История биома дождевых тропических лесов

В.В.Жерихин.

Дождевой тропический лес (далее ДТЛ) - ландшафтообразующий тип сообществ в зоне влажного несезонного экваториального климата со среднегодовой температурой 22-28° (или средней температурой самого холодного месяца не ниже 18°), годовой суммой осадков не менее 1500 мм и относительной влажностью воздуха не менее 50% (Gloriod, 1985). Возможно, однако, что указанный уровень осадков не столько соответствует нижнему пределу толерантности дождевых тропических лесов, сколько поддерживается его собственной жизнедеятельностью. Давно известно, что при сведении дождевых лесов количество осадков может уменьшаться. По некоторым данным (Jordan, Heuveldop, 1981), почти половина осадков в дождевых тропических лесах выпадает за счёт его эвапотранспирации против 12% в лесах умеренной зоны. Вместе с тем в Бразилии описаны редкостойные, но сходные с ДТЛ по флористическому составу и почвам леса, существующие при годовой сумме осадков около 80,0 мм (Santino de Assis, 1985). Тем более зависит от растительного покрова относительная влажность воздуха. Более твёрдыми представляются температурные критерии. Однако соответствующая температурная зона много уже астрономических тропиков, поэтому термин "тропический лес" иногда ведёт к недоразумениям. В частности, горные дождевые леса тропиков существуют при более низких температурах и по своей организации сильно отличаются от низинных, близко напоминая субтропические. Далее речь идёт только о дождевых тропических лесах в узком смысле.

Потенциальная площадь дождевых тропических лесов в современную эпоху оценивается в 17 млн. км2 (около 10% площади суши); реальная площадь значительно меньше и сокращается под воздействием человека (например, в 70-х годах почти на 10 тыс. км2 ежегодно) (Lieth, Werger, 1989). Расчёт потенциальной площади основан на климатических, в том числе влажнос-тных параметрах и поэтому, возможно, его результат преуменьшен. Сокращение дождевых тропических лесов вызвало серьёзную озабоченность и во многом стимулировало развитие его комплексных исследований в последние десятилетия. Их результаты позволяют проверить и уточнить выдвигавшиеся ранее гипотезы, в том числе и касающиеся истории биома.

Как одну из характернейших особенностей дождевых тропических лесов неизменно называют исключительное биотическое разнообразие. Современные данные подтверждают это утверждение как для растений (Walker, 1986; Lieth, Werger, 1989), так и для животных (Erwin, 1982; Bourliere, 1983; Thomas, 1990). Следствием видового разнообразия является исключительная сложность структуры гильдий, трофических сетей и других функциональных блоков сообщества (Jansen, 1983). При этом едва ли можно сомневаться в том, что огромное разнообразие животных поддерживается лишь благодаря разнообразию флоры: число видов одних только деревьев на 1 га дождевых тропических лесах зачастую превышает 100 (Walker, 1986).

Замечательно, что столь сложная система функционирует в условиях исключительной эдафической бедности. Не менее 75% всей площади дождевых тропических лесов занято различными типами малоплодородных и неплодородных почв (Sanchez, 1989). Сложность системы поддерживается за счёт специфического и высоко эффективного типа биогеохимического круговорота, при котором биогенные элементы концентрируются в биомассе, прежде всего в долгоживущих тканях стволов, ветвей и корней. С этим, в частности, связана такая известная физиономическая особенность ДТЛ, как гигантизм деревьев. Биомасса листьев относительно невелика: 1-2% всей фитомассы деревьев или 2-6% их наземной биомассы (Fittkau, Klinge, 1973; Huttel, Bernhard-Reversat, 1975; Yamakura et al., 1986); потери биогенов снижаются также за счёт их миграции в ткани ветвей перед опаданием листьев (Jordan, Medina, 1977). Если (при выраженном сухом сезоне) листопад происходит синхронно, молодые листья отрастают немедленно, быстро возвращая в биомассу запас биогенов (Janzen, 1983). Несмотря на обильные осадки, вымывание даже легко мигрирующих элементов ничтожно и практически уравновешивается поступлением их с атмосферными осадками (Beck, 1974). Таким образом, сама экосистема отнюдь не бедна биогенами, но основным депо последних служат живые ткани растений, прежде всего древесина, а не почва или подстилка. Соответственно бедность почв есть скорее следствие специфического круговорота, чем исходная особенность субстрата.

Другая важная особенность круговорота - резкое доминирование детритных цепей питания (Fittkau, Klinge, 1973), позволяющих квалифицировать систему в целом как высоко эвтрофную, несмотря на эдафическую бедность. Доля потребляемой биомассы низка (хотя возможно, что её оценки часто занижаются), тогда как потребление мортмас-сы очень полное и быстрое, причём осуществляется в значительной степени не микроорганизмами, а животными. Особенно активно она перерабатывается в дождливый сезон когда риск потерь за счёт вымывания максимален. Так, в незатопляемых лесах Амазонии в сухой сезон половина всей мортмассы опада разрушается за 218, а в дождливый всего за 32 дня (Luizao, Schubart, 1987). Даже самый устойчивый компонент мортмассы - древесина - более чем на половину перерабатывается в свежем состоянии (Esser, Lieth, 1989), что явно связано с её ролью как основного депо биогенов. В других типах лесов консументами, как правило, потребляется менее 10% всей мортмассы опада (Seastedt, 1984).

Есть и иные важные механизмы, способствующие обеспечению экономичности круговорота, - быстрый перехват высвобождающихся биогенов корнями и микоризой, интенсивная азотфиксация и уже упоминавшаяся быстрая смена листьев (Jordan & Medina 1977; Golley, 1983). Существенно то, что как корневые системы (благодаря обилию эпифитов), так и азотфиксаторы (среди которых много водорослей и лишайников) не ограничены почвой, а весьма равномерно распределены также в надземных ярусах.

Ярусная структура дождевых тропических лесов вообще своеобразна. Почвенный профиль при значительной мощности слабо дифференцирован; в нём концентрируется высокая фитомасса корней и зоомасса. Подстилка из-за быстрой переработки относительно эфемерна: её масса в дождливый сезон уменьшается в несколько раз по сравнению с сухим (Huttel, Bernhard-Reversat, 1975). Поэтому оценки обилия и биомассы стратобионтов резко различаются. Травяной и кустарниковый ярусы крайне редуцированы из-за дефицита света. Напротив, верхние ярусы очень развиты, обладая сложной пространственной структурой и огромной экологической ёмкостью. Помимо самих деревьев в них обильны лианы и эпифиты, возникают скопления "воздушной" почвы и подстилки и даже множество микроводоёмов с богатым и специфическим населением. В этой сложной мозаике микробиотопов концентрируется основная часть разнообразия животных (Erwin, 1982).

Сукцесионные процессы в дождевых тропических лесах изучены плохо. Охарактеризованный выше ландшафтообразующий тип леса, судя по практически нулевому балансу круговорота, является эндогенно стабилизированным (климаксным). При слабо дифференцированном почвенном профиле можно предположить, что и многие вторичные сообщества, обычно трактуемые как сукцессионные стадии экогенеза, в действительности являются лишь демутациями климакса. В таком случае относительная роль демутаций в ДТЛ должна быть значительно большей, чем в других естественных лесах.

Этот перечень синэкологических особенностей дождевых тропических лесов, несомненно, крайне неполон, но уже он свидетельствует о высоком уровне коадаптации членов экосистемы и специфичности её организации. Изучение истории столь совершенно функционирующего сообщества представляет огромный общеэкологический интерес, но сталкивается с большими трудностями.

Косвенные соображения об истории биоценозов всегда уязвимы для критики, причём самые распространённые аргументы - биогеографические - наименее убедительны: они почти никогда не предусматривают анализа всего поля логических возможностей, довольствуясь крайне сомнительным в эволюционной биологии принципом парсимонии гипотезы.

Палеонтологические аргументы более надёжны, но зачастую слишком скудны и отрывочны. К тому же интерпретация ископаемых комплексов как отражающих ДТЛ почти всегда основывается только на таксономическом составе. Не говоря уже о том, что часто как индикаторные приводятся таксоны, в действительности представленные и в других сообществах, такой способ определения типа ценозов прошлого в принципе чреват циркулярностью. Другие критерии также ненадёжны (например, по морфотипам листьев: Dolph, Dilcher, 1980), и практически таксономический критерий при всех его недостатках остаётся основным. Следует заметить, что сама обстановка дождевых тропических лесов крайне тафономически неблагоприятна. Источником палеонтологической информации о нём служат почти исключительно палиноспектры и инклюзы в ископаемых смолах, а экологическая интерпретация и тех, и других очень трудна из-за политопной природы ориктопеноза. Вероятно, хорошим индикатором могут служить палеопочвы, но они недостаточно изучены в тропических регионах.

В результате пока не приходится говорить о сколько-нибудь целостной картине истории дождевых тропических лесов; речь может идти лишь о некоторых её аспектах.

Одним из интереснейших здесь является вопрос о возрасте дождевых тропических лесов. Традиционно этот тип сообществ считается очень древним, существующим по меньшей мере с мезозоя; нередко с ДТЛ сравнивают даже влажные термофильные леса карбона. С этой точки зрения плохо согласуются систематический состав биоты дождевых тропических лесов, включающий в основном молодые (во всяком случае, кайнозойские) таксоны (Разумовский, 1971; Жерихин, 1978). Можно, правда, предположить, что молодость биоты есть следствие постепенного замещения более древних групп молодыми в рамках прежней базовой ценотической структуры (Чернов, 1984). Однако, это возражение становится менее убедительным, если учесть, что именно молодые таксоны детерминируют организацию экосистем.

Особенно важно, что специфический тип круговорота дождевых тропических лесов в огромной мере определяется термитами семейства Termitidae. Это семейство, резко доминирующее в ДЛТ и саваннах, но слабо представленное в субтропических лесах, отличается от прочих не только высоким уровнем социальности (и соответственно численности семей), но и наличием азотфиксирующих кишечных симбионтов вместо зоомастигофор. На долю термитид приходится свыше половины всего объёма переработки мортомассы растений, особенно в сомкнутых дождевых тропических лесах, где роль остальных сапроксилофагов незначительна (Abe, Matsumoto, 1979). Кроме того, их симбионты, вероятно, обеспечивают значительную часть всего объёма азотфиксации, хотя количественных оценок их роли пока нет (Collins, 1989). Термитиды, возможно, имеют определяющее значение и для равномерного распределения биогенов по почвенному профилю (Панфилов, 1961). Последнее обстоятельство важно также как существенный фактор, детерминирующий ярусную (и, возможно, сукцессионную, см. выше) структуру ДТЛ. Действительно, равномерное распределение биогенов не только обеспечивает возможность развития глубоких корневых систем, но и стимулирует его, а тем самым косвенно - гигантизм деревьев и его следствия: конкуренцию за свет, редукцию нижних ярусов, развитие лиан и эпифитов и т. д. Таким образом, Termitidae являются, возможно, ключевым таксоном животных в ДТЛ. Их древнейшие остатки найдены в верхнем эоцене - олигоцене; все более древние термиты принадлежат к современным семействам с более примитивной социальной организацией и жгутиковыми симбионтами. Каких-либо вероятных кандидатов на роль доэоценового экологического аналога термитид мы не знаем.

Другая важнейшая группа животных дождевых тропических лесов - муравьи (Greenwood, 1987). По-видимому, именно огромная численность муравьев во всех ярусах леса репрессирует детельность фитофагов и тем обеспечивает резкое доминирование детритных цепей в пифической структуре (а также эффективность листового насоса высокоствольных еоевьев- Панфилов, 1961). Муравьи благодаря высокой активности играют важнейшую роль и в поддержании взаимодействий между пространственными блоками экосистемы. Ископаемые остатки муравьев до второй половины эоцена редки и принадлежат представителям таксонов с низкой социальной организацией и численностью семей Сравнимой по обилию и эффективности группы насекомоядных хищников в доэоценовое время указать опять-таки не удаётся.

Наконец, уровень флористического разнообразия, характерный для дождевых тропических лесов, абсолютно недостижим для ветроопыляемых растений и мог сложиться только за счёт зоофильных покрытосеменных. Более того, он не может поддерживаться ни малоэффективными опылителями-генералистами, ни одними только узкоспециализированными опылителями не способными существовать при слишком низкой плотности кормового растения. Основными опылителями в современном ДТЛ служат социальные пчёлы - высоко специализированные и обильные антофилы, способные переключаться с одних растений на другие (Roubik, 1990). Эта группа также достоверно известна лишь начиная с эоцена и не имеет каких-либо более древних экологических аналогов.

Предковый тип дождевых тропических лесов мог обладать меньшим биотическим разнообразием, но при той же основной организации, поскольку квалифицировать как ДТЛ систему с принципиально иным типом круговорота уже невозможно. Более древние влажные вечнозелёные леса могли, разумеется, характеризоваться менее быстрым и менее полным потреблением мортмассы, но этот тип функционирования присущ иному типу лесных сообществ, ныне характерному для влажных субтропиков и горных тропических районов. Скорее всего, ДТЛ филоценогенетически произволен именно от дождевого субтропического леса и мог возникнуть за счёт надстройки сукцессионных систем с лесными климаксами субтропического типа новыми поздними стадиями с более интенсивными детритными цепями питания. По косвенным данным (возраст ключевых таксонов животных) этот филоценогенетический переход можно датировать эоценом.

Такая датировка в общем согласуется с палеонтологическими данными. Как в западном, так и в восточном полушарии начиная с эоцена известны палиноспектры, по таксономическому составу напоминающие пыльцевые спектры современного ДТЛ (Silva et al., 1974; Salard-Cheboldaeff, 1981; Graham, 1987). О том же говорят данные по ископаемым древесинам (Louvet, 1974; Lakhanpal, Guleria, 1983). Фауна ископаемых смол Доминиканской республики, древнейшие из которых относятся к позднему эоценозу, по составу очень близка к тропическим лесным фаунам; в ней в частности, обильны Termitidae, типично тропические группы муравьев и безжальные социальные пчёлы. Более древние комплексы такого типа пока неизвестны. В палеоценовых палинофлорах тропических районов содержится много внетропических элементов (Silva et al., 1974; Medus,1976, 1982; Salard-Cheboldaeff, 1981), а фауна палеоценовых или раннеэоценовых смол Бирмы лишена термитид, муравьев и пчёл. Дальнейшее изучение ранне-палеогеновой биоты тропиков, несомненно, окончательно прояснит этот сложный вопрос, но сейчас совокупность имеющихся данных даёт основания для предположения о почти синхронном параллельном появлении дождевых тропических лесов в эоцене на разных континентах.

Если это так, возникает вопрос о возможных причинах такой синхронности. В этой связи интересна гипотеза о более низких, чем ныне, температурах в тропической зоне в доэоценовое время. Предположение, что тропический климат современного типа возник в результате усиления глобальной климатической контрастности, выдвигалось уже давно (Брукс, 1952), но не пользовалось особой популярностью. Однако сейчас имеются новые свидетельства того, что понижение температуры в высоких широтах сопровождается её повышением в экваториальной зоне (Николаев и др., 1989; Valentine, 1984). В таком случае начало охлаждения Антарктиды в эоцене должно было совпадать с разогревом тропиков. При этом приэкваториальные сообщества испытали последствия увеличения суммарного потока энергии; можно предположить, что оно вызвало расширение объёма (и соответственно падение насыщенности) лицензий и компенсаторные изменения в направлении интенсификации использования первичной продукции. В лесах интенсификация затронула в первую очередь потребление мортмассы, а в редколесьях - биомассы растений, что привело соответственно к формированию дождевых тропических лесов современного типа и саванн.

О дальнейшей эволюции структуры и организации дождевых тропических лесов пока практически ничего не известно. Однако палинологические данные однозначно указывают на неоднократные и значительные колебания площади биома ДТЛ. Сейчас нет сомнений в том, что в плейстоцене ДТЛ неоднократно пульсировал на всех материках, то сокращаясь до малых рефугиев, то вновь расширяясь (Hammen, 1961; Livingstone, 1980; Flenley,1982; Liu, Colinvaux, 1985; Maley, 1987; Hamilton, Taylor, 1991; Kaars, 1991). В вытеснении ДТЛ участвовали как тропические саванны и редколесья, так и менее термофильные леса, что свидетельствует о достаточно сложной климатической природе пульсаций. Масштаб пульсаций был таков, что возникает даже вопрос, можно ли говорить о непрерывном существовании в антропогене ДТЛ как биома, а не только как типа сообществ. Видообразование в рефугиальных изолятах теперь нередко выдвигается как возможная причина высокого разнообразия биоты ДТЛ (в противовес прежним гипотезам, связывавшим это разнообразие с длительной стабильностью ДТЛ).

Менее подробные данные о подобных пульсациях имеются и для плиоцена (Graham, 1987; Hamilton, Taylor, 1991). Можно подозревать, что и для эоцена-миоцена представление о стабильности ДТЛ является скорее данью традиции. Вероятно, площадь дождевых тропических лесов колебалась в очень широких пределах - от меньшей до значительно большей, чем ныне. В этой связи можно упомянуть, что фауна олигоценового янтаря Сицилии и Северных Апеннин имеет характерный тропический облик, физиономически удивительно напоминая фауну эоцен-миоценового доминиканского янтаря, олигоцен-миоценовых смол Южной Мексики и антропогеновых африканских копалов (Skalski & Veggiani, 1990). Палеонтологическое исследование влияния этих пульсаций на эволюцию организации дождевых тропических лесов представляет интереснейшую задачу и должно дать результаты, очень важные для понимания механизмов, формирующих и поддерживающих биологическое разнообразие.

В заключение можно ещё отметить, что для плейстоцена, когда пульсации дождевых тропических лесов явно имели большой размах, нет свидетельств существенных изменений газового состава атмосферы. Это показывает, что роль дождевых тропических лесов в глобальной продукции кислорода существенно преувеличивается. Впрочем, и по теоретическим соображениям система с практически нулевым балансом круговорота не может оказывать сколько-нибудь заметного влияния на газовый баланс атмосферы.

Читать дальше: Природные зоны Земли