1984.— Т. 12, вып. 6.— С. 456—471.
- Стебаева С. К. Формирование мозаичности структуры населения почвообитающих микроартропод на разных этапах развития насаждений // Роль животных в функционировании экосистем.— М.: Наука, 1975.— С. 189—191.
- Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов.— М.: Наука, 1980.— 243 с.
- Стриганова Б. Р., Захаров А. А., Бызова Ю. Б. и др. Почвенные беспозвоночные рекреационных ельников.— М.: Наука, 1990.— 227 с.
- Сукачев В. Н. Болота, их образование, развитие и свойства.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1926.— 126 с.
- Сукачев В. Н., Дылис Н. В. и др. Основы лесной биогеоценологии.— М.: Наука, 1964.— 574 с.
- Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964.— 253 с.

- Формозов А. Н. Звери и птицы и их связь со средой обитания.— М.: Наука, 1976.— 310 с.
- Формозов А. Н., Осмоловская В. И., Благосклонов К. П. Птицы и вредители леса.— М.: МОИП, 1950.— 181 с.
- Хортон Р. Е. Эрозионное развитие рек и водосборных бассейнов.— М.: Изд-во иностр. лит., 1948.— 158 с.
- Хаусман К. Протозоология.— М.: Мир, 1988.— 334 с.
- Чебоксаров Н. П., Чебоксарова И. А. Народы, расы, культуры.— М.: Наука, 1985.— 270 с.
- Швец В. М. Органические вещества природных вод.— М.: Недра,— 120 с.
- Шевырев И. Я. Загадки короедов.— М.: Лесн. пром-сть, 1969.— 93 с.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных.— М.: Изд-во МГУ, 1977.— 261 с.
- Шипунов В. П. Морские птицы и биологическая структура океана // Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды.— М.: Наука, 1970.— С. 194—209.
- Шлегель Г. Общая микробиология.— М.: Мир, 1987.— 566 с.
- Christian J. The adreno-pytnitares sistem and population cycles in mammals // J. Mammal.— 1950.— Vol. 31, № 3.— P. 82—97.
- Christian J. Endocrine adaptive mechanismus and the physiologie regulation of population arowt // Physiological mammology.— V1. Mammalion populations.— N. Y.; L., 1963.
- Ficher, Petersen. The world of birds.— L.: Mc Donald.— 1964.— 232 p.
- Selye H. Effect of adaptation to varions damasing agent on the female cex organs in the raf // Endocrinology.— 1939.— Vol. 25. № 4.— P. 25—52.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Александр Иванович Воейков (1842—1916) сын героя 1812 г. Учился в Москве и Германии, с 1870 г. — секретарь метеорологической комиссии Императорского Географического общества. Во времена В. В. Докучаева профессор Петербургского университета. Его тоненькую книжечку о глобальной циркуляции атмосферы [1874] цитируют все, а великий немецкий географ и создатель учения о ландшафтах К. Гетнер в 1930 г. называет прочтение ее для себя великим счастьем. Интересно, что свои тысячекilометровые путешествия по Северной, Центральной и Южной Америке, Индии, Японии и Кавказу он совершает уже после ее написания, лишь совершенствуя свою теорию. Много сделал он для агрооценок климата России, в том числе и для поиска места акклиматизации новых культур, например, чая.

² Старейший и умудреннейший опытом лесной энтомолог Сибири Николай Григорьевич Коломиец, заслуженный деятель науки, профессор. Специалист по сибирскому шелкопряду. В 1964 г. получает ученую степень доктора биологических наук по книге «Паразиты и хищники сибирского шелкопряда». Он автор более 150 научных публикаций, среди которых в 1985 г. выходит в свет его книга (в соавторстве) «Чешуекрылые — вредители березовых лесов».

³ Видимо, здесь сказывается и ненормальность условий физического развития и нарушения сигнальной наследственности [Лобашов, 1968], как и всего сигнального поля [Наумов, 1973]. Судя по всему, соответствующее сигнальное поле существует и между матерью и младенцем, ибо известно, что чем чаще мать его (особенно, если он недоношенный) кормит сама, тем быстрее он растет, и даже между ней и плодом, ибо каждому нужен ее успокаивающий голос (по-видимому, не крики) [Китаев-Смык, 1983, 1989]. Важна и такая мысль, высказанная В. А. Китаевым-Смыком: человечество не может далеко оторваться от естественной, первозданной природы, в лоне которой оно возникло и существовало тысячелетия.

⁴ И. П. Герасимов [1990] справедливо обращает внимание на то, что образование «двулучности профиля» имеет давние корни в «декальцинации и декольматации» в свежих ледниковых отложениях, о которых мы говорили.

⁵ Напомним, что еще Аристотель называл дождевых червей «кишками земли» и что им, как интереснейшим тварям, по-разному реагировавшим в его опытах на звуки рояля, и особенно как творцам почв очень большое внимание уделял Ч. Дарвин. Кстати, первая его публикация в 1837 г. была посвящена дождевым червям и на закате своей жизни он вновь публикует работу о червях [1881]. Она оказалась последней. В отечественной литературе им посвящена обстоятельная монография Т. С. Перель [1979] (продолжавшей дело своего учителя И. И. Малевича), посвященная организации и расселению червей в СССР, и литовской исследовательницы О. П. Атлавините [1990] о почвообразовательной деятельности червей в лесах. И все же нужно сказать, что несмотря на давнее и блестящее начало развития последнего аспекта и на важное их значение как биоиндикаторов загрязнения, они у нас исследованы еще мало.

⁶ Интересно, что М. С. Гиляровым в подстилке дубрав обнаружены особые виды, даже группы обычно водообитающих личинок ручейников (Trichoptera). В целом же для высших насекомых такая оценка требует обстоятельных обоснований, которым здесь не место. Суть их в том, что в каждом из отрядов насекомых в лесах преобладают как раз недалеко ушедшие по пути дезэмбрионизации, следовательно, именно эволюционно молодые насельники суши, правда, уже сделавшие в этом направлении самый важный шаг. Такое мнение в общем совпадает с заключением на этот счет М. С. Гилярова [1949, 1959, 1967].

⁷ На таких водах под Петрозаводском вылечился от сердечных болей 53-летний крестьянин Иван Ребоев и доложил об этом царю. Петр Великий основал здесь первый в России курорт «Марциальные воды», дававшие людям силу Марса, действующий и ныне. В Петрозаводске уже с 1703 г. из болотных руд отливались корабельные пушки, так что первый балтийский флот, выстроенный на Онежском озере и посуху переведенный по так называемой Осударевой дороге к Финскому заливу, к недоумению и

конфузии шведов появился — так сразу с победоносной артиллерией. Такова историческая роль этого биогеоценоза.

⁸ Широко распространено мнение, что славяне, во всяком случае восточные, вышли с берегов Дуная-батушки (отчего и созвучное название Волга-матушка). Меж тем по археологическим данным это относимо лишь к славянам Южного Буга и среднего Днепра, которые связаны с так называемой культурой пражско-пенсковской керамики начала первого тысячелетия, сопровождавшейся своеобразием украшений (в том числе пряжек). Кстати, создатели этой культуры несли отчасти антропологические черты иранского типа. Славяне, расселившиеся севернее первичных балтов, были выходцами из северной части ареала так называемой пражско-корчаковской керамики и несли северные антропологические черты. То же, в общем, относимо и к основоположникам белорусов (XI в. после Р.Х.) дерговичам (белорусск. *дергва* — болото). Мысль о двух параллельных потоках расселения восточных славян и этнографически, и лингвистически хорошо подтверждается, эти подходы дополняют друг друга.

⁹ Известняки этих мест обладают особой пористостью, облегчающей их обработку, но не способствующей их разрушению при колебаниях температуры и влажности. Особенно знаменит известняк из подмосковного Мячского карьера.

¹⁰ Александр Николаевич Энгельгардт (1828—1893) — русский ученый, агрохимик, талантливый публицист, уроженец старинного рода русских дворян Смоленской губернии. После окончания артиллерийского училища в течение нескольких лет работал в Санкт-Петербургском арсенале, где руководил химической лабораторией; в то же время он получил возможность под руководством Н. Н. Зинина заняться любимой наукой — химией — и впервые выполнил ряд оригинальных исследований, которые дали ему возможность войти в круг известных русских химиков. В одной из записок группы академиков А. Н. Энгельгардт был поставлен в ряд с такими светилами химической науки, как Д. И. Менделеев, Н. Н. Бекетов, А. П. Бородин. В 1870 г. ему присваивают ученую степень доктора наук. Он подготовил ряд учеников, среди которых и П. А. Костычев. После ряда арестов за участие в тайных обществах А. Н. Энгельгардт был Высочайшим повелением отстранен от профессорской работы и вынужден был выехать в свое имение — деревню Батищево, где занялся всерьез сельскохозяйственной практикой и поставил ее на научную основу. Известен широко читающей публике по своим письмам «Из деревни», опубликованным по предложению русского писателя-сатирика М. Е. Салтыкова. В письмах «Из деревни» он изобразил быт и современное положение сельского мужика, изменения в крестьянском и помещичьем хозяйстве после реформы 1861 г., а также основы научного пользования землей.

¹¹ Андрей Тимофеевич Болотов (1738—1833) превратил свое имение в Тульской губернии в опытную станцию. Отмеченная его работа «О разделении полей» [1771] касается вообще устройства всего лесосельскохозяйственного ландшафта и лесопользования. Разработал общую систему отражения сорняков в 1780 г. и на 70 лет раньше, чем Ю. Либих сформулировал теорию минерального питания растений. В 1780—1789 гг. издал многотомный «Экономический магазин» — русскую сельскохозяйственную энциклопедию. Вся его система земледелия является для лесной зоны таким же доселе недостижимым образцом, как Каменная степь В. В. Докучаева.

¹² В середине прошлого века появилось и свое исследовательское сельскохозяйственное учреждение, созданное казаками Иртышского войска в Омске при школе есаулов, которая воспитала выдающегося исследователя и просветителя Сибири, продолжателя дела Пржевальского в Центральной Азии, члена королевского географического общества Англии, профессора Томского университета, идеолога автономии Сибири Григория Николаевича Потанина (1835—1920), а также первого казахского ученого-географа и этнографа полковника Чокана Валиханова. В 1920-е годы эта станция являлась базой так называемой «СИБАК-И», построенной по инициативе первой сибирской академии сельскохозяйственных наук.

¹³ В классификациях природных вод по минерализации разные авторы расходятся в определении численных границ между этими видами; мы приводим градацию, наиболее распространенную в настоящее время. Содержание суммы солей выражено в тысячных долях, т. е. в г/л; эта единица получила название промилле и обозначается ‰.

¹⁴ Обращение с этими водами требовало столь высокой квалификации, что еще в 1896 г. местным земством была учреждена первая в мире штатная должность гидрогеолога. На эту должность был приглашен одесский профессор Николай Александрович Головкинский (1834—1897), который, кстати сказать, основал в Алуште так называемый профессорский (псэ же рабочий) «уголок» и которому за его заслуги перед людьми и природой Крыма в 1900 г. там сооружен памятник. В основу памятника положены каменные глыбы, присланные сюда из своих стран участниками Международного геологического конгресса, в котором принять участие Николай Александрович уже не смог.

¹⁵ Существуют еще верховодки, почти или совсем подпирющие почву и опирающиеся на линзы полупроницаемых отложений в коре выветривания. Они тоже требуют охраны, тем более, что при попытке эксплуатации верховодка быстро погибает сама и губит как бы привыкшие к ней растения.

¹⁶ Например, мух и их личинок стоит разводить в инкубаторах зимой, когда первые не могут разлететься, а вторые могут быть впрок легко заморожены в воде и сохранены под укрытием. Летом же льдинки с личинками пускают плавать в пруд. Здесь при медленном таянии они опускаются по одной ко дну и потому все поедаются рыбами.

¹⁷ Точнее закон К. М. Бэра гласит, что в ходе индивидуального развития особи вначале формируются признаки типа (например, позвоночных вообще), затем класса (например, млекопитающих) и, наконец, рода (например, человека). Только позже в работах К. Мюллера и Э. Геккеля он был сформулирован как основной биогенетический закон.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Планетарные зоны природы и место среди них наших земель	—
Гидротермическая зональность и циркуляция воздуха и вод всей планеты	4
Модель тепловой машины первого рода	—
Модель тепловой машины второго рода (по В. В. Шулейкину) и общая циркуляция атмосферы	6
Мегарельеф Земли и меридиональные секторы природы	8
Познание климатических районов и биogeосистемы	9
 ЛЕСНЫЕ БИОГЕОСИСТЕМЫ	
Значение лесов	12
Лесные биogeосистемы и их своеобразие, отражающееся в биомассовых и энергетических моделях	17
Особый гидротермический и химический режим воздушной массы и почвенных вод вокруг леса и особенно внутри него	20
Какие бывают леса на свете и какова их доля	24
Генетические горизонты леса, популяционно-трофические и почвообразовательные процессы в лесу	26
Горизонт надлесного воздуха	31
Фотосинтезирующий горизонт крон и древостоя	32
Горизонт подлеска	61
Горизонт, образуемый припочвенной растительностью	65
Подстилка как прослойка между воздушным и почвенным горизонтами биogeоценоза	72
Генетические горизонты лесных почв	77
Общие особенности горизонтальной дифференциации лесного биogeоценоза	87
Ячеистая и куртинная биogeоценозическая структура леса	—
Стоково-геохимическая катенная структура лесных биogeоценозов	91
Климат леса и его особая судьба	102
Жизнь человека в лесах и среди лесов нашего отечества	103
Региональные особенности лесных биogeосистем Белой и Великой России	114
Беларусь и европейская Россия	116
Западная Сибирь	120
Средняя и Восточная Сибирь	124
Дальний Восток	128
 ВОДА, ГИДРОСФЕРА, БИОГИДРОЦЕНОЗЫ	131
Волшебные свойства воды	132
Водные массы планеты	136
Подземные воды	139
Поверхностные воды	149
Химический состав поверхностных пресных вод	150
Специфика условий жизни в воде и приспособления организмов к ним	154
Биogeоценозические модели озерных биогидроценозов	164
Особенности биомассово-продукционных моделей озер	165
Вертикальная генетико-горизонтная (ярусная) модель биогидроценоза применительно к озеру	170
Лики озер	199
«Биотическая горячка» антропогенной эвтрофикации озер	204

Реки.....	209
Питание рек	211
Биогидро(гео)ценотические модели рек	213
Сезонные процессы в реках.....	225
Продольный профиль реки.....	226
Загрязнение рек	232
Водохранилища.....	234
Нижнее течение и устья рек	241
Биогидросистемные портреты некоторых рек	249
Своеобразие биогидро- и нарождающихся биогеосистем в зоне сгушения жизни по берегам моря.....	256
Океан и моря.....	272
Химический состав океанических и морских вод.....	273
Материковые отмели, или шельфы	278
Генетические горизонты и другие биогеоценотические особенности шельфов.....	279
Эуфотический горизонт.....	283
Бентос шельфов.....	296
Животные и бактериальные компоненты макрофитных биогеоценозов...	300
Материковый склон, или цоколь шельфа, и его подножие	309
Терминальные биогеосистемы глубочайших разломов и желобов дна океана (до 1100 м).....	315
Открытый океан	317
Океан в холистазах	318
Межхолистазные течения — живительные реки, образующие катенные биогидросистемы в пелагиали океана.....	321
Образование апвеллинговых «вулканов» биопродуктивности.....	322
Моря России.....	327
ПОСЛЕДНИЙ ВЗГЛЯД НА ВСЕ РАССМОТРЕННОЕ.....	338
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	339
ПРИМЕЧАНИЯ.....	343

Научное издание

Стебаев Игорь Васильевич
Пивоварова Жанна Филипповна
Смоляков Борис Сергеевич
Неделькина Светлана Викторовна

**БИОГЕОСИСТЕМЫ
ЛЕСОВ И ВОД
РОССИИ**

Редактор *Н. Л. Шварцкопф*
Художественный редактор *Л. В. Матвеева*
Технический редактор *Т. Н. Драгун*

ИБ № 51123
ЛР № 020297 от 27.11.91. Сдано в набор 16.07.93. Подписано в печать 18.11.93. Бумага тип. № 2. Формат 60×90/16. Гарнитура таймс. Офсетная печать. Усл. печ. л. 22. Уч.-изд. л. 27,5. Тираж 1120 экз. Заказ № 697

Ордена Трудового Красного Знамени ВО «Наука», Сибирская издательская фирма.
630099 Новосибирск, ул. Советская, 18.

Новосибирская типография № 4 ВО «Наука».
630077 Новосибирск, ул. Станиславского, 25.

СИБИРСКАЯ ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ФИРМА ВО «НАУКА»

готовит к выпуску в I полугодии 1994 года
следующую книгу:

Труфанов В. А. Клейковина пшеницы: проблемы качества. 13 л.

В монографии изложены современные представления о строении и свойствах клейковины пшеницы. Особое внимание уделено функционированию белоксинтезирующей системы развивающейся зерновки, закономерностям образования белковых фракций и отдельных компонентов глиадина и субъединиц глютеина. Рассмотрены роль различных белков в формировании клейковинного комплекса, природа сил внутри- и межмолекулярных взаимодействий, пространственная структура запасных белков и гипотетическая модель молекулярного строения клейковины.

Книга предназначена для научных сотрудников, преподавателей, аспирантов и студентов биологических и сельскохозяйственных вузов.