

Климат — главный фактор, определяющий характер растительности. Растения в свою очередь также в некоторой степени воздействуют на климат. Как климат, так и растительность оказывают решающее влияние на процессы почвообразования и на состав животного мира, населяющего данную местность. В этой главе мы рассмотрим некоторые формы взаимодействия климата и растительности, причем наземным экосистемам будет уделено больше внимания, чем водным, хотя о некоторых аналогичных явлениях, наблюдавшихся в водных экосистемах, также будет упомянуто. Темы, представленные в данной главе весьма сжато, в других публикациях рассматриваются более подробно (см. литературу в конце главы).

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ И БИОМЫ

У наземных растений, приспособленных к конкретному климатическому режиму, часто наблюдается сходная морфология или характер роста. Так, для тропического дождевого леса типичны ползучие лианы, эпифиты и виды с широкой листовой пластинкой. Вечнозеленые хвойные доминируют в очень холодных районах высоких широт и (или) высокогорий, а мелкие морозоустойчивые тундровые виды занимают еще более высокие широты и большие высоты. Районы средних широт с умеренным количеством осадков обычно покрыты лесами из широколиственных листопадных пород, тогда как жестколистные (склерофитные) вечнозеленые кустарники, или, как их иногда называют, чапарраль, встречаются в районах с зимними дождями и ощущимым дефицитом влаги в течение всей весны, лета и осени. Растительность типа чапаррала можно найти везде, где только господствует подобный климат: в южной Калифорнии, Чили, Испании, Италии, юго-западной Австралии, а также на северной и южной оконечностях Африки (см. рис. 3.1), хотя видовой состав чапаррала в каждом данном районе обычно различен. В областях с устойчивым и хорошо предсказуемым климатом, как правило, встречается меньше различных жизненных форм растений, чем в районах с менее устойчивым климатом (рис. 3.2). В целом климат и растительность хорошо соответствуют друг другу (ср. рис. 2.5 и 2.16 с рис. 3.1), недаром клима-

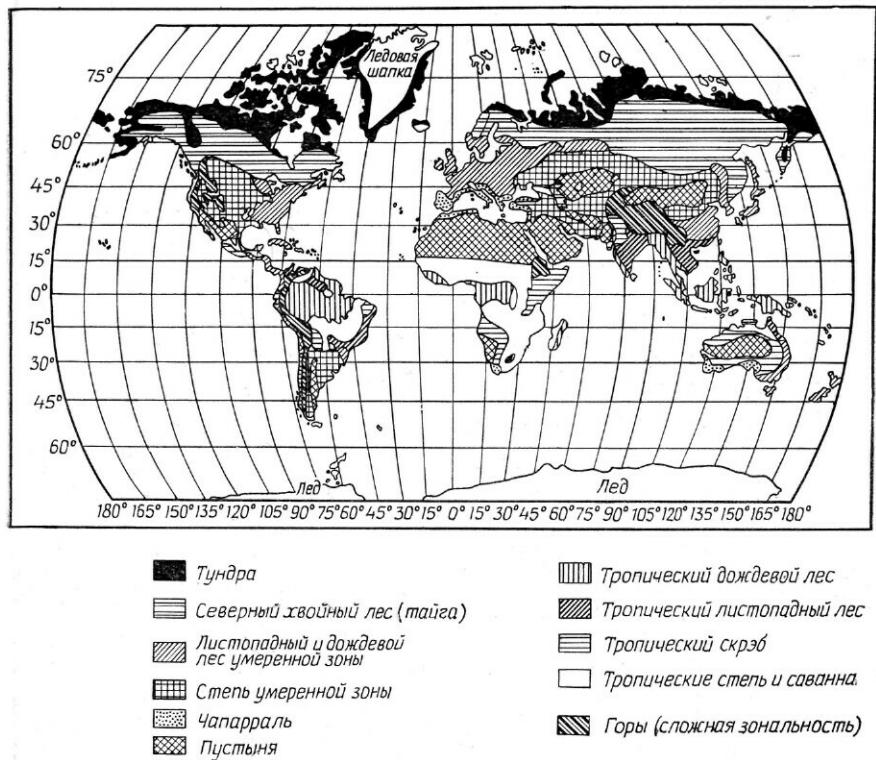


Рис. 3.1. Географическое распространение основных типов растительности. (Из MacArthur, Connell, 1966 по Odum.)

тологи используют иногда характер растительности в качестве наилучшего показателя климата. Так, дождевые леса встречаются в дождливых районах тропиков и субтропиков; листопадные леса произрастают в условиях умеренного и более сухого климата; растительность саванн и прериев преобладает в полузасушливых областях, а растительность пустынь характеризует еще более сухой климат. Конечно, топография и почвы также играют свою роль в определении типов растительности, или, как их иногда называют, «растительных формаций». Подобного рода крупные сообщества характерных растений и животных известны под названием биомов. Классификация природных сообществ обсуждается далее в этой главе.

МИКРОКЛИМАТ

Даже при полном отсутствии растительности основные климатические воздействия или особенности макроклимата по-разному проявляются в конкретных местах, что и приводит к необходимости

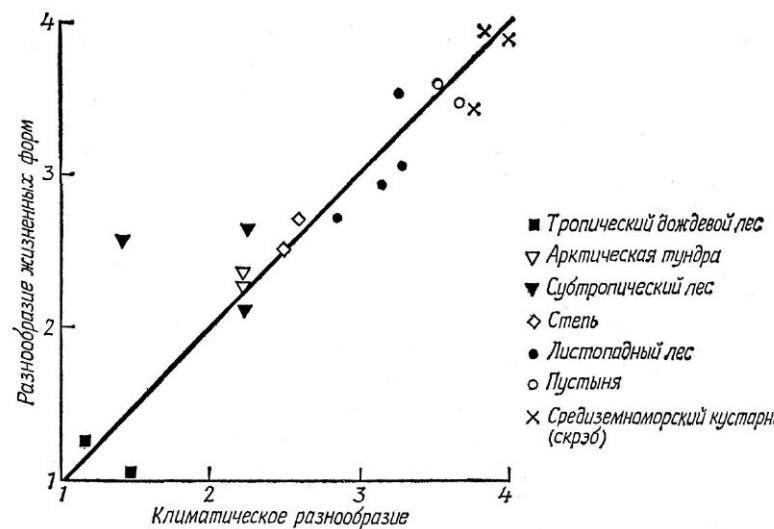


Рис. 3.2. Зависимость разнообразия жизненных форм растений от непредсказуемости осадков или «климатического разнообразия». (Из May, 1975 по T. Givnish.)

сти различать так называемый микроклимат. Например, поверхность почвы претерпевает наибольшие суточные колебания температуры, а размах этих колебаний сокращается с увеличением расстояния от поверхности как при углублении вниз под землю, так и при поднятии вверх в воздух (рис. 3.3). В дневные часы поверхность земли получает наибольшее количество солнечной энергии и быстро нагревается, а в ночное время она охлаждается в большей степени, чем подстилающие ее более глубокие слои грунта или расположенный над ней слой воздуха. Откладывая значения температуры в зависимости от высоты над поверхностью почвы и от глубины под ее поверхностью, мы можем получить так называемые температурные профили. При исследовании водных экосистем часто используют аналогичные графики, называемые батимерограммами; в данном случае значения температуры откладываются в зависимости от глубины (см. рис. 3.23).

Суточные изменения температуры находятся под влиянием топографии местности даже при отсутствии растительности. На склон, обращенный к солнцу, солнечные лучи падают почти перпендикулярно, на склоны же, ориентированные в других направлениях, лучи падают под большим наклоном. Таким образом, южные склоны в северном полушарии получают больше солнечной энергии, чем северные, и соответственно нагреваются быстрее и до более высоких температур (рис. 3.4). Кроме того, южные склоны

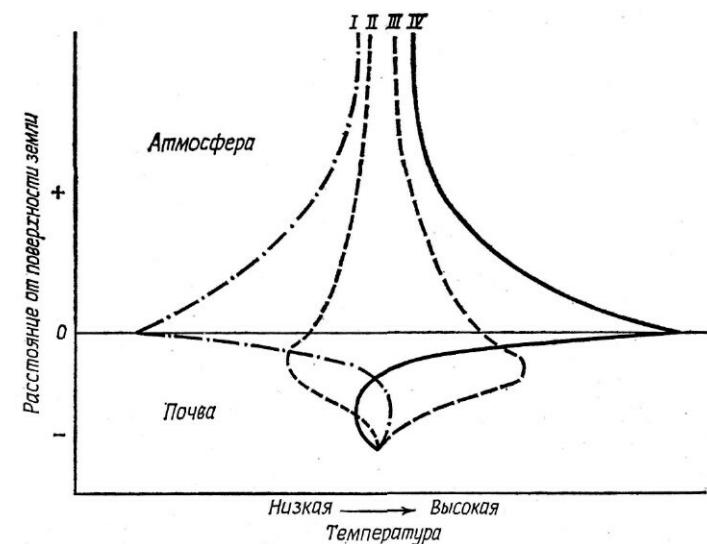


Рис. 3.3. Идеализированный температурный профиль, показывающий температуру на различном расстоянии от поверхности земли для четырех разных моментов в течение суток. (Из Gates, 1962.) I — полночь; II - после восхода солнца; III — перед заходом солнца; IV — полдень.

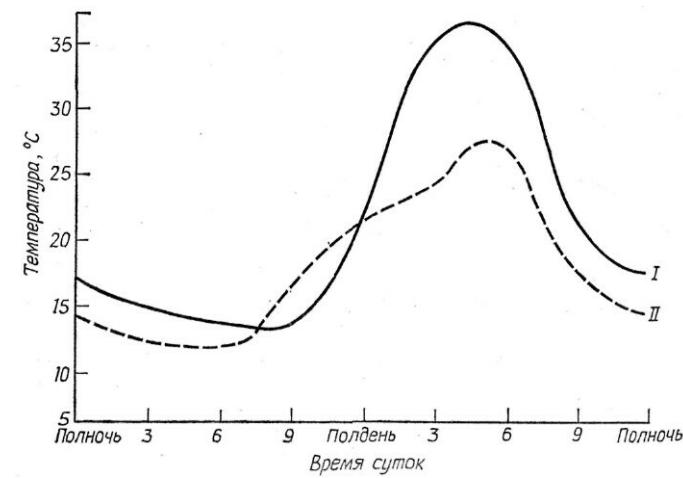


Рис. 3.4. Суточные колебания температуры на южных (I) и северных (II) склонах в конце лета в северном полушарии. (Из Smith, 1966 по van Eck.)

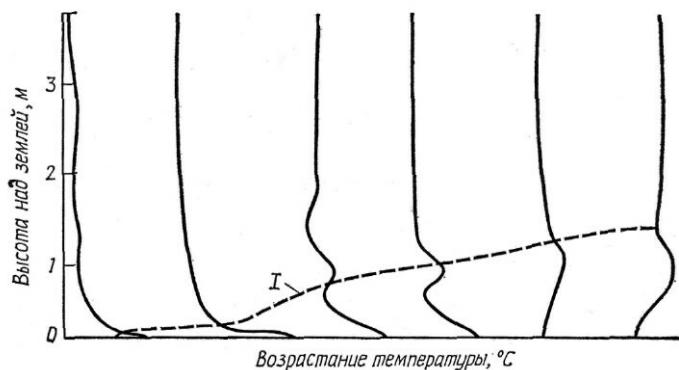


Рис. 3.5. Температурные профили, полученные в полдень на кукурузном поле, находящемся на разных стадиях вегетации. Хорошо заметно влияние, оказываемое растительностью на микроклиматические условия. (Из Smith, 1966.) / — высота растений.

обычно суще, чем северные, так как они получают больше солнечной энергии и, следовательно, с них испаряется больше воды.

Располагаясь параллельно или перпендикулярно солнечным лучам, организмы (или отдельные их части, например листья[^]) могут уменьшать или увеличивать то общее количество солнечной энергии, которое на них в действительности попадает. В полдень листья ярко освещенных крон деревьев часто опускаются, тогда как листья затененного подлеска обычно подставляют солнечным лучам всю свою поверхность. Сходным образом многие пустынные ящерицы утром, когда температура низкая, располагаются на поверхности земли так, чтобы солнечные лучи падали на них перпендикулярно, а в середине дня, когда температура сильно повышается, они забираются на кусты в зону более прохладных температур и, кроме того, располагаясь головой к солнцу, ориентируют свое тело параллельно солнечным лучам (см. также с. 98—102).

Основная роль растительного покрова — смягчение большей части суточных климатических колебаний, например температуры, влажности и ветра. (Однако фотосинтез и дыхание растений влияют также на суточные изменения концентрации кислорода и двуокиси углерода.) Как видно из температурных профилей, характеризующих вертикальное распределение температуры в полдень на поле зерновых (рис. 3.5), около земли температура понижена главным образом вследствие затенения. На созревшем поле наиболее теплый воздух находится на высоте около метра над землей. Сходное влияние растительности на микроклимат наблюдается и в естественных сообществах. Например, участок открытого песка в пустыне может характеризоваться температурным профилем, подобным показанному на рис. 3.3, тогда как температура

подстилки под расположенным рядом густым кустарником колеблется в течение дня значительно меньше.

Растительность оказывает также влияние и на распределение влажности. Так, внутри густой кроны относительная влажность немного выше, чем на открытом воздухе около растения. Тля может провести всю свою жизнь в очень тонком (около 1 мм толщиной) слое воздуха повышенной влажности, который находится в непосредственной близости у поверхности листа. Содержание влаги в глубоких слоях почвы оказывается более стабильным и, следовательно, более надежным, чем на ее поверхности, где из-за высокой температуры вода периодически испаряется, что создает осушающий эффект.

Растительность может также эффективно снижать скорость ветра, которая обычно имеет минимальные значения около поверхности земли (рис. 3.6 и 3.7). Так как воздушные потоки способствуют более интенсивному тепло- и влагообмену, организмы быстрее охлаждаются или согреваются, если находятся на ветру, а не в неподвижном воздухе той же температуры. Ветер также часто уносит влажный воздух и приносит вместо него более сухой, способствуя тем самым испарению и потере воды. Осушающее воздействие подобных сухих ветров может иметь исключительно важное значение для водного баланса организма (см. также с. 102—103).

В водных экосистемах турбулентные потоки воды во многом напоминают ветер, и действие этих потоков ослабляется прикрепленной растительностью, растущей по берегу пруда или речки. В микроскопическом масштабе водоросли и другие организмы, прикрепленные к подводным поверхностям (так называемый пе-

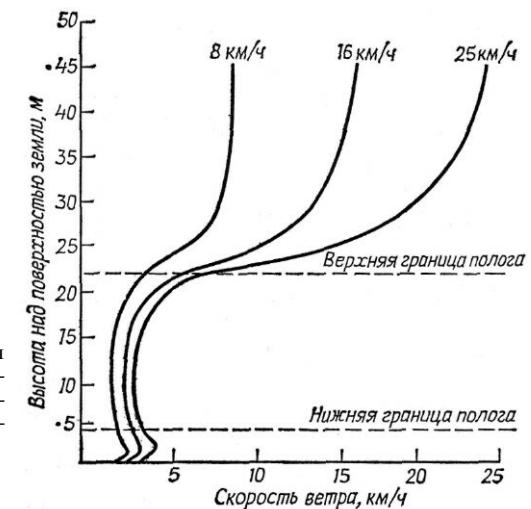


Рис. 3.6. Схема, показывающая незначительные изменения скорости ветра в лесу по сравнению с ее изменениями над пологом леса. (По Fons, 1940.)

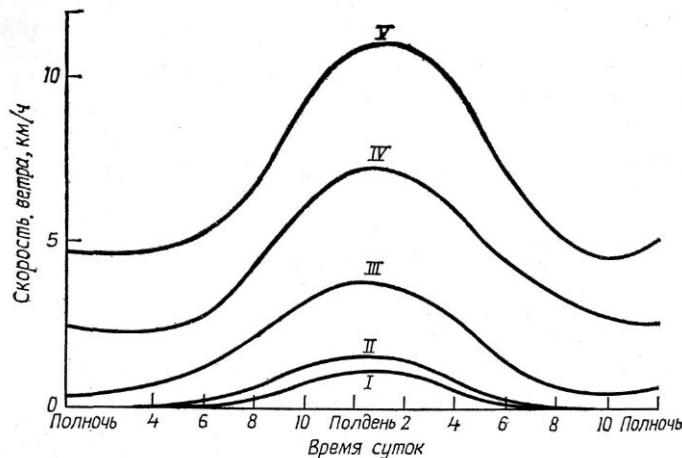


Рис. 3.7. Усредненное для июня суточное изменение скорости ветра в хвойном лесу в Айдахо на разной высоте от поверхности земли. (Из Smith, 1966 по Gisborge.) Высота над землей: / — 0,6 м; II — 15 м; III — 26 м; IV — 35 м; V — 50 м.

рифитон), создают тонкую пленку микроместообитания, в которой сильно видоизменены условия, в частности значительно слабее турбулентные потоки. Аналогичные микроместообитания создаются в водной среде локализованные пространственно пятна концентраций ионов водорода (pH), солености, растворенных азота, фосфора и т. д.

Выбирая активно или пассивно микроместообитания, организмы могут успешно снижать вариабельность среды и использовать более оптимальные условия по сравнению с теми, в которых они оказались бы при отсутствии подобного выбора. Можно продолжать перечисление других многочисленных влияний микроклимата, но и тех, о которых было упомянуто, достаточно, чтобы продемонстрировать их наличие и важность для растений и животных.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ЭВАПОТРАНСПИРАЦИЯ

В наземных экосистемах климат в первую очередь определяет то количество солнечной энергии, которое растения способны связать в виде химической энергии, или, иначе говоря, в виде валовой первичной продукции (табл. 3.1). В теплых сухих районах важнейшим лимитирующим фактором является вода, и если сток ее незначителен, первичная продукция оказывается в прямой линейной зависимости от количества осадков (см. с. 23–24 и рис. 1.4). Когда величина годового количества осадков превышает 80 см, рост первичной продукции замедляется и при дальнейшем увели-

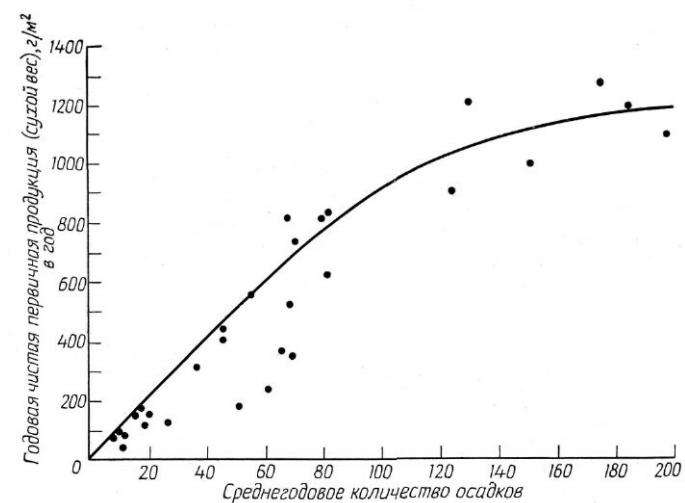


Рис. 3.8. График зависимости чистой первичной продукции (надземных частей) от среднего годового количества осадков. (Из Whittaker, 1970. Перепечатано с разрешения Macmillan Publishing Co., Inc., из «Communities and Ecosystems» by Robert H. Whittaker. Copyright Robert H. Whittaker, 1970.)

чении количества осадков очень медленно выходит на плато (рис. 3.8). Обратите внимание, что на приведенном графике некоторые точки находятся под кривой; это, по-видимому, можно объяснить потерями воды со стоком и просачиванием в хранилища грунтовых вод.

Эвапотранспирацией называется суммарное испарение воды в атмосферу как за счет чисто физического процесса испарения, так и за счет биологических процессов транспирации и дыхания. Количество воды, возвращенное этим способом в атмосферу, строго зависит от температуры, возрастая с ее повышением. То суммарное количество воды, которое в зависимости от температуры *теоретически* могло бы быть «выдано» в виде пара экологической системой при условии очень обильных осадков, называют *потенциальной Эвапотранспирацией* данной экосистемы (ПЭТ). Из-за того, что во многих экосистемах воды обычно не хватает, наблюдаемая *фактическая эвапотранспирация* (ФЭТ) в той или иной степени ниже потенциальной (ясно, что ФЭТ никогда не может превысить ПЭТ и может быть равна ей только в местообитаниях, насыщенных влагой). Фактическую эвапотранспирацию рассматривают как величину, противоположную количеству осадков, поскольку она как раз представляет собой ту массу воды, которая в данном месте возвращается обратно в атмосферу.

Потенциальная эвапотранспирация в любой точке земного шара определяется теми же факторами, что и температура, причем

Таблица 3.1. Чистая первичная продуктивность и чистая первичная продукция для основных экосистем земного шара

Площадь ¹ (10 ⁶ км ²)	Чистая первичная продуктивность на ед. площади, г сух. в-ва/(м ² -год)		Суммарная первичная продукция (10 ¹² т сух. в-ва в год)	
	диапазон значений	среднее		
Озера и реки	2	100—1500	500	1,0
Болота	2	800—4000	2000	4,0
Тропические леса	20	1000—5000	2000	40,0
Умеренные леса	18	600—2500	1300	23,4
Бореальные леса	12	400—2000	800	9,6
Заросли низкорослых деревьев и кустарников	7	200—1200	600	4,2
Саванна	15	200—2000	700	10,5
Степи умеренной зоны	9	150—1500	500	4,5
Тундра и альпийская растительность	8	10—400	140	1,1
Пустынnyй кустарник	18	10—250	70	1,3
Бесплодные пустыни, скалы, льды	24	0—10	3	0,07
Сельскохозяйственные угодья	14	100—4000	650	9,1
Суммарное для суши	149		730	109,0
Открытый океан	332	2—400	125	41,5
Континентальный шельф	27	200—600	350	9,5
Заросли прикрепленных водорослей и эстуарии	2	500—4000	2000	4,0
Суммарное для океана	361		155	55,0
Суммарное для планеты	510		320	164,0

¹ Из Whittaker, 1970. Communities and Ecosystems. Перепечатано с разрешения Macmillan Publishing Co., Inc. Copyright Robert H. Whittaker, 1970.

в первую очередь следует назвать географическую широту, высоту над уровнем моря, облачный покров и наклон местности (топография). Между ПЭТ и температурой существует почти однозначное соответствие. Величину ПЭТ можно оценить в сантиметрах воды, а если на одну шкалу времени нанести годовой ход осадков и величины ПЭТ (рис. 3.9), то полученный график покажет изменения количества доступной воды. Дефицит воды наблюдается тогда, когда ПЭТ превышает количество осадков, а избыток — в случае противоположного соотношения указанных величин. В период избытка воды некоторая часть ее может запасаться растениями, а другая часть накапливаться в виде почвенной влаги»

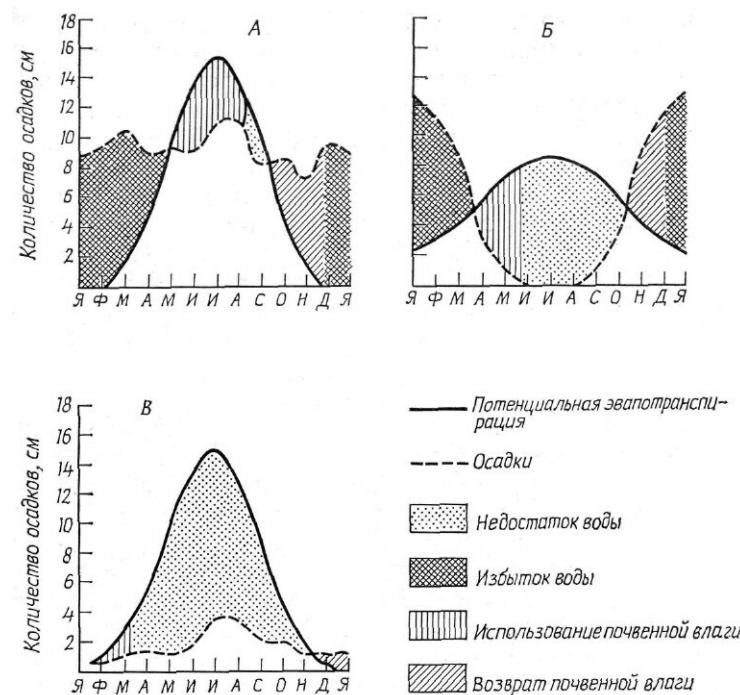
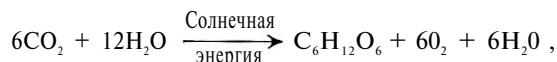


Рис. 3.9. Соотношение годовых колебаний потенциальной эвапотранспирации и годовых колебаний количества осадков, иллюстрирующее обеспеченность влагой в трех экологически различающихся областях. (Из Odum, 1959 по Thorntnthaite.) А. Листопадный лес умеренной зоны (Сибрук, Нью-Йорк). Б. Чапарраль — область с зимними дождями (Беркли, Калифорния). В. Пустыня (Альбукерке, Нью-Мексико).

причем количество последней определяется интенсивностью стока и влагоемкостью почвы. Во время наступающего позднее периода дефицита влаги запасенная вода используется растениями и возвращается обратно в атмосферу. Зимние дожди в общем гораздо менее эффективны, чем летние, так как растения зимой характеризуются пониженной активностью (или даже полным покоем). Два района с одинаковым годовым ходом температуры и одним и тем же суммарным годовым количеством осадков могут существенно различаться между собой по типу растительности и продуктивности в зависимости от сезонного распределения осадков. Например, в областях, получающих ежегодно около 50 см осадков, проявляется травянистая растительность, если эти осадки выпадают летом, или чапарраль, если они выпадают зимой.

Розенцвейг (Rosenzweig, 1968) обнаружил, что годовая чистая продукция надземных частей растений хорошо коррелирует с фактической эвапотранспирацией (рис. 3.10). Эта корреляция при-

мечательна тем, что оценка ФЭТ была произведена очень грубо на основе только макроклиматической месячной статистики без учета поверхностного стока воды, влагоудерживающей способности почвы, а также учета использования грунтовых вод. Розенцвейг предположил, что наблюдаемая корреляция объясняется тем, что ФЭТ одновременно оценивает два фактора, наиболее важные для лимитирования первичной продукции в наземных экосистемах: степень обеспеченности водой и интенсивность солнечного излучения. Фотосинтез, этот основной процесс, который поставляет энергию для обеспечения почти всей жизни на Земле, выражается суммарным химическим уравнением:



где $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ — богатая энергией молекула глюкозы. Концентрация углекислого газа в атмосфере держится на удивительно постоянном уровне — 0,03% — и существенно не влияет на скорость фотосинтеза, которую она может лимитировать только в довольно необычных условиях высокого содержания влаги и полной или почти полной обеспеченности солнечным светом (Meyer, Anderson, Bohning, 1960). Розенцвейг отмечает, что два других необходимых для фотосинтеза фактора — вода и солнечная энергия — подвержены в географическом масштабе гораздо большей изменчивости и соответственно чаще являются лимитирующими, причем доступность обоих оценивается величиной ФЭТ. Температура часто ограничивает

ничивает скорости тех или иных процессов; она заметно воздействует на фотосинтез, влияя, по-видимому, также и на величину ФЭТ. Для создания первичной продукции важно наличие биогенных элементов, но во многих наземных экосистемах этот фактор имеет сравнительно небольшое значение. В водных экосистемах, наоборот, содержание биогенных элементов почти целиком определяет интенсивность фотосинтеза (см. с. 79—84). Первичная продукция в водных системах, характеризующаяся постоянной температурой, например в океанах, часто зависит от наличия света. Вследствие того что освещенность в озерах и океанах быстро падает с глубиной, большая часть первичной продукции в этих экосистемах образуется около поверхности (рис. 3.11, А). Однако короткие волны (синий свет) проникают в воду глубже, чем длинные, и некоторые бентосные (донные) морские «красные» водоросли выработали уникальные адаптации, позволяющие использовать их энергию.

Сходным образом в лесах интенсивность света значительно меняется в зависимости от высоты над уровнем земли (рис. 3.11, Б). Деревья верхнего яруса получают полную дозу солнечного излучения, но чем ближе к земле, тем меньше солнечного света получают деревья более низких ярусов и кустарники. В очень густых лесах до поверхности земли доходит менее 1% той солнечной энергии, которая падает сверху на кроны. Хотя деревья верхнего яруса имеют в своем распоряжении гораздо больше солнечной энергии, чем растущие около самой земли папоротники, по сравнению с последними они должны тратить значительно больше

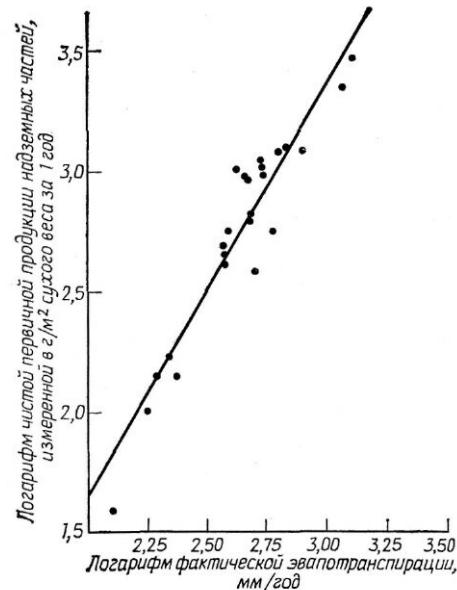


Рис. 3.10. Соотношение чистой первичной продукции надземных частей с фактической эвапотранспирацией для 24 различных районов: от бесплодной пустыни до плодородного тропического дождевого леса. (Из Rosenzweig; 1968.)

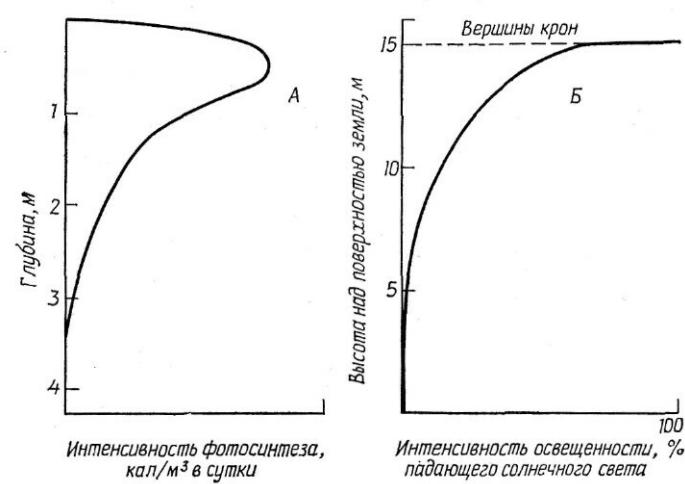


Рис. 3.11. Вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза в озере в зависимости от глубины (А) и интенсивности освещенности в лесу в зависимости от высоты над поверхностью земли (Б).

энергии на поддержание своих тканей (древесины). Растения подлеска обычно исключительно теневыносливы и способны осуществлять фотосинтез при очень слабой освещенности. Период роста и цветения травянистых растений, произрастающих под пологом леса, часто приходится на раннюю весну, когда листья на деревьях еще не распустились. Таким образом, каждая жизненная форма растений и каждая стратегия роста характеризуются своими собственными издержками и выгодами, которые между собой тесно взаимосвязаны.

ФОРМА, РАЗМЕР И РАСПОЛОЖЕНИЕ ЛИСТЬЕВ

Разнообразие размеров и формы листьев поистине трудно себе представить. Среди листьев есть опадающие и вечнозеленые, а их пространственное взаиморасположение сильно варьирует у разных видов и даже в пределах одного вида. По-видимому, это грандиозное разнообразие в расположении листьев — результат естественного отбора, направленного на достижение максимального успеха в размножении растений, живущих в различных условиях среды. На расположение и форму листьев оказывает влияние множество факторов, в том числе свет, наличие воды, доминирующие ветры и растительноядные животные. При росте в тени многие растения дают более крупные и менее рассеченные листья, чем при росте на ярком свете. Сходным образом теневыносливые растения подлеска обычно характеризуются более крупными и более простыми по форме листьями, чем виды, образующие полог леса. Похожие типы листьев часто развиваются в эволюции независимо у представителей разных таксономических групп (особенно часто у деревьев), произрастающих в местах, удаленных друг от друга географически, но сходных по климатическим условиям (Bailey, Sinnott, 1916; Ryder, 1954). Деревья влажных долинных тропических дождевых лесов имеют большие вечнозеленые листья с лопастным или ровным краем; у растений чапаррала наблюдается тенденция к образованию мелких вечнозеленых листьев ксерофитного типа, а в сильно засушливых районах часто встречаются суккуленты, состоящие из одного стебля без листьев (как у кактуса) или растения с цельнокрайними листьями (особенно среди вечнозеленых); у растений холодного влажного климата листья часто с выемчатым или лопастным краем и т. д. Наличие этих повторяющихся типов размеров и формы листьев заставляет предположить, что возможна общая теория, объясняющая эволюцию формы и расположения листьев.

Было предложено несколько моделей, объясняющих образование листьев разных размеров, оптимальных для определенных условий среды. Согласно одной из них, в эволюции максимизируется эффективность использования воды (количество граммов углекислого газа, ассимилированного на 1 г израсходованной воды), кото-

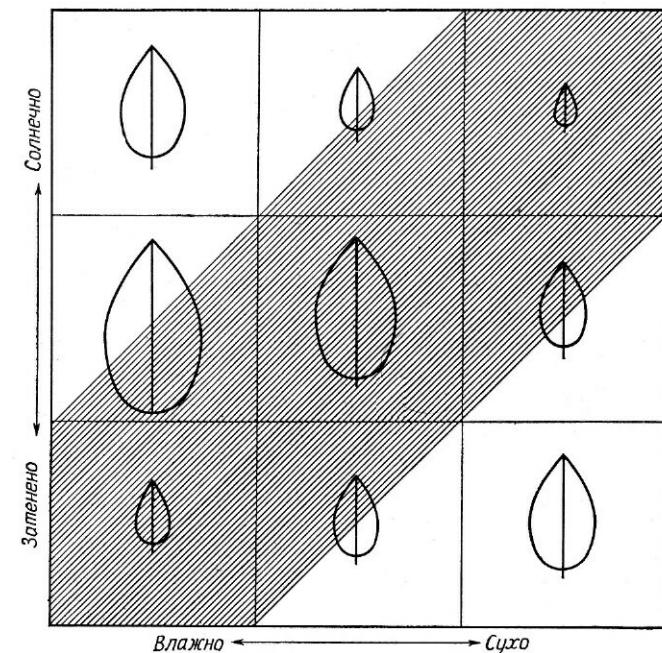


Рис. 3.12. Схема распределения размеров листьев в зависимости от условий обитания растений: от влажных к сухим и от затененных к солнечным. Защищенный участок соответствует условиям, преобладающим в природе. (Из Givnish, Vermeij, 1976. Copyright 1976 by The University of Chicago Press.)

рая является своего рода мерой производительности растения (Parkhurst, Loucks, 1971). Сходная модель была предложена и для объяснения размеров и формы листьев винограда (Givnish, Vermeij, 1976). Даже эти сравнительно простые модели предсказывают существование нескольких размерных классов листьев, например крупных, листьев у растений, произрастающих в теплых влажных затененных местах, и мелких — у растений, произрастающих в более холодных или в более теплых и одновременно солнечных местообитаниях (рис. 3.12).

Дихромия в возникновении вечнозеленых и листопадных пород также может трактоваться с позиций *баланса затрат и выгод* (Orians, Solbrig, 1977; Miller, 1977). Анализируя форму и расположение листьев у пустынных растений, Орианс и Солбриг (Orians, Solbrig, 1977) расположили все типы листьев в ряд от относительно «дешевого» опадающего мезофитного листа до более «дорогого» вечнозеленого ксерофитного листа. Мезофитные листья осуществляют фотосинтез и транспирацию с большей интенсивностью и поэтому расходуют значительное количество воды (низ-

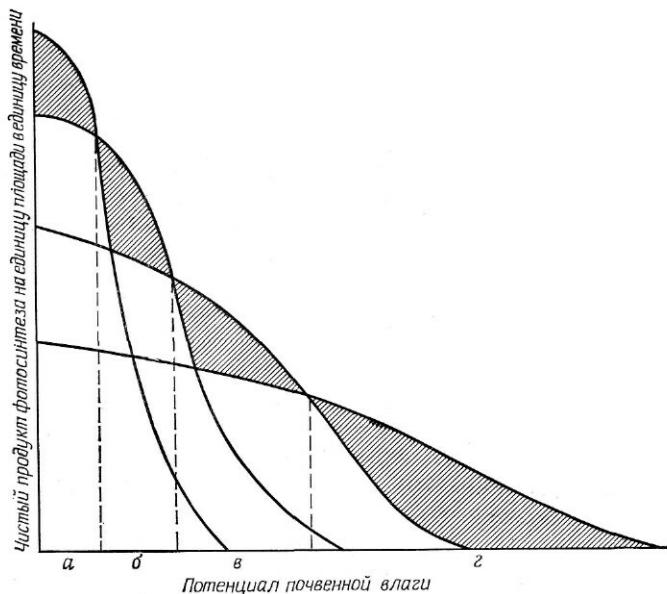


Рис. 3.13. Вероятные отношения между эффективностью фотосинтеза и доступностью воды для различных типов листьев. Листья ксерофитного типа лучше всего функционируют в условиях малой доступности воды (зона г), тогда как листья мезофитного типа — при избытке влаги (зона а). Промежуточные типы обладают преимуществом при промежуточных условиях влажности. Заштрихованные участки указывают на превосходство различных типов листьев в различных условиях доступности почвенной воды. (Из Orians, Solbrig, 1977. Copyright 1977 by University of Chicago Press.)

кий потенциал почвенной влаги). В пустынях такие растения растут преимущественно вдоль русел рек. Ксерофитные листья, наоборот, не могут быстро осуществлять фотосинтез даже в тех случаях, когда воды достаточно, но зато они способны извлекать воду из относительно сухой почвы. Расположение и размер листьев растения в каждом конкретном случае имеют свои преимущества, реализуемые или в разное время, или в разных местообитаниях, что способствует поддержанию разнообразия жизненных форм растений. Во время влажных периодов у растений с мезофитными листьями протекает интенсивный фотосинтез, но в условиях засухи они должны сбрасывать листья и впадать в состояние покоя. Однако в течение таких засушливых периодов растения с ксерофитными листьями, характеризующиеся более медленным фотосинтезом, продолжают функционировать благодаря своей способности извлекать воду из сухой почвы. Конечно, существуют многочисленные промежуточные типы листорасположения и формы листа, каждая из которых при определенной влажности может иметь преимущество в конкуренции (рис. 3.13). В предсказуемой среде

чистая выгода, получаемая на единицу поверхности листа, определяет тот фенотип, который оказывается победителем. Даже сравнительно короткого влажного сезона бывает достаточно, чтобы дать мезофитным листьям преимущество в годовом балансе и соответственно оправдать целесообразность существования таких жизненных форм в пустыне.

Обсуждая проблему листорасположения и структуры леса, Хорн (Horn, 1971, 1975a, 1976) различает «одноярусные» и «многоярусные» растения. Каждое многоярусное растение, произрастающее в лесу (и обычно достигающее хорошо освещенного полога), имеет листья, расположенные на нескольких различных уровнях, тогда как одноярусные растения образуют один слой или покров листьев. Многоярусные растения выигрывают благодаря такой геометрии листорасположения, которая позволяет частям света проходить через его собственную крону на более низкие уровни. Хорн выяснил, что дольчатые листья облегчают прохождение света, и такие растения хорошо растут на солнце (в тени в нижних листьях могут интенсивнее протекать процессы дыхания, а не фотосинтеза). Напротив, оптимальная форма дерева, растущего в тени,— одноярусная, благодаря которой каждый лист получает максимально доступное количество света (сами листья крупные и обычно не разделенные). Кроме того, медленно растущие одноярусные растения в процессе конкуренции вытесняют быстро растущие многоярусные виды, которые выживают только благодаря регулярному заселению новых областей, освободившихся в результате непрерывно происходящих нарушений (Horn,

ПОЧВООБРАЗОВАНИЕ И ПЕРВИЧНАЯ СУКЦЕССИЯ

Почва — ключевой компонент наземных экосистем, так как многие процессы, имеющие решающее значение для их нормального функционирования, происходят именно в почве: здесь разрушаются отмершие организмы и здесь содержащиеся в них биогенные элементы сохраняются до тех пор, пока не будут использованы растениями и не возвратятся косвенным путем в сообщество. Почва — это место, где происходит реальное взаимодействие неорганического и органического мира. В почве живут многие организмы, а подавляющее большинство насекомых проводит здесь хотя бы часть своего жизненного цикла. Такие почвенные организмы, как дождевые черви, часто играют главную роль в измельчении крупных органических остатков, благодаря чему создается большая поверхность для деятельности бактерий и, следовательно, облегчается процесс деструкции органического вещества. Необходимо отметить, что активность почвенных организмов часто образует узкое место в процессе круговорота биогенных элементов, тем самым контролируя доступность этих элементов и скорости кру-

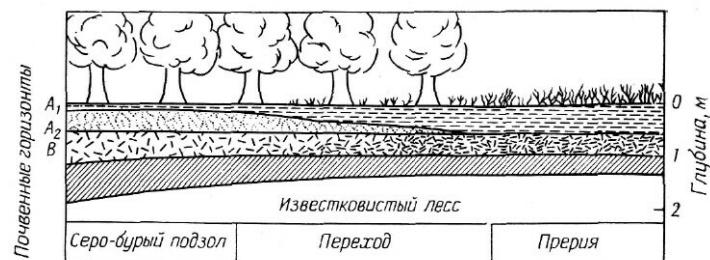
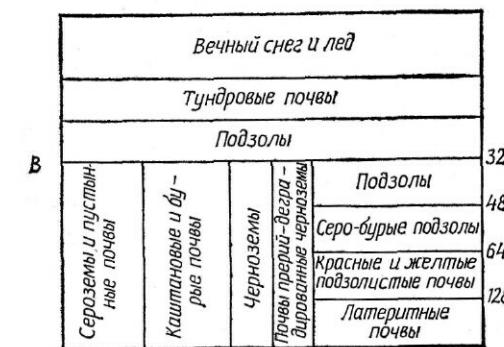
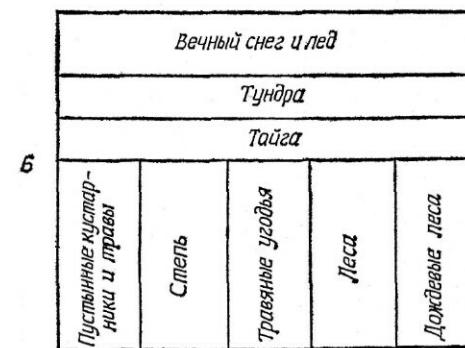
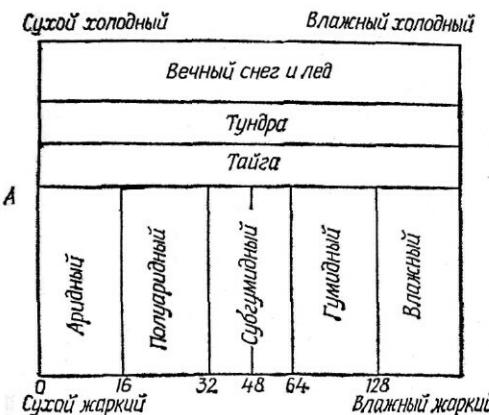


Рис. 3.14. Схема типичной смены почвы при переходе от прерии (мощный поверхностный слой гумуса) к лесу (тонкий слой гумуса) на окраине Великих Северо-Американских равнин. (Из Crocker, 1952.)

говорота их в целом сообществе. В водных экосистемах донные осадки и иловые отложения представляют собой близкие аналоги почвы наземных экосистем.

Многое в современной науке о почве (почвоведении) было предвосхищено в конце XIX в. выдающимся русским почвоведом Докучаевым. Согласно разработанной им теории образования почв (почвообразования), решающая роль в этом процессе принадлежит климату, хотя также признается значение времени, топографии, деятельности организмов (особенно растений) и материнских пород (подстилающих скальных пород, из которых образуется почва). Относительный вклад каждого из этих пяти основных факторов почвообразования варьирует в зависимости от конкретных обстоятельств. На рис. 3.14 показано, как резко меняются почвы при переходе от прерии к лесу на юго-западе США, где единственный заметно изменяющийся фактор — это характер растительности. В работе Дженни (Jenny, 1941) приведено много других примеров влияния каждого из этих пяти основных факторов на процессы образования тех или иных почв.

Результаты воздействия некоторых типов почвы на растительность хорошо иллюстрируются так называемыми серпентиновыми почвами (Whittaker, Walker, Kruckeberg, 1954), существующими на выходах материнских серпентиновых пород. Указанные почвы часто образуют локальные пятна, окруженные почвами других типов; весьма характерно, что растительность на этих пятнах очень резко отличается от окружающей растительности. Серпентиновые почвы богаты магнием, хромом и никелем, но они содержат очень мало кальция, молибдена, азота и фосфора. Обычно они покрыты чахлой растительностью и отличаются низкой продуктивностью по сравнению с соседними участками, характеризующимися разными, но более богатыми почвами. Существует целая флора, представленная специализированными видами, приспособившимися в процессе эволюции к условиям серпентиновых почв (особенна к низкому содержанию кальция). Завезенные в Калифорнию сре-



диземноморские «сорняки» вытеснили эндемичные прибрежные злаки и разнотравье почти везде, кроме серпентиновых почв, где продолжает существовать исконная флора.

Образование почвы на оголенной материнской породе, или первичная сукцессия,— медленный процесс, требующий подчас

Рис. 3.15. Схема, показывающая связь между температурой, осадками и типами климата (A), растительными формациями (B) и основными зональными группами почв (B). (Из Blumenstock, Thorntwaite, 1941.)

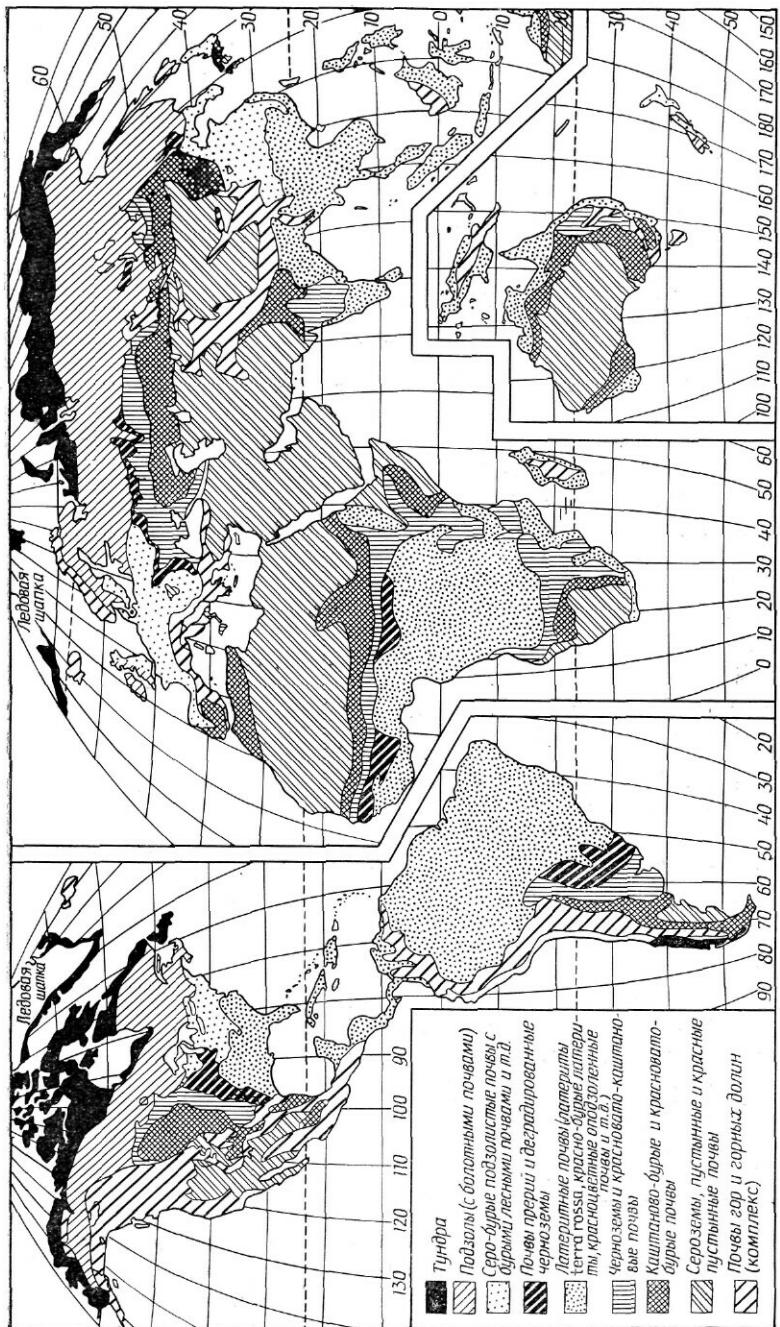


Рис. 3.16. Схематическая карта основных типов почв (ср. с рис. 3.1). (Из Blumentstock, Thornthwaite, 1941.)

столетий. Скальные породы разрушаются вследствие перемен температуры, действия твердых частиц, несомых ветром, а в холодных районах также посредством поочередного замерзания и оттаивания воды. Некоторые химические реакции, например образование угольной кислоты (H_2CO_3) из воды и углекислого газа, также могут способствовать растворению и разрушению определенных типов скальных пород, в частности известняков. Происходящее таким путем выветривание скальных пород высвобождает в минеральной форме биогенные элементы, которые могут быть использованы растениями. Со временем на скальных породах обосновываются лишайники, а по мере того, как укореняются и развиваются другие растения, скальная порода разрушается на более мелкие фрагменты. Поскольку растения обладают способностью к фотосинтезу, они превращают неорганические вещества в органические, которые, накапливаясь в смеси с кусочками горной породы, постепенно образуют почву. На начальных этапах первичной сукцессии синтез нового органического вещества превышает потребление, что приводит к его накоплению в почве. По мере того как почва приближается к своей зрелости, накопление органического вещества приостанавливается (см. также рис. 3.20).

Существует поразительный параллелизм между концепцией почвообразования и концепцией развития экологических сообществ. Почвоведы говорят о «зрелых» почвах, находящихся в стационарном состоянии, тогда как экологи выделяют «климаксные» сообщества, формирующиеся и обитающие на этих самых почвах. Два указанных компонента экосистемы: почвы и растительность—взаимосвязаны между собой чрезвычайно сложным образом; каждый из этих компонентов сильно влияет на другой. За исключением лесов, особенно дождевых, для каждой почвы характерна своя определенная растительность (рис. 3.15). (Сравните также географию распределения типов почвы, показанную на рис. 3.16, с распределением типов растительности, показанным на рис. 3.1.)

Когда образование зрелой почвы закончено, такие нарушения, как уничтожение растительности в результате пожаров или деятельности человека, часто приводят к постепенным последовательным сменам организмов, составляющих сообщество. Подобная временная последовательность сообществ называется вторичной сукцессией.

ЭКОТОНЫ, КОНТИНУУМЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ВТОРИЧНАЯ СУКЦЕССИЯ

Сообщества редко являются дискретными образованиями, и обычно они переходят друг в друга как в пространстве, так и во времени. Пространственно-ограниченное сообщество, образующее переход между двумя другими четко различающимися сообщест-

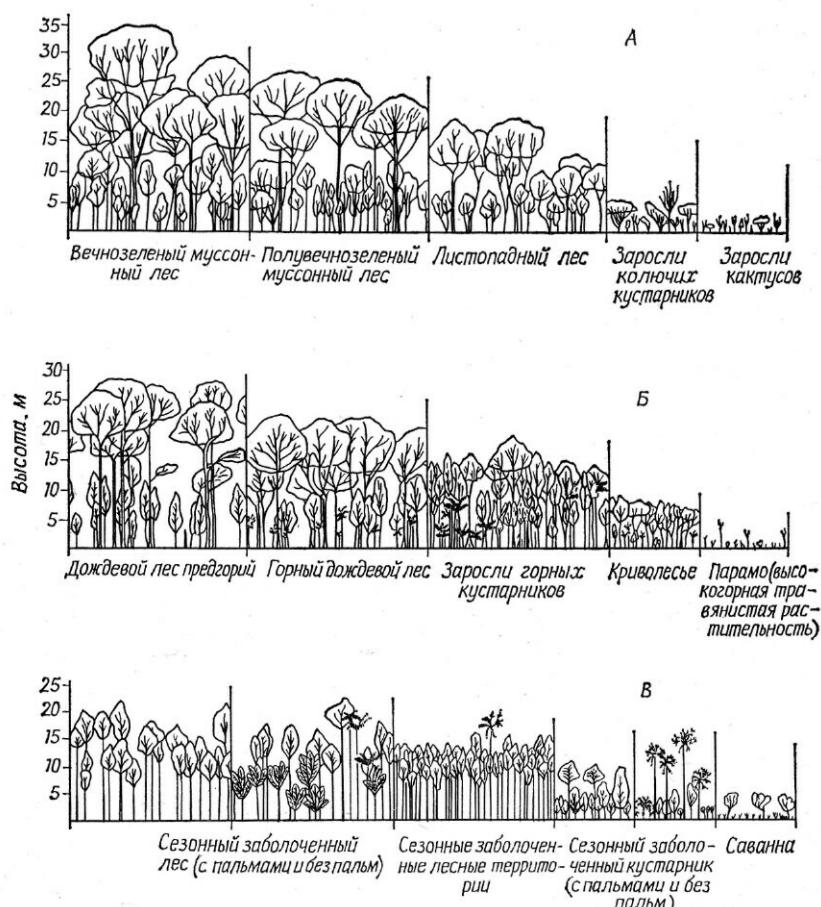


Рис. 3.17. Профили растительности вдоль трех экоклинов. А. Градиент влажности от муссонного дождевого леса до пустыни. Б. Градиент высоты над уровнем моря в горной тропической местности от тропического дождевого леса до альпийских травянистых ассоциаций (парамо). В. Градиент влажности от заболоченного леса до саванны. (Из Beard, 1955.)

вами, называется **экотоном**. Типичные экотоны богаты видами, так как они включают представителей обоих основных сообществ, а также могут содержать формы, свойственные и самому экотону. Серии сообществ часто переходят друг в друга почти непрерывно (рис. 3.17). Такое градиентное сообщество называется **экоклином**. Экоклины могут быть прослежены как в пространстве, так и во времени.

Локальное рассмотрение пространственного экоклина приводит к так называемому градиентному анализу (Whittaker, 1967). Оказывается, что изменение численности организмов вдоль ряда гра-

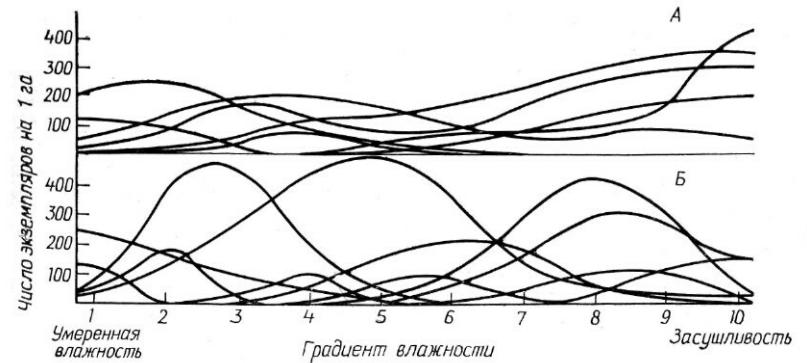


Рис. 3.18. Фактическое распределение популяций некоторых видов растений по градиенту влажности от сравнительно влажных долин до сухих юго-западных склонов в горах Сискиго в северной Калифорнии (А) и в горах Санта-Каталина на юге Аризоны (Б). (Из Whittaker, 1967.)

диентов среди описывается колоколообразными кривыми, напоминающими кривые толерантности (которые будут обсуждены в гл. 4). Эти кривые имеют тенденцию варьировать независимо друг от друга и часто широко перекрываются (рис. 3.18), свидетельствуя о том, что у популяции каждого вида имеются свои специфические требования к среде, свой диапазон толерантности к местообитанию, а следовательно, и своя собственная зона максимального доминирования. Такое непрерывное замещение одних видов растений другими вдоль градиента местообитания называется **континуумом растительности** (рис. 3.18).

Временной экоклин, или изменение состава сообщества во времени, происходящее как посредством смен в относительном доминировании составляющих его популяций, так и путем вымирания одних видов и внедрения других, называется **сукцессией**. Первичная сукцессия, как мы только что видели, есть развитие сообщества на голых скальных породах; вторичные сукцессии — это изменения, происходящие после уничтожения естественной растительности и почвы. Так, например, заброшенное поле в юго-восточной части США, предоставленное естественному зарастанию, по очереди заселяется однолетними сорняками (росичкой кровяной и астрами), бородачом, мелкими многолетниками, разнообразными многолетними кустарниками, сосной и, наконец, дубом и гикори (рис. 3.19). В соответствии с сукцессионными сменами растительности наблюдаются также коренные изменения состава фауны птиц и их видового разнообразия; такая смена в свою очередь является составной частью процесса сукцессии целого сообщества. Растения на каждой стадии сукцессии изменяют среду, делая ее, по-видимому, более пригодной для видов, свойственных последующим стадиям сукцессии. В типичном случае по ходу сукцессии

возрастает теневыносливость. Весь процесс вторичной сукцессии может продолжаться много лет, так, например, в рассмотренном выше случае — более столетия. Только лес из дуба и гикори представляет собой устойчивое сообщество, которое находится в динамическом равновесии и способно к самовозобновлению. Подобная конечная стадия сукцессии называется *климаксом*. В пустынях, где чахлая растительность очень слабо влияет на микроклимат, а образования почвы практически не происходит, первые поселяющиеся растения обычно и являются видами, свойственными климаксу; подобная сукцессия, если только ее можно так на-

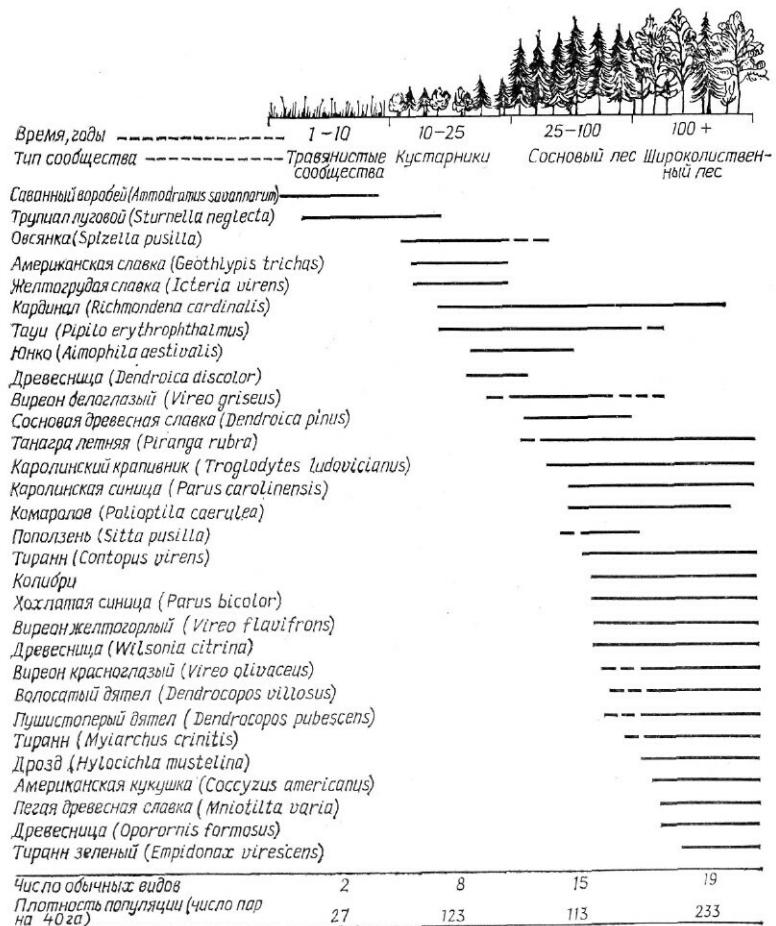
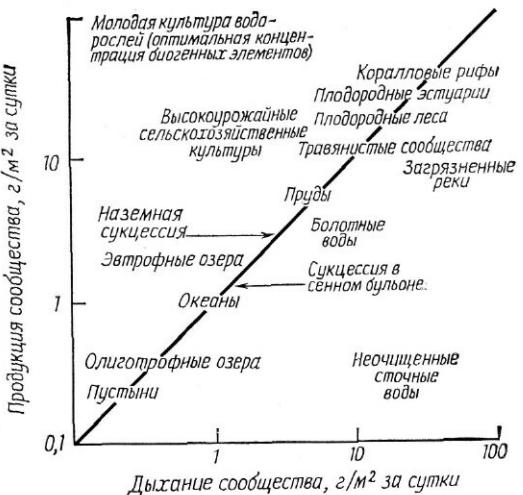


Рис. 3.19. Типичная картина вторичной сукцессии растительности и орнитофауны на заброшенных пустошах в юго-восточной части США. Число видов птиц заметно возрастает с усложнением вертикальной структурированности растительного покрова. (Из MacArthur, Connell, 1966 по Odum.)

Рис. 3.20. Соотношение суммарной первичной продукции и суммарного дыхания в различных сообществах. Обе величины выражены в $\text{г}/\text{м}^2$ за сутки, что соответствует $\text{кал}/\text{м}^2$ за сутки. Сообщества, располагающиеся на диагональной линии, находятся в состоянии равновесия: их продукция равна дыханию. Сообщества, продукция которых превышает дыхание (автотрофные), располагаются над диагональю, а те, у которых дыхание превышает продукцию (гетеротрофные), располагаются под диагональю. (Из Odum, 1959 по H. Odum.)



звать, очень коротка. Биомы Земли представляют собой климаксные сообщества, которые доминируют в тех или иных местах. Нарушения, вызванные как деятельностью человека, так и природными факторами (молнии, пожары, засухи, оползни, ураганы, наводнения), обычно повторяются достаточно часто, поэтому на обширных территориях сообществам не хватает времени для достижения климаксной стадии. Когда же климакс в целом достигнут, доля местообитаний, поддерживающих ранние стадии сукцессии, определяется частотой различных нарушений, происходящих на данной территории. В глобальном масштабе ненарушенные области должны находиться главным образом на стадии климакса. В течение сукцессии продукция за год превышает затраты на дыхание и органические вещества накапливаются, образуя почву и увеличивающуюся суммарную биомассу растений и животных. На стадии климакса продукция становится равной дыханию, и накопление органического вещества приостанавливается (рис. 3.20).

Анализ вторичной сукцессии в лесах северо-запада США был предпринят Хорном (Horn, 1975). Согласно предложенной им схеме, лес рассматривается как совокупность независимых ячеек, причем каждая такая ячейка занята отдельным деревом, а проценты молодых всходов разных древесных пород, растущих под пологом отдельных старых деревьев, используются для составления «переходной матрицы» (табл. 3.2). Хорн предположил, что проценты всходов разных видов под пологом конкретного дерева отражают вероятности замещения его этими видами. Начав с обследования деревьев 25-летнего насаждения, Хорн предсказал

¹ По принятой у нас терминологии — парцелл. — Прим. ред.

Таблица 3.2. Переходная матрица для леса в Принстоне¹

Полог леса	Всходы, %											Сумма
	ТК	БТ	С	НЛ	Л	ДБ	ДК	Г	Т	КК	БК	
ТК	3	5	9	6	6	—	2	4	2	60	3	104
БТ	—	—	47	12	8	2	8	0	3	17	3	837
С	3	1	10	3	6	3	10	12	—	37	15	68
НЛ	1	1	3	20	9	1	7	6	10	25	17	80
Л	—	—	16	0	31	0	7	7	5	27	7	662
ДБ	—	—	6	7	4	10	7	3	14	32	17	71
ДК	—	—	2	11	7	6	8	8	8	33	17	266
Г	—	—	1	3	1	3	13	4	9	49	17	223
Т	—	—	2	4	4	—	11	7	9	29	34	81
КК	—	—	13	10	9	2	8	19	3	13	23	489
БК	—	—	—	2	1	1	1	1	8	6	80	405

¹ Число всходов каждого из видов, перечисленных в верхнем ряду (приведены сокращения русских названий), выражено как процент от суммарного числа всходов (последний столбец), найденных под пологом видов, перечисленных в левом столбце. Данные цифры интерпретируются как процент особей вида, указанного слова, который может быть за одно поколение заменен видом, указанным в верхнем ряду. Жирным шрифтом выделены проценты самозамещений. Общее число ученых всходов — 3286. Прочерк означает отсутствие вида, а нуль — что его процент составляет менее 0,5.

Перечислены следующие виды: ТК — тополь крупнозубчатый (*Populus grandidentata*), БТ — бересклетоподобный (*Betula populifolia*), С — сассафрас (*Sassafras albidum*), НЛ — нисса лесная (*Nyssa sylvatica*), Л — ликвидамбар (*Liquidambar styraciflua*), ДБ — дуб белый (*Quercus alba*), ДК — дуб красный (группа видов *Q. erythrobalanus*), Г — гикори (*Carya* spp.), Т — тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*), КК — клен красный (*Acer rubrum*), БК — бук крупнолистный (*Fagus grandifolia*). Из Horn, 1975b. Copyright by the President and Fellows of Harvard College.

видовой состав «климаксного» сообщества, который хорошо соответствовал действительному составу 350-летнего леса.

КЛАССИФИКАЦИЯ ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВ

Биотические сообщества классифицировались разными способами. Одна из ранних попыток такой классификации принадлежит Мерриэму (Merriam, 1890), который различал ряд «жизненных зон», выделяемых только на основе температуры (без учета количества осадков). Слишком упрощенная схема Мерриэма теперь не используется, хотя заложенный в ней подход позволил более или менее определенно предсказать соотношение между климатом и растительностью.

Шелфорд (Shelford, 1913a, 1963) и его ученики придерживались другого взгляда на классификацию сообществ. Они не пытались непосредственно связывать климат местности с обитающими в ней растениями и животными, а, основываясь на харак-

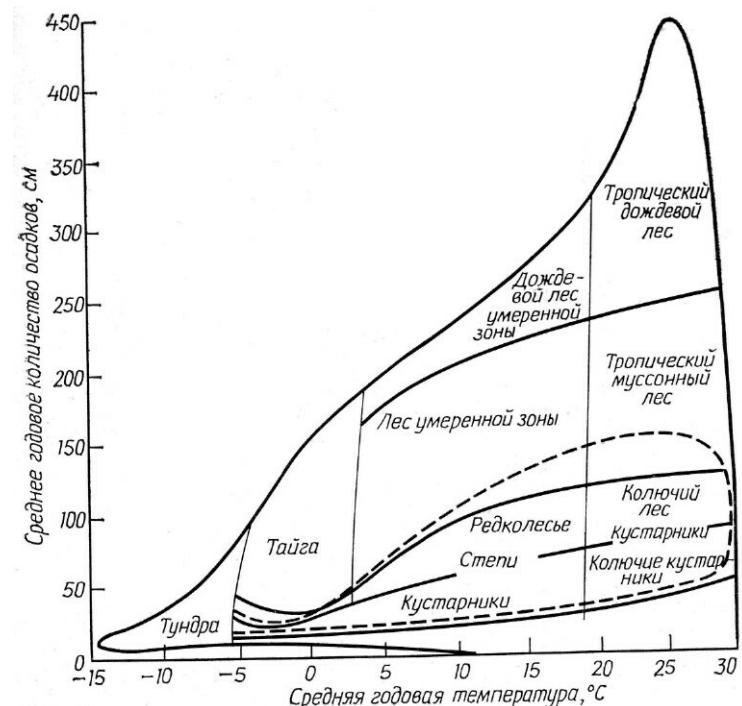


Рис. 3.21. Схема, показывающая корреляцию между климатом (средняя годовая температура и количество осадков) и основными растительными формациями. Границы между растительными формациями приблизительны, поскольку на них влияют тип почвы, сезонность в распределении осадков, а также такие разрушительные факторы, как пожары. Пунктирная линия ограничивает климатическую область, в которой может преобладать травянистая или древесная растительность в зависимости от сезонного распределения осадков. Сравните этот рисунок с рис. 2.15 и 3.22. (Из Whittaker, 1970. Воспроизведено с разрешения Macmillan Publishing Co., Inc. из «Community and Ecosystems» by Robert H. Whittaker, 1970. Copyright Robert H. Whittaker, 1970.)

терных видах, разбивали отдельные природные сообщества на большое число так называемых биомов и ассоциаций. Сама по себе такая схема носит скорее описательный характер и на ее основе трудно что-либо предсказать. Подробные описания различных сообществ, например приведенные у Дайса (Dice, 1952) и Шелфорда (Shelford, 1963), часто могут оказаться очень полезными, так как позволяют сравнительно легко познакомиться с тем или иным конкретным сообществом.

Исследователи, разрабатывавшие подобную классификацию, обычно рассматривали сообщества как дискретные образования, причем считали, что переходы между ними выражены слабо или совсем отсутствуют. Так, согласно мнению представителей школы

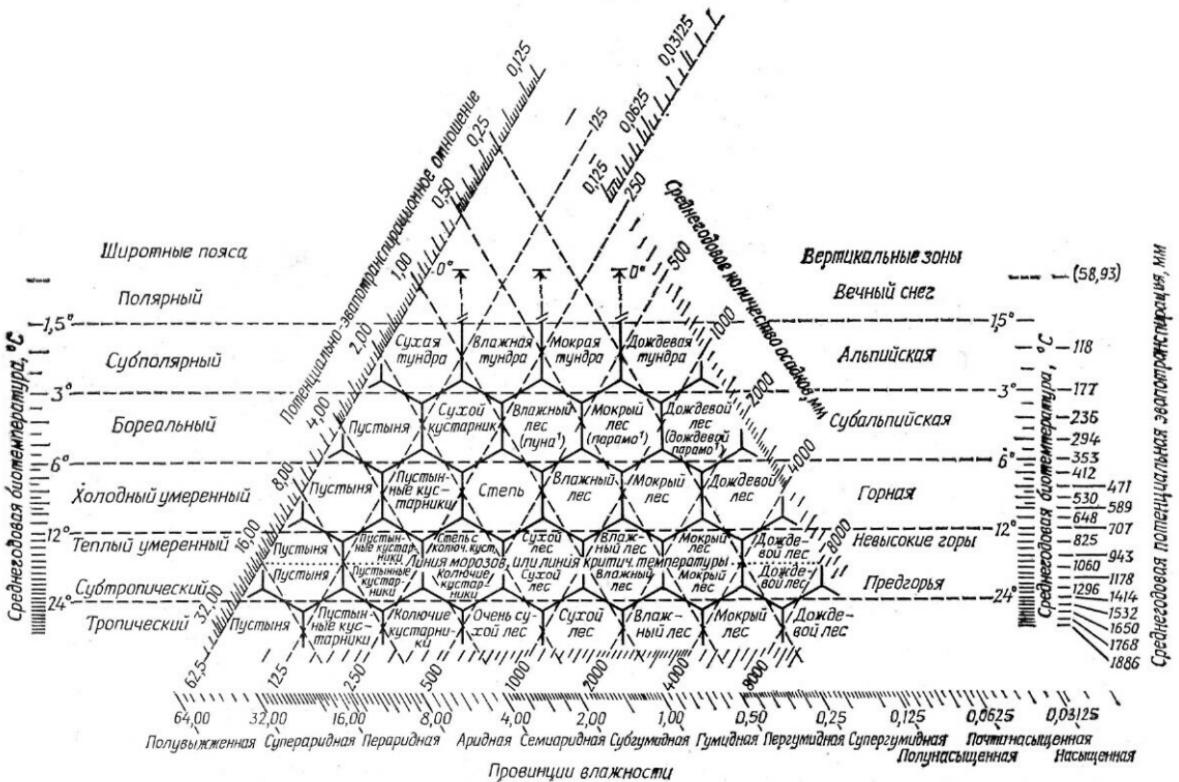


Рис. 3.22. Корреляция между климатом и растительностью, представленная в другой форме. Хотя на первый взгляд эта схема кажется более сложной и содержащей большее количество переменных, она на самом деле не отличается принципиально от той, что изображена на рис. 3.21. Объяснения см. в тексте. (Из Holdridge, 1967). Среднегодовая биотемпература вычисляется из среднемесячных температур, причем все температуры ниже нуля и выше 30°C принимаются равными нулю. (Как показывают современные исследования, применение данной формулы оправданно.)

¹ Только в субальпийском поясе тропиков.

Шелфорда, биомы — это скорее четко различающиеся, реально существующие в природе объекты, чем искусственные и произвольные конструкции человеческого разума. Представители другой школы (McIntosh, 1967; Whittaker, 1970) придерживаются иной точки зрения, подчеркивая, что сообщества переходят друг в друга и образуют так называемые континуумы или экоклины (рис. 3.17 и 3.18).

Две недавние попытки связать климат и растительность показаны на рис. 3.21 и 3.22 (ср. с рис. 2.15). На схеме, предложенной Уиттэкером (рис. 3.21), строится график среднегодового количества осадков в зависимости от среднегодовых температур, а плоскость графика заполняется растительными формациями, существующими обычно при данном климате. Подобный способ позволяет показать влияние макроклимата на растительность, хотя, как подчеркивает Уиттэкер, эти корреляции не являются жесткими и постоянными, а локальный тип растительности зависит и от ряда других факторов, например типа почвы, сезонности выпадения осадков и частоты нарушений, вызванных пожарами и наводнениями.

На первый взгляд схема Холдриджа (рис. 3.22) выглядит более сложной и утонченной, однако пристальное изучение показывает, что между ними на самом деле мало различий. На рис. 3.22 отложена среднегодовая «биотемпература» (определенная просто как среднегодовая температура без учета значений ниже 0 и выше 30°C) и среднегодовое количество осадков (эти две оси обозначены на рисунке жирным шрифтом). Между среднегодовой биотемпературой и среднегодовой потенциальной эвапотранспирацией существует прямая положительная связь (Holdridge, 1959), что отражено в правой части рисунка. «Широтные районы» и «высотные пояса», выделенные Холдриджем, также целиком определяются среднегодовой биотемпературой. От взаимодействия среднегодовой биотемпературы и среднегодового количества осадков зависит в свою очередь положение двух других осей: «потенциального эвапотранспирационного отношения» и «провинций влажности». Следовательно, по сути дела данная усложненная схема оперирует только с двумя *независимыми* переменными. Эти два рисунка еще раз четко демонстрируют наличие тесной взаимосвязи между климатом и растительностью, о которой уже говорилось в начале главы.

НЕКОТОРЫЕ СООБРАЖЕНИЯ ПО ПОВОДУ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Хотя, по-видимому, в водных и наземных экосистемах действуют одни и те же экологические принципы, между этими системами существуют и серьезные, заслуживающие внимания различия. Например, на суще первичные производители — это прикрепленные формы, как правило, крупные и сравнительно долго живущие

(поскольку воздух не оказывает им серьезной механической поддержки, необходимо развитие специальных опорных тканей древесины). Продуценты же водных сообществ — это, как правило, формы свободноплавающие, микроскопические (за исключением бурых водорослей) и очень недолго живущие (благодаря большой плотности воды необходимость в образовании опорных тканей отпадает, а к тому же крупное планктонное растение могло бы не выдержать разрушающего действия турбулентных потоков). Большинство экологов изучают либо водные, либо наземные системы, причем экологию водных систем можно подразделить на отдельные области исследования, например экологию пресных вод или экологию моря. Лимнология — это изучение пресноводных экосистем — прудов, озер и рек, а океанология имеет дело с морскими водоемами. Поскольку предыдущая, а в значительной степени и последующая части книги посвящены наземным экосистемам, для полноты картины кратко рассмотрим в этом разделе некоторые, наиболее характерные черты водных экосистем, в первую очередь озер. Как объекты экологического исследования озера особенно привлекательны, поскольку они представляют собой целостные экосистемы, дискретные и почти полностью изолированные от других экосистем. Приток биогенных элементов в озеро и их вынос из озера часто могут быть оценены довольно просто. Изучение озер — это захватывающая область науки, и читателя, интересующегося ею, можно отослать к работам Ратнера (Ruttner, 1953), Хатчинсона (Hutchinson, 1957b, 1967), Коула (Cole, 1975), и Ветцеля (Wetzel, 1975).

На водные организмы сильное влияние оказывают физические и химические свойства воды. Как уже отмечалось выше, вода имеет большую удельную теплоемкость, а в твердом (замерзшем) состоянии ее плотность меньше, чем в жидком (поэтому лед плавает). Вода достигает максимальной плотности при 4°C , и вода, имеющая такую температуру, «тонет». Кроме того, вода — это универсальный растворитель, содержащий в растворенном состоянии множество важнейших веществ.

В относительно глубоком типичном озере умеренной зоны ежегодно можно наблюдать заметные изменения температуры, происходящие по одной схеме. Во время теплых летних месяцев вода на поверхности озера нагревается, а поскольку ее плотность при этом уменьшается, образуется поверхностный слой теплой воды, или эпилимнион (рис. 3.23, А). (Передача тепла в озере происходит благодаря перемешиванию, вызванному главным образом ветром.) Более глубоко лежащие массы воды, образующие зону так называемого гиполимниона, остаются в течение лета холодными, часто сохраняя температуру около 4°C . Промежуточная зона резкого изменения температуры, отделяющая эпилимнион от гиполимниона, называется металимнионом (рис. 3.23, Л). (Купаясь в озере, человек может узнать о существовании слоев воды с раз-

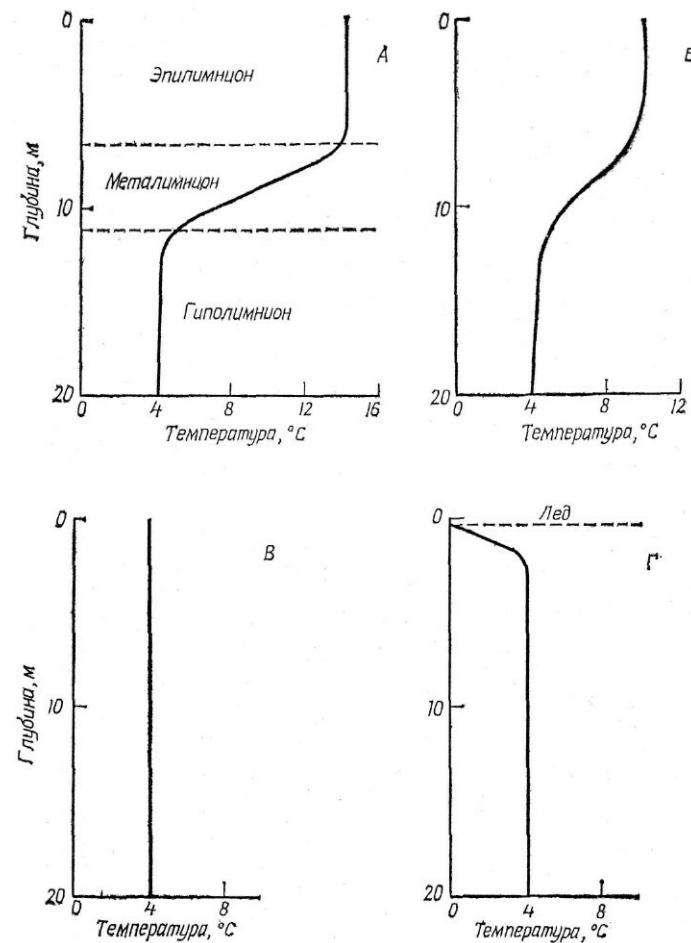


Рис. 3.23. Гипотетическая схема, показывающая сезонные изменения вертикального распределения температуры в глубоком озере умеренной зоны. А. Стратификация в летнее время. Б. Охлаждение верхних слоев воды в начале осени. В. Равномерное вертикальное распределение температуры (в данном случае она равна 4°C), наблюдаемое поздней осенью или в самом начале зимы (состояние гомотермии). Г. Охлаждение воды у поверхности озера слоем льда в морозные, зимние месяцы.

ной температурой, когда, нырнув в глубину или просто опустив ниже ноги, попадает в холодную воду гиполимниона.) Озеро, в котором кривая распределения температуры (или батимерограмма) напоминает ту, что изображена на рис. 3.23, А, называется стратифицированным, так как более теплые слои расположены в нем над более холодными.

Осенью с уменьшением притока солнечной энергии поверхность воды остывает, отдавая тепло окружающей сухе и атмосферному воздуху (рис. 3.23, Б). В конце концов эпилимнион охлаждается до температуры гиполимниона, и в озере устанавливается гомотермия (рис. 3.23, В), или период «осеннего перемешивания». С наступлением морозов поверхность озера превращается в лед, а температурный профиль водоема выглядит примерно так, как изображено на рис. 3.23, Г. Весной, когда лед сходит, озеро еще раз становится гомотермным (период весеннего перемешивания), после чего поверхностные воды быстро нагреваются и снова устанавливается стратификация.

Благодаря вызывающим течения ветрам вода в поверхностном слое циркулирует. В стратифицированном озере эпилимнион образует более или менее замкнутую ячейку циркуляции, поскольку более глубоко расположенные массы холодной воды только в очень малой степени смешиваются с теплой водой у поверхности. В течение этого периода, называемого периодом летней стагнации, мертвые организмы и взвешенное органическое вещество погружаются в неперемешивающийся гиполимнион. Когда в озере снова устанавливается гомотермия, начинается вертикальная циркуляция водных масс и богатые биогенными элементами глубинные воды возвращаются на поверхность. Данные явления, происходящие весной и осенью, лимнологи называют весенними и соответственно осенними перемешиваниями. Метеорологические условия, особенно скорость ветра и его продолжительность, сильно влияют на перемешивание: если в период гомотермии не наблюдается сильных ветров, вода в озере может полностью не перемешаться, и большое количество биогенных элементов окажется как бы запертым в глубинах озера. После полного перемешивания характер всей водной массы озера становится одинаковым, и в частности выравниваются концентрации различных растворенных веществ, например кислорода и углекислого газа.

Так как озера различаются по концентрации биогенных элементов и по степени продуктивности, их можно расположить в ряд, характеризующийся постепенным переходом от озер с низким содержанием биогенных элементов и низкой продуктивностью (*олиготрофных*) до озер, характеризующихся высоким содержанием биогенных элементов и высокой продуктивностью (*эвтрофных*). Чистые холодные и глубокие озера, расположенные высоко в горах, как правило, олиготрофные, а более мелкие, теплые и лучше перемешиваемые озера, подобные многим озерам низменностей, обычно эвтрофные. Олиготрофные озера часто населены ценными видами рыб, представляющими интерес для спортивного рыболовства, например форелью, тогда как в эвтрофных озерах часто обитает так называемая «сортная» рыба, например карп. Многие озера, по мере того как они стареют и заполняются донными осадками, претерпевают постепенно процесс естественной эвтро-

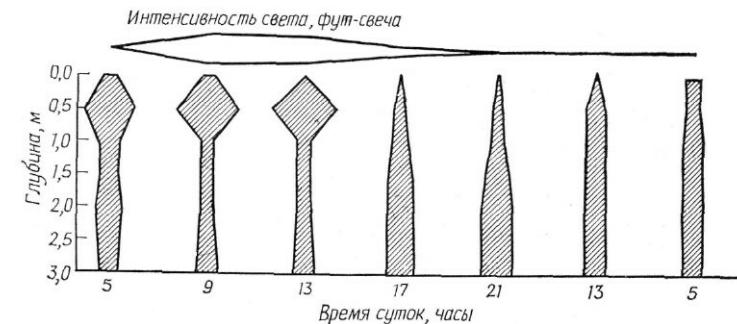


Рис. 3.24. Схема суточных вертикальных миграций, связанных с изменениями освещенности, которые наблюдаются у многих пресноводных планктонных животных. Ширина каждого столбика пропорциональна плотности животных на данной глубине в данное время. (Из Hutchinson, 1967 по Cowles, Brambel.)

фикации, становясь все более и более продуктивными. Человечество ускоряет этот процесс, удобряя озера сточными водами, и благодаря нашему влиянию многие олиготрофные озера быстро превращаются в эвтрофные. Хороший показатель степени эвтрофикации — содержание кислорода летом в глубинных водах. В относительно малопродуктивном озере содержание кислорода слабо меняется с глубиной, и на дне озера кислород имеется в избытке. В противоположность этому в продуктивных озерах содержание кислорода резко падает с глубиной, а около дна в летнее время часто развиваются анаэробные процессы. С началом осеннего перемешивания вода, богатая кислородом, доходит до донных осадков, и там снова создаются возможности для аэробных процессов. Однако, когда такое озеро становится стратифицированным, кислород в его глубинах быстро расходуется бентосными организмами, а восполнение запасов кислорода за счет фотосинтеза происходит не может, так как в глубоких водах он протекает очень слабо или не протекает совсем.

Отмеченные сезонные изменения физических факторов оказывают глубокое влияние на живущие в озере организмы. Ранней весной и после осеннего перемешивания поверхностные воды обогащаются растворенными биогенными элементами, нитратами и фосфатами, и в это время озера умеренной зоны очень продуктивны, тогда как в середине лета для фитопланктона верхних слоев многие биогенные элементы недоступны и первичная продукция сильно уменьшается.

Организмы озерного сообщества обычно распределены во времени и пространстве строго закономерно. Так, существует, например, типичная повторяющаяся сезонная сукцессия планктонных водорослей с максимумом диатомовых зимой, сменяемых весной десмидиевыми и зелеными, которые в свою очередь летом постепенно уступают место сине-зеленым. Состав зоопланктона также

варьирует по сезонам. Такая времененная гетерогенность может успешно способствовать процветанию разнообразного планкtonного сообщества путем периодического изменения конкурентных преимуществ отдельных видов, что облегчает существование многих видов планкtonных растений и животных в сравнительно гомогенной среде (Hutchinson, 1961). Хотя планктон переносится водными течениями, многие планкtonные организмы — достаточно сильные пловцы, чтобы выбрать себе подходящую глубину. Такие виды часто совершают настоящие вертикальные миграции в разное время суток и (или) в разные сезоны, пребывая в каждый момент времени на определенной глубине (рис. 3.24).

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Allee et al., 1949; Andrewartha, Birch, 1954; Clapham, 1973; Clarke, 1954; Colinvaux, 1973; Collier et al., 1973; Daubenmire, 1947, 1956, 1968; Kendeigh, 1961; Knight, 1965; Kormondy, 1969; Krebs, 1972; Lowry, 1969; Odum, 1959, 1971; Costing, 1958; Ricklefs, 1973; Smith, 1966; Watt, 1973; Weaver, Clements, 1938; Whittaker, 1970.

Жизненные формы растений и биомы

Cain, 1950; Clapham, 1973; Givnish, Vermeij, 1976; Horn, 1971; Raunkaier, 1934; Whittaker, 1970, 1975.

Микроклимат

Collier et al., 1973; Gates, 1962; Geiger, 1966; Lowry, 1969; Schmidt-Nielsen, 1964; Smith, 1966.

Первичная продукция и эвапотранспирация

Collier et al., 1973; Gates, 1965; Horn, 1971; Meyer, Anderson, Bohning, 1960; Odum, 1959, 1971; Rosenzweig, 1968; Whittaker, 1970, 1975; Woodwell, Whittaker, 1968.

Форма, размер и расположение листьев

Bailey, Sinnott, 1916; Clements, 1904; Esser, 1946a, 1946b; Gentry, 1969; Givnish, Vermeij, 1976; Horn, 1971, 1975a, 1975b, 1976; Howland, 1962; Janzen, 1976; Miller, 1977; Opatowski, 1945, 1946; Orians, Solbrig, 1977; Parkhurst, Loucks, 1971; Ryder, 1954; Vogel, 1970.

Почвообразование и первичная сукцессия

Black, 1968; Burges, Raw, 1967; Crocker, 1952; Crocker, Major, 1955; Doeksen, van der Drift, 1963; Eyre, 1963; Fried, Broeshart, 1967; Jenny, 1941; Joffe, 1949; Costing, 1958; Richards, 1974; Schaller, 1968; Waksman, 1952; Whittaker, Walker, Kruckeberg, 1954.

Эктоны, континуум растительности и вторичная сукцессия

Clements, 1920, 1949; Horn, 1971, 1975a, 1975b, 1976; Kershaw, 1964; Loucks, 1970; Margalef, 1958b; McIntosh, 1967; Pickett, 1976; Shimwell, 1971; Terborgh, 1971; Whittaker, 1953, 1965, 1967, 1969, 1970, 1972.

Классификация природных сообществ

Braun-Blanquet, 1932; Clapham, 1973; Dice, 1952; Gleason, Cronquist, 1964; Holdridge, 1947, 1959, 1967; McIntosh, 1967; Merriam, 1890; Shelford, 1913a, 1963; Tosi, 1964; Whittaker, 1962, 1967, 1970, 1975.

Водные экосистемы

Clapham, 1973; Cole, 1975; Ford, Hazen, 1972; Frank, 1968; Frey, 1963; Grice, Hart, 1962; Henderson, 1913; Hochachka, Somero, 1973; Hutchinson, 1951, 1957b, 1961, 1967; Mann, 1969; National Academy of Sciences, 1969; Perkins, 1974; Russell-Hunter, 1970; Ruttner, 1953; Sverdrup et al., 1942; Watt, 1973; Welch, 1952; Wetzel, 1975, Weyl, 1970.