

ФОРМИРОВАНИЕ ЭПИФИТНЫХ СООБЩЕСТВ В ИСКУССТВЕННЫХ ЛЕСНЫХ ПОСАДКАХ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

© 2020 г. А. К. Еськов^{a, d, *}, Н. Г. Прилепский^{b, d}, В. А. Антипина^a,
Е. В. Абакумов^{c, d}, Nguyen Van Thinh^d

^aГлавный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Россия 127276 Москва, ул. Ботаническая, 4

^bМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Россия 119991 Москва, Ленинские горы, 1

^cФГБОУВО Санкт-Петербургский государственный университет,
Россия 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7-9

^dРоссийско-Вьетнамский научно-исследовательский и технологический центр, Вьетнам, Хошимин,
Южное отделение, Ho Chi Minh City, 3, st. 3/2, Dst. 10

*e-mail: A.K.Eskov@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.09.2018 г.

После доработки 02.09.2019 г.

Принята к публикации 18.09.2019 г.

Исследовали эпифиты в искусственных лесопосадках, имитирующих смешанный тропический лес Южного Вьетнама. По числу видов эпифитные орхидные (6 видов) лучше представлены, чем папоротники (5 видов), но последние преобладают по количеству особей. Сравнение флористического состава эпифитного сообщества посадок с близлежащим материнским лесом (индекс Стугруна-Радулеску $p_{sr} = 0.68$), а также двумя другими лесными массивами Южного Вьетнама (лесхоз Ма Да и о. Фу Куок; $p_{sr} = 0.61$ и 0.71 соответственно), не выявило существенного сходства. Однако полученные данные свидетельствуют о том, что за 20 лет в искусственных лесопосадках сформировалось относительно сложное эпифитное сообщество, способное накапливать в кронах до 100 кг/га депонированного органического вещества и компонентов минерального питания растений.

Ключевые слова: эпифиты, форофиты, тропический лес, национальный парк Кат Тьен, подвешенные почвы, восстановление тропического леса

DOI: 10.31857/S0367059720030075

Эпифиты представляют очень большой массив видового разнообразия влажных тропических лесов и составляют около 10% от всех видов сосудистых растений [1, 2]. Вопрос о том, насколько состав эпифитной флоры зависит от древесной растительности и антропогенного влияния на неё, остается недостаточно изученным [3, 4]. Еще менее понятна роль эпифитов в процессах лесовосстановления. Динамической стороне трансформации структуры эпифитных сообществ с зафиксированными изменениями во времени посвящено сравнительно мало исследований, длительность которых колебалась от 4 мес. [5] до 8 лет [6]. Эти и другие [7, 8] работы показывают, что эпифитное сообщество меняется во времени как структурно, так и флористически. Ранее нами было показано, что различные семейства эпифитов Южного Вьетнама сильно различаются представленностью в разных типах леса: в сложившемся климаксовом сообществе доминируют орхидные, а в сукцессионных рядах — папоротники [4]. Кроме того, в формациях, произрастающих на олиго-

трофных почвах, эпифитное сообщество становится фактором эндоэкогенеза благодаря массовому развитию облигатных и факультативных мирмекофильных эпифитов и привлечению зоогенного азота в фитогенные поля форофитов, на которых они растут [9, 10]. В целом можно сказать, что с течением времени эпифитное сообщество усложняется путем увеличения и доминирования представителей орхидных.

Экосистемная роль эпифитов масштабна [11, 12] и, в частности, основана на накоплении в эпифитном сообществе соединений азота [11], полученного в ходе азотификации консортивными цианобактериями [13] или из атмосферных депозитов [14, 15]. Сумму живой биомассы эпифитов, разлагающейся в эпифитных комах органического вещества и подвешенных почвах, можно трактовать как *эпифитный материал* — *epiphytic material* (ЭМ) [12]. Элементы минерального питания растений (ЭМП), депонированные в эпифитах, становятся доступными для древесной растительности, когда они падают из крон на почву, при вымы-

вании осадками и в случае вставания адвентивных корней форофитов в подвешенные почвы [11].

Большую роль в накоплении и формировании подвешенных почв играют эпифитные папоротники, “гнездо” которых состоит в основном из отмерших корней самого растения [16] и образуется независимо от опада форофитов. Эта особенность генезиса подвешенных почв папоротников может быть ключевой для формирования эпифитного сообщества на ранних этапах существования леса, когда биологическая продуктивность самих деревьев еще невелика. Эпифитные орхидеи более характерны для зрелых лесных сообществ, что, по-видимому, связано со сложностью их симбиотических связей с микробиотой, обитающей на коре форофитов [1, 3].

В Неотропике экосистемная роль эпифитных папоротников мала: так, в Колумбийской Амазонии сравнение молодых (от 2 до 30 лет) и старовозрастных лесов показало доминирование на всех этапах развития эпифитного сообщества ароидных, бромелиевых и ряда других цветковых семейств, представители которых обладают хорошо развитыми механизмами сбора и удержания органического вещества и воды [1, 17]. Это можно трактовать как свидетельство адаптивных преимуществ таких приспособлений. Однако в тропиках Старого Света танковые бромелиевые и ряд эпифитных родов ароидных (в частности, *Anthurium*) полностью отсутствуют. Можно ожидать, что именно эпифитные папоротники в тропических лесах Южного Вьетнама играют экологическую роль накопителей органической массы и задержания воды и ЭМП в кронах, создавая основу для формирования сложного эпифитного сообщества.

Целью нашей работы было исследование флористического состава и ЭМ эпифитного сообщества в искусственных лесопосадках, имитирующих первичный лес. Особое внимание было уделено выяснению роли папоротников и количественной характеристике их вклада в образование ЭМ. Для этого исследовали искусственные посадки в национальном парке Кат Тьен (провинция Донг Най) Южного Вьетнама, имитирующие смешанный сезонный тропический лес с доминированием *Dipterocarpaceae*, высаженных в 1996–1998 гг. в рамках правительственной программы лесовосстановления [18]. Изучены флористический состав и структура эпифитного сообщества, сформировавшегося здесь за 20 истекших лет, а также оценены масштабы образования подвешенных почв и в целом эпифитной массы. Для сравнительной оценки соответствия и близости этого сообщества природным прототипам использованы данные о флористическом составе и структуре эпифитного сообщества малонарушенного высокоствольного леса Кат Тьен и других лесных формаций

Южного Вьетнама, опубликованные нами ранее [4], и литературные данные о близлежащем массиве Ма Да [19].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории национального парка (НП) Кат Тьен (провинция Донг Най), расположенного на юге Вьетнама, в 100 км к северу-востоку от г. Хошимин (11°21′–11°48′ с.ш.; 107°10′–107°34′ в.д.) [20] (рис. 1). Территория равнинная с небольшими всхолмлениями, высота от 120 до 170 м над ур. м. Субэкваториальный муссонный климат характеризуется двумя выраженными сезонами: влажным — с мая по октябрь и сухим — с ноября по апрель. Годовой ход температур слабо выражен, среднемесячная температура варьирует от 24°C (январь) до 28°C (апрель). Сумма осадков в месяцы влажного сезона (с мая по октябрь) составляет до 450 мм/мес., сухого (с ноября по апрель) — 8–15 мм/мес., годовая сумма осадков 2470 мм. Особенности микроклимата лесного массива хорошо исследованы [21]. Леса Кат Тьена произрастают на богатых почвах вулканического происхождения и ферраллитах [22] и имеют сложное таксономическое и структурное строение [23].

Естественный высокоствольный лес. Лесная растительность Кат Тьена включает деревья, лианы, полуэпифиты, эпифиты и наземные травы, которые относятся к 115 семействам. Деревья первого яруса листопадные. Среди крупных деревьев доминирует *Lagerstroemia calyculata* (Lythraceae); обычны *Azelia xylocarpa*, *Sindora siamensis* (Caesalpiniaceae), *Combretum quadrangulare*, *Terminalia calamansanai* (Combretaceae), *Haldina cordifolia* (Rubiaceae), *Hopea odorata* (Dipterocarpaceae), *Sterculia* cf. *cochinchinensis* (Sterculiaceae), *Tetrameles nudiflora* (Datiscaceae), *Aglaiia* sp. (Meliaceae), *Ficus* spp. (Moraceae) [23].

Пробная площадка в первичном лесу составляла около 1 га вокруг точки 11°26′14.2″ с.ш., 107°25′25.6″ в.д. в центральной части массива.

Лесные посадки. Исследование искусственных посадок проводили в 5 км юго-восточнее, около дер. Талай, у границы парка, на берегу р. Донг Най вокруг точки 11°23′44.4″ с.ш., 107°22′31.0″ в.д. (рис. 1). Площадь земельного участка для искусственных посадок составила 200 га. Половина этих площадей затопливается по меньшей мере 1 мес., а некоторые участки по 4–5 мес. во время сезона дождей. В посадках использованы 25 видов древесных растений: 7 видов *Dipterocarpaceae*, в частности *Dipterocarpus alatus*, *D. dyeri*, *Hopea odorata*, *Anisoptera costata*; 6 видов *Lythraceae* рода *Lagerstroemia*; 7 видов *Fabaceae* родов *Azelia*, *Sindora*, *Dalbergia*, *Pterocarpus*; 5 видов подлеска, из них *Ci-*

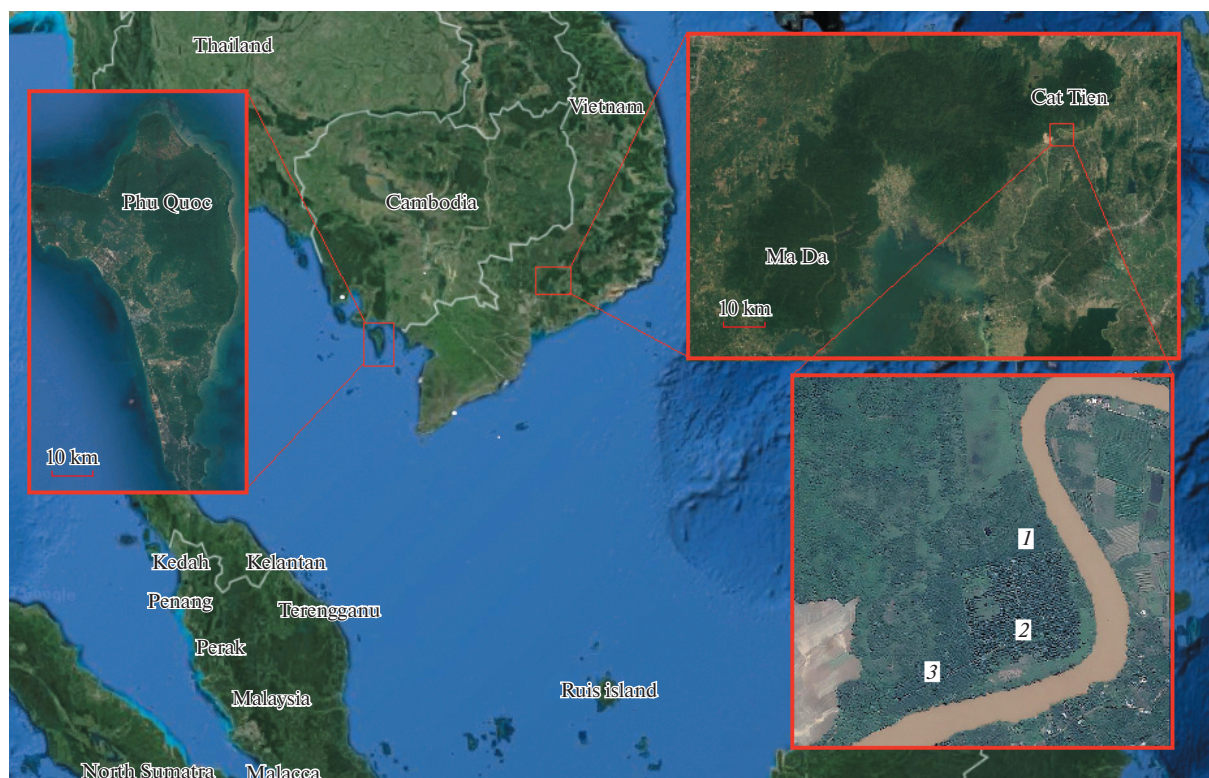


Рис. 1. Регион исследований на карте Южного Индокитая: национальный парк Кат Тьен (Cat Tien), массивы Ма Да (Ma Da) и острова Фу Куок (Phu Quoc). Посадки, имитирующие смешанный высокоствольный лес, расположены у излучины р. Донг Най на территории национального парка Кат Тьен, неподалеку от дер. Талай; пробные площадки обозначены номерами.

namtomum cassia и *Aquilaria crassna* не встречались в окружающих лесах.

Посадки были выполнены с 1996 г. до 1998 г. с участием французских специалистов по двум схемам, различающимся густотой посадки деревьев первого яруса. В дальнейшем уход за посадками заключался в прополке крупных злаков в подлеске для снижения вероятности пожаров [18]. В настоящее время деревья достигают 10–12 м высоты (рис. 2).

Эпифиты. Материал собирали в ноябре 2016 г. по традиционной методике исследования пробных площадок с учетом ряда особенностей, связанных со спецификой эпифитных сообществ. Исследованы 3 участка посадок площадью по 1 га (см. рис. 1). Каждый участок обходили параллельными маршрутами с интервалом 10 м так, чтобы каждое дерево было хорошо осмотрено. Подсчитывали число видов и обилие эпифитов на каждом форофите. Для сбора образцов использовали 5-метровый телескопический шест с крюком на конце. Образцы гнездовых эпифитов брали в 5-кратной повторности, определяли общий вес растения, а также вес зеленой массы и “гнезда”, высчитывали их среднюю сырую массу, которую использовали для экстраполяционной оценки ЭМ.

Для оценки влагоемкости ЭМ исследовали наиболее распространенные его типы, свойственные данным местообитаниям. В первую очередь определяли естественный сырой вес (в начале сухого сезона, более недели после дождя). Далее для измерения веса в состоянии предельной влажности замачивали комы ЭМ в воде более 1 ч и взвешивали после стекания ее излишков (без отжимания). После этого высушивали ЭМ в сушильном шкафу при температуре 70°C в течение 4 сут и измеряли сухой вес. Измерения осуществляли в трехкратной повторности для каждого вида. Исследованы следующие виды ЭМ: 1) “подвешенный опад” в корневищах *Lemmaphyllum microphyllum*; 2) материал “гнезд” *Microsorium punctatum*; 3) моховые “бороды” с тонких ветвей форофитов; 4) моховые подушки; 5) моховые подушки с подселением орхидей.

При изучении эпифитного сообщества высокоствольного леса сборы проводили с применением методов промышленного альпинизма. Собранные образцы растений определяли по флоре Вьетнама Pham-Hoàng Hô [24].

Для оценки видового разнообразия использовали формулу Шеннона-Уивера, видовой выравненности — индекс Пиелу [25]. Для оценки сход-



Рис. 2. Общий вид смешанных посадок, имитирующих низинный диптерокарповый лес, у дер. Талай в национальном парке Кат Тьен, провинция Донг Най, Вьетнам. Видно обилие эпифитов на многих деревьях.

ства эпифитной флоры разных лесных формаций использовали индекс Стугруна-Радулеску [25]:

$$\rho_{sr} = \frac{x + y - z}{x + y + z},$$

где x — число видов, встречающихся в первой флоре, но отсутствующих во второй; y — число видов, встречающихся во второй флоре, но отсутствующих в первой; z — число видов, встречающихся в обеих флорах (т.е. общих видов). Величина индекса в пределах от -1 до 0 указывает на сходство, а в пределах от 0 до $+1$ — на различие флор. Для сравнения использованы также опубликованные данные о составе эпифитов в двух лесных массивах Южного Вьетнама: лесхоз Ма Да [19] и о. Фу Куок [4].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Структура эпифитного сообщества высокоствольного тропического леса в национальном парке Кат Тьен весьма сложная и насчитывает 50 видов сосудистых растений из 11 семейств (табл. 1). Это больше, чем описано для близлежащего массива Ма Да (46 видов) [19] и о. Фу Куок (36 видов) [4]. Эпифитное сообщество представлено как минимум тремя вертикальными ярусами (синузиями), мало отличающимися от описанных нами ранее [4]. Эпифитное сообщество искусственных посадок намного беднее (11 видов), без четкой града-

ции по ярусам: 6 видов орхидей и 5 видов папоротников. Доминируют среди эпифитов в лесопосадках три вида эпифитных папоротников из семейства Polypodiaceae (рис. 3). Интересно, что в посадках встречаются виды, не отмеченные в лесу (например, *Lemmaphyllum microphyllum*). Для эпифитного сообщества посадок характерна низкая выравненность (индекс Пиелу $E = 0.66-0.74$), что говорит об активной фазе сукцессионных процессов и их незавершенности [4]. Среди орхидей наиболее часто встречается *Dendrobium crumenatum*, два вида обнаружены только в посадках. Один из них — мирмекофильный вид *Acriopsis indica*, встречающийся в разреженных формациях, где доминируют мирмекофильные эпифиты [9, 10]. По числу экземпляров эпифитов в посадках доминируют папоротники *Drynaria quercifolia* (109 экз.), *Microsorium punctatum* (80 экз.) и *Lemmaphyllum microphyllum*¹ (55 экз.), орхидеи представлены единично, хотя и преобладают по общему числу видов (в сумме 25 экз.).

Индекс Шеннона-Уивера в высокоствольном лесу Кат Тьена составил 4.83, в посадках — 1.73–2.21. Это сопоставимо с эпифитными сообществами мангровы и саванн Фу Куока ($H = 1.55-2.82$), но эпифитное сообщество, образующееся

¹ *Lemmaphyllum microphyllum* заплетает в той или иной степени все дерево, поэтому в данном случае число экземпляров равнозначно числу деревьев, на которых он обнаружен.

Таблица 1. Флористический состав, обилие и информационные индексы эпифитного сообщества леса Кат Тьен и лесных посадок близ Талая. Жирным выделены виды, встречающиеся на территории национального парка, но не найденные на исследованных пробных площадках

№	Семейство	Вид	Встречаемость, ед./га			
			Лес	Участок посадки		
				1	2	3
1	Orchidaceae	<i>Acampe papillosa</i>	1	—	5	3
2		<i>Acriopsis indica</i>	—	—	1	1
3		<i>Agrostophyllum brevipes</i>	2	—	—	—
4		<i>Arachnis annamensis</i>	1	—	—	2
5		<i>Bulbophyllum nasutum</i>	—	—	—	—
6		<i>B. rufinum</i>	1	—	—	—
7		<i>B. sp.</i>	5	—	—	—
8		<i>Coelogyne sp.</i>	4	—	—	—
9		<i>Cyrrhopetalum sp.</i>	1	—	—	—
10		<i>Dendrobium chrysotoxum</i>	2	—	—	—
11		<i>D. crumenatum</i>	1	3	3	5
12		<i>D. olygophyllum</i>	15	—	—	—
13		<i>D. sp. sec. Aporum</i>	2	—	—	—
14		<i>D. sp. sec. Crumenatum</i>	2	—	—	—
15		<i>D. sp. sec. Dendrobium</i>	—	1	—	—
16		<i>Eria sp.</i>	2	—	—	—
17		<i>Flickingeria sp.</i>	1	—	—	—
18		<i>Gastrochilus aff. pseudodistichus</i>	1	—	—	—
19		<i>G. obliquus</i>	1	—	—	—
20		<i>Grossaurea appendiculata</i>	7	—	—	—
21		<i>Luisia sp.</i>	1	1	—	—
22		<i>Oberonia sp.</i>	—	—	—	—
23		<i>Phalenopsis sp.</i>	1	—	—	—
24		<i>Pholidota articulata</i>	—	—	—	—
25		<i>P. imbricata</i>	3	—	—	—
26		<i>Thelasis pygmaea</i>	1	—	—	—
27		<i>Thrixspermum sp.</i>	4	—	—	—
28		<i>Thunia sp.</i>	5	—	—	—
29	Araliaceae	<i>Schefflera sp.</i>	1	—	—	—
30	Araceae	<i>Pothos sp.</i>	1	—	—	—
31		<i>Remusatia vivipara</i>	1	—	—	—
32		<i>Rhaphidophora sp. № 1</i>	2	—	—	—
33		<i>R. sp. № 2</i>	1	—	—	—
34	Gesneriaceae	<i>Aeschynanthus longicaulis</i>	1	—	—	—
35	Gentianaceae	<i>Fagraea sp.</i>	4	—	—	—
36	Zingiberaceae	<i>Hedychium bousigonianum</i>	1	—	—	—
37	Asclepiadaceae	<i>Dischidia cleistantha</i>	4	—	—	—
38		<i>D. hirsuta</i>	2	—	—	—
39	Aspleniaceae	<i>Asplenium ensiforme</i>	2	—	—	—
40		<i>A. nidus</i>	—	—	—	—
41		<i>A. sp.</i>	5	—	—	—
42	Davalliaceae	<i>Davallia sp.</i>	5	—	—	—
43	Polypodiaceae	<i>Drynaria quercifolia</i>	7	43	35	31
44		<i>D. rigidula</i>	—	—	—	—
45		<i>Lemmaphyllum microphyllum</i>	—	12	30	13
46		<i>Myrmecophylla sinuosa</i>	—	—	—	—
47		<i>Microsorium punctatum</i>	1	34	35	11
48		<i>Platynerium coronarium</i>	1	—	—	1
49		<i>Pyrrosia lanceolata</i>	—	—	2	—
50	Vittariaceae	<i>Vittaria sp.</i>	3	—	—	—
Всего, ед./га			106	94	111	67
Всего видов			40	6	7	8
Индекс Шеннона-Уивера (<i>H</i>)			4.83	1.73	2.07	2.21
Индекс Пиелу (<i>E</i>)			0.93	0.66	0.73	0.74



Рис. 3. Наиболее распространенные в посадках виды эпифитов: а — *Microsorium punctatum*; б — *Drynaria quercifolia*; в — *Lemnaphyllum microphyllum*. Виден разный механизм депонирования органического вещества: в двух первых случаях (а, б) эпифитное гнездо образуется разросшейся массой корней сидячего корневища или в пазухах фертильных листьев — “скобок”; в третьем случае (в) *Lemnaphyllum microphyllum*, поселяясь на сравнительно тонких ветвях, продолжает удерживать их после гибели, образуя “бороды” из сплетения корневищ, застрявших листьев, перегнивших остатков ветвей и гнезд дендробионтных муравьев.

на Фу Куоке в лесопосадках, более примитивно ($H = 1.51$) [4]. Сравнение с близлежащими лесами Южного Вьетнама показало, что флористически эпифитное сообщество посадок мало схоже с высокоствольными лесами юга Вьетнама и равноудалено от них. Сходство между посадками и высокоствольным лесом Фу Куока ($\rho_{sr} = 0.61$) более выражено, чем с массивом Ма Да ($\rho_{sr} = 0.71$) или материнским лесом Кат Тьен ($\rho_{sr} = 0.68$) (рис. 4). Эпифитные сообщества Кат Тьена и Ма Да обнаруживают большее сходство, чем все рассмотренные ($\rho_{sr} = 0.23$), так как эти два леса представляют собой фактически один массив (см. рис. 1).

Количество накопленной ЭМ в изученных посадках велико (табл. 2) по сравнению с техническими посадками Фу Куока, число эпифитов в которых не превышает 15 экз. (из 3 видов) на 1 га. Для *D. quercifolia* и *M. punctatum*, двух видов эпи-

фитных папоротников, обладающих свойством массово депонировать органику в кронах (см. рис. 3а, б), ЭМ составил в среднем более 100 кг/га. Третий вид, *L. microphyllum*, обладает специфической экоморфологией, делающей проблематичной экстраполяционную оценку его ЭМ. Поселяясь на сравнительно тонких ветвях, он продолжает удерживать их после гибели, образуя настоящие бороды из сплетения корневищ, застрявших листьев, перегнивших остатков ветвей и гнезд дендробионтных муравьев (см. рис. 3в) — 1 экз. может почти полностью заплести дерево, удерживая от падения на землю сотни отмерших ветвей с листьями. Мы можем оценить его вес только на погонный метр такой “бороды” (табл. 2). Способ депонирования отмершего органического вещества *L. microphyllum* сходен с формированием “подвешенного опада” ризоморфами грибов в высоко-

ствольном лесу. Функциональная роль такого “подвешенного” опада мало изучена, однако показано, что он вносит вклад в поддержание видового разнообразия артропод [26]. Таким образом, минимальная сырая масса ЭМ в изучаемых посадках превышает 100 кг/га, при этом верхняя граница этой массы может быть значительно выше.

Масштаб накопления ЭМ в изученных посадках сопоставим с литературными данными [27, 28]. Самая большая масса сырого ЭМ (44000 кг/га) зарегистрирована в горных тропических лесах Колумбии [29]. Интенсивность депонирования ЭМП в ЭМ мало исследована. Для одного из горных лесов Китая дана следующая оценка: $N = 37.9 \pm 9.0$; $P = 1.97 \pm 0.47$; $K = 9.6 \pm 2.3$; $Ca = 9.6 \pm 2.3$; $Mg = 2.64 \pm 0.63$; $Na = 0.25 \pm 0.06$ кг/га при общей массе ЭМ 2261 ± 537 кг/га [12]. Рост массы ЭМ существенен с течением времени: на Канарских островах она увеличилась с 0.5 кг/га в 8-летнем лесу до 205 и 1253 кг/га в 25- и 60-летнем лесах [27]. В горном дождевом лесу Монтеверде, Коста-Рика, масса ЭМ в 40-летнем вторичном лесу была 200 кг/га, а в старовозрастном лесу — на два порядка выше и составила 33100 кг/га [28]. Показано, что ЭМ депонирует 33–67% неорганического азота, содержащегося в атмосферных осадках [14].

Наиболее высокая влагоемкость характерна для субстрата, составляющего именно “гнездовой” тип ЭМ, например у *M. punctatum* при полном насыщении водой масса составила $744 \pm 41\%$ от сухого веса (рис. 5). В посадках аналогичные субстраты формирует также *D. quercifolia*, а вообще в регионе наиболее широко распространен образующий гнезда папоротник *Asplenium nidus*. Остальные исследованные субстраты менее влагоемки. Наименее влагоемок “подвешенный опад”, собираемый *L. microphyllum* ($363 \pm 59\%$ от сухого веса). В нем доминируют грубодисперсные остатки опада и веток.

Экосистемная роль “гнездового” типа образования ЭМ может быть велика. Так, у *A. nidus* эпифитное “гнездо” индивидуального растения может достигать 40 кг [30], а в низинных лесах Юго-Восточной Азии количество гнездовых эпифитов может быть представлено 600 экз/га при средней

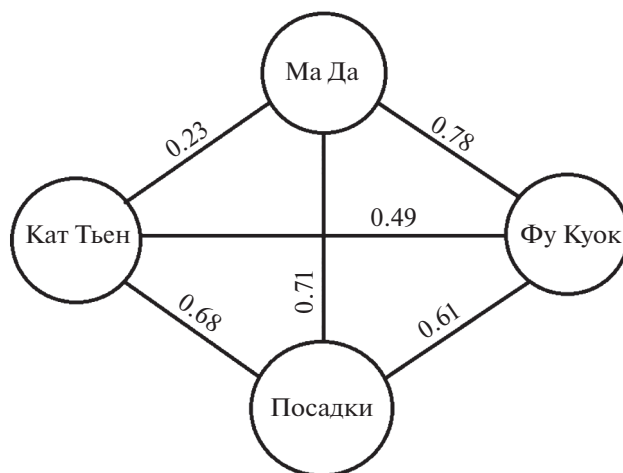


Рис. 4. Граф сходства эпифитной флоры посадок и высокоствольных лесов национального парка Кат Тьен, лесхоза Ма Да и острова Фу Куок. В качестве меры сравнения использован индекс Стюгуна-Радулеску.

массе “гнезда” 3–5 кг [31]. Масштабное накопление ЭМ дает возможность удержания в кронах больших объемов воды. На уровне всего древостоя оцененные значения депонированной воды в ЭМ составили от 0.81 мм в тропическом горном лесу Коста-Рики [32] до 5 мм — в моховом облачном лесу в Танзании [33]. Мхи также быстро теряют депонированную влагу: в течение 3 дней без осадков максимальная потеря воды составила 251% от сухого веса для мохообразных и 117% для “подвешенных” почв [34]. Эти исследования подтверждают и наши данные. Так, в начале сухого сезона (более недели без дождя) сырая масса ЭМ “гнезд” содержала 203% депонированной влаги, моховых подушек — 125%, а моховых “бород” всего 28% (от сухого веса ЭМ). Подвешенные почвы ЭМ также являются местообитанием множества беспозвоночных [35, 36]. Кроме того, высокая влагоудерживающая способность подвешенных почв обеспечивает протекание в них процессов гумификации [37].

Таблица 2. Средние значения и их стандартные отклонения сырого эпифитного материала (ЭМ) наиболее распространенных в посадках видов эпифитов, соотношение в ЭМ зеленой массы и мертвых компонентов и экстраполяция массы ЭМ на 1 га

Вид	n	Средняя масса генеративной особи, кг	“Гнездо”, %	Зеленая масса, %	Экстраполированная масса, кг/га
<i>Drynaria quercifolia</i>	109	0.61 ± 0.21	63.4	36.6	66
<i>Microsorium punctatum</i>	80	0.52 ± 0.43	56.3	43.7	42
<i>Lemmaphyllum microphyllum</i>	55	0.13 ± 0.03 кг/м	71	29	—

Примечание. Вес оценивали при естественной влажности; значение n — число изученных куртин — “бород” (*L. microphyllum*) или экземпляров — “гнезд” (*D. quercifolia*, *M. punctatum*).

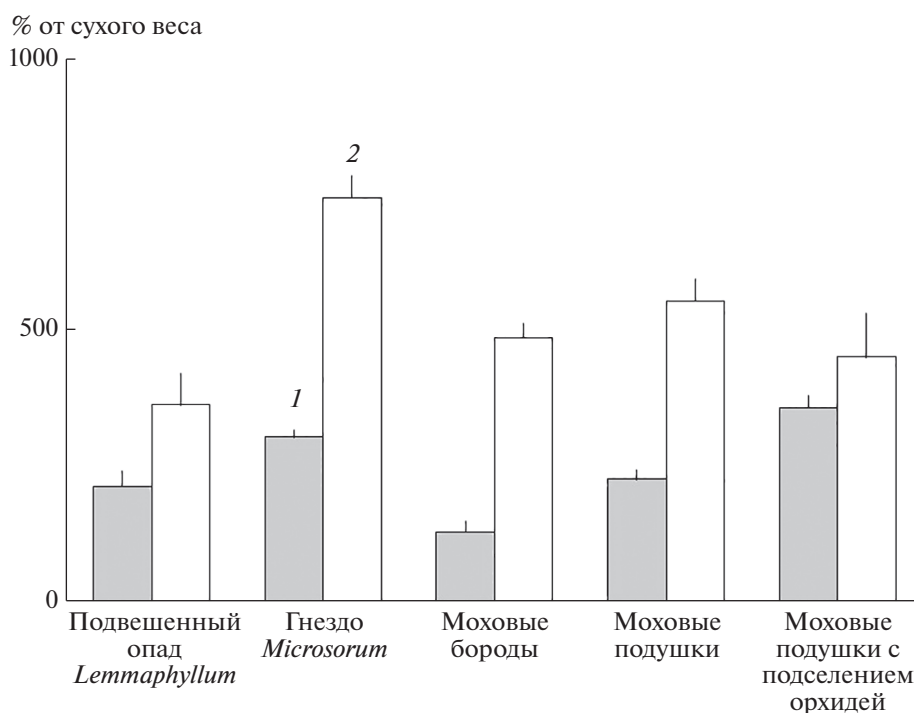


Рис. 5. Процент от сухого веса (с ошибкой средней) различных типов эпифитных материалов исследованных местообитаний в состоянии естественного сырого веса (более недели без дождя) (1) и при полном насыщении водой (2).

Образование значительного количества ЭМ в нашем случае связано с тем, что эпифитные папоротники неспецифичны в своих механизмах накопления органического вещества: это могут быть как сформированные в основном из отмерших корней подвешенные почвы, так и структурированный и собранный тонкими, нитевидными корневищами “подвешенный” опад. Для эпифитных сообществ неотропиков, напротив, характерно преобладание среди эпифитов цветковых растений на всех этапах лесовосстановления [17]. Происхождение органического вещества подвешенных почв не может быть обусловлено исключительно древесным опадом, так как изучение динамики опада показывает отсутствие его длительного депонирования в эпифитном сообществе. Почти все опавшие листья форофитов перехватываются ветвями, но сносятся с них в очень короткий период времени [38]. Оставшееся органическое вещество является очень малой долей производства биомассы эпифитов. В противоположность этому большая доля эпифитного органического вещества, образующего подвешенные почвы, сохраняется в течение всей жизни эпифита и разлагается только в случае падения эпифитов на землю [39]. Эти результаты показывают, что цикл питания кроны и питание эпифитов в значительной степени отделены от древесного опада [40]. Наши недавние данные показывают, что трофические связи эпифитов и форофитов довольно

сложны и противоречивы [41], а сами эпифиты, благодаря особенностям своих корней [42], могут иметь ключевую эдификаторную роль при формировании подвешенных почв [9].

Полученные результаты подтверждают предположение, что на начальных этапах сукцессионных процессов в лесных экосистемах доминируют папоротники если не по количеству видов, то по представленности и массе ЭМ. Отличительной чертой данных видов является способность депонировать органическое вещество в виде “подвешенных” почв независимо от поступления опада форофитов. Эта особенность может быть ключевой для формирования эпифитного сообщества на ранних этапах существования леса, когда биологическая продуктивность самих деревьев еще невелика.

Авторы благодарят сотрудника Южного отделения Российско-Вьетнамского Тропцентра Игоря Палько за предоставленные фотографии. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 18-04-00677), в рамках Государственного задания Главного ботанического сада РАН № 118021490111-5 на базе УНУ “Фондовая оранжерея” и научного парка СПбГУ: ресурсный центр “Методы анализа состава вещества”. Работа Н.Г. Прилепского поддержана госконтрактом МГУ № AAAA-A16-116021660037-7.

Конфликт интересов у авторов отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Benzing D.H.* Vascular epiphytes: General biology and related biota. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. 354 p.
2. *Zotz G.* The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update // *Bot. J. Linn. Soc.* 2013. V. 171. P. 453–481.
3. *Zylynska E.S., Fay M.F., Penney D., Preziosi R.F.* Genetic variation in a tropical tree species influences the associated epiphytic plant and invertebrate communities in a complex forest ecosystem // *Phil. Trans. R. Soc.* 2011. V. 366. P. 1329–1336.
4. *Еськов А.К.* Эпифитные сообщества древесных формаций Южного Вьетнама: анализ видового состава и строения синузий в зависимости от степени антропогенного влияния // *Журн. общ. биол.* 2013. Т. 74. № 5. С. 386–398.
5. *Goode L.K., Allen M.F.* The impacts of hurricane Wilma on the epiphytes of El Edén ecological reserve, Quintana Roo, Mexico // *J. of the Torrey Bot. Soc.* 2008. V. 135. № 3. P. 377–387.
6. *Mendieta-Leiva G., Zotz G.* A conceptual framework for the analysis of vascular epiphyte assemblages // *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics.* 2015. V. 17. № 6. P. 510–521.
7. *Bennett B.C.* Patchiness, diversity, and abundance relationships of vascular epiphytes // *Selbyana.* 1986. V. 9. P. 70–75.
8. *Laube S., Zotz G.* A metapopulation approach to the analysis of long-term changes in the epiphyte vegetation on the host tree *Annona glabra* // *J. of Vegetation Sci.* 2007. V. 18. № 5. P. 613–624.
9. *Еськов А.К., Абакумов Е.В., Тиунов А.В.* и др. Агеотропные воздушные корни – улавливатели гнездовых эпифитов и их роль в формировании подвешенных почв // *Журн. общ. биол.* 2017. Т. 78. № 3. С. 54–68.
10. *Еськов А.К., Дубовиков Д.А.* Сообщество мирмекофильных эпифитов формации керангас острова Борнео // *Бюл. МОИП. Отд. биологич.* 2015. Т. 120. № 4. С. 60–69.
11. *Gotsch S.G., Nadkarni N., Amici A.* The functional roles of epiphytes and arboreal soils in tropical montane cloud forests // *J. of Tropical Ecology.* 2016. V. 32. № 5. P. 455–468.
12. *Chen L., Liu W., Wang G.* Estimation of epiphytic biomass and nutrient pools in the subtropical montane cloud forest in the Ailao Mountains, south-western China // *Ecological Research.* 2010. V. 25. № 2. P. 315–325.
13. *Lindo Z., Whiteley J.A.* Old trees contribute bio-available nitrogen through canopy bryophytes // *Plant and Soil.* 2011. V. 342. № 1–2. P. 141–148.
14. *Clark K.L., Nadkarni N.M., Gholz H.L.* Retention of inorganic nitrogen by epiphytic bryophytes in a tropical montane forest // *Biotropica.* 2005. V. 37. № 3. P. 328–336.
15. *Umana N.H.N., Wanek W.* Large canopy exchange fluxes of inorganic and organic nitrogen and preferential retention of nitrogen by epiphytes in a tropical lowland rainforest // *Ecosystems.* 2010. V. 13. № 3. P. 367–381.
16. *Sergeeva T.K., Kholopova L.B., Tyen N.T.* Pedobionts related to “suspended” soils of a tropical epiphyte *Asplenium nidus* L. // *Tropical Zoology.* 1991. V. 4. № 1. P. 31–44.
17. *Benavides A.M., Wolf J.H.D., Duivenvoorden J.F.* Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows // *J. of Tropical Ecology.* 2006. V. 22. № 6. P. 705–717.
18. *Millet J.* Reforestation of dipterocarps forests on denuded areas in Cat Tien National Park in Dong Nai province, Vietnam // *Proceedings of the 8th round-table conference on Dipterocarps.* Ho Chi Minh City, Vietnam: Forest Research Institute of Malaysia edition, 2005.
19. *Кузнецов А.Н.* Тропический диптерокарповый лес. М.: Геос, 2003. 140 с.
20. *Нгуен ванн Тхинь, Аничкин А.Е.* Национальный парк Кат Тьен – общие сведения // *Структура и функции почвенного населения муссонного тропического леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам).* М.: Тов. науч. изд. КМК, 2011. С. 11–15.
21. *Дещеревская О.А., Авилов В.К., Динь Б.З.* и др. Современный климат национального парка Кат Тьен (Южный Вьетнам): использование климатических данных для экологических исследований // *Геофизические процессы и биосфера.* 2013. Т. 12. № 2. С. 5–33.
22. *Хохлова О.С., Мяхшина Т.Н., Кузнецов А.Н., Губин С.В.* Морфогенетические особенности почв национального парка Кат Тьен, Южный Вьетнам // *Почвоведение.* 2017. Т. 2. С. 176–194.
23. *Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П.* Лесная растительность: видовой состав и структура древостоев // *Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам).* М.; Изд-во КМК, 2011. С. 16–43.
24. *Pham-Hoàng Hô.* An Illustrated Flora of Vietnam. V. I–III. Ho Chi Minh: Nha Xuat Ban Tre, 2000. V. I. 991 p.; V. II. 953 p.; V. III. 1020 p.
25. *Шмидт В.М.* Математические методы в ботанике. Учеб. пос. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1984. 288 с.
26. *Snaddon J.L., Turner E.C., Fayle T.M.* et al. Biodiversity hanging by a thread: the importance of fungal litter-trapping systems in tropical rainforests // *Biol. Lett.* 2012. V. 8. P. 397–400.
27. *Patiño J., González-Mancebo J.M., Fernández-Palacios J.M.* et al. Short-term effects of clear-cutting on the biomass and richness of epiphytic bryophytes in managed subtropical cloud forests // *Annals of Forest Sci.* 2009. V. 66. № 6. P. 1–13.
28. *Nadkarni N.M., Schaefer D., Matelson T.J., Solano R.* Biomass and nutrient pools of canopy and terrestrial components in a primary and a secondary montane cloud forest, Costa Rica // *Forest Ecology and Management.* 2004. V. 198. № 1. P. 223–236.
29. *Hofstede R.G.M., Wolf J.H.D., Benzing D.H.* Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian upper montane rain forest // *Selbyana.* 1993. V. 14. P. 37–45.
30. *Кабакон О.Н.* Жесткокрылые эпифитов в тропических лесах Вьетнама // *Энтомол. обозр.* 1967. Т. 46. № 3. С. 690–698.

31. Зонн С.В., Ли Чан-Квей. Некоторые вопросы генезиса и классификации тропических почв Китая // Почвоведение. 1958. № 6. С. 58–69.
32. Hoelscher D., Köhler L., van Dijk A.I., Bruijnzeel L.S. The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica // J. of Hydrology. 2004. V. 292. P. 308–322.
33. Pócs T. The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rain forest types in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa) [*Asplenium nidus* L., *Microrosorium punctatum* (L.) Copel., Corticolous microepiphytes, Mossy elfin forest] // Acta Botanica Acad. Sci. Hungaricae. 1980. V. 26. P. 143–167.
34. Köhler L., Tobón C., Frumau K.A., Bruijnzeel L.S. Biomass and water storage dynamics of epiphytes in old-growth and secondary montane cloud forest stands in Costa Rica // Plant Ecology. 2007. V. 193. № 2. P. 171–184.
35. Lindo Z., Winchester N.N. A comparison of microarthropod assemblages with emphasis on oribatid mites in canopy suspended soils and forest floors associated with ancient western redcedar trees // Pedobiologia. 2006. V. 50. № 1. P. 31–41.
36. Lindo Z., Winchester N.N. Oribatid mite communities and foliar litter decomposition in canopy suspended soils and forest floor habitats of western redcedar forests, Vancouver Island, Canada // Soil Biology and Biochemistry. 2007. V. 39. № 11. P. 2957–2966.
37. Abakumov E.V., Rodina O.A., Eskov A.K. Humification and humic acid composition of suspended soil in oligotrophic environments in South Vietnam // Applied and Environmental Soil Sci. V. 2018, no. ID 1026237. P. 1–8.
<https://doi.org/10.1155/2018/1026237>
38. Nadkarni N.M., Matelson T.J. Fine litter dynamics within the tree canopy of a tropical cloud forest // Ecology. 1991. V. 72. P. 2071–2082.
39. Nadkarni N.M., Matelson T.J. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a neotropical montane forest, Costa Rica // Biotropica. 1992. V. 24. P. 24–30.
40. Hietz P., Wanek W., Wania R., Nadkarni N.M. Nitrogen-15 natural abundance in a montane cloud forest canopy as an indicator of nitrogen cycling and epiphyte nutrition // Oecologia. 2002. V. 131. P. 350–355.
41. Eskov A.K., Onipchenko V.G., Prilepsky N.G. et al. Dependence of epiphytic community on autochthonous and allochthonous sources of nitrogen in three forest habitats of Southern Vietnam // Plant and Soil (First Online). 2019.
<https://doi.org/10.1007/s11104-019-04252-1>
42. Eskov A.K., Zhukovskaya N.V., Byistrova E.I. et al. Growth of aerial roots with an extensive elongation zone by the example of a hemiepiphyte *Monstera deliciosa* // Rus. J. of Plant Physiology. 2016. V. 63. № 6. P. 823–835.