

СУКЦЕССИИ В ТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ВЬЕТНАМА

А.Н. Кузнецов, С.П. Кузнецова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия;
Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр, Ханой,
Вьетнам

Эл. почта: forestkuz@mail.ru

Получено редакцией 01.11.2010, принято к печати 15.02.2011

Естественными нарушениями целостности лесного полога или возмущениями в муссонных тропических лесах Вьетнама, равнинных и горных, являются разноразмерные лесные «окна». В горах, кроме того, отмечаются обрушения скальных пород и солифлюкция. В зависимости от размеров возникающих возмущений, процессы зарастания лесных «окон» можно рассматривать как локальные дигрессионно-демутационные флуктуации или демутационные сукцессии, заканчивающиеся восстановлением коренного растительного сообщества. Подобный ход сукцессионных процессов определяет следующее: изменения затрагивают только фитоценоз и микроклимат (но не эдафотоп), тогда как образование обезлесенных открытых ландшафтов после массированного антропогенного воздействия (промышленные рубки, расчистки, экоцид) сопровождается кардинальным изменением локального климата, а главное – характеристик и свойств эдафотопы. В силу биологических особенностей деревьев равнинных высокоствольных тропических лесов не приспособлены к развитию в таких условиях, а пионерные деревья (здесь – деревья экотона) не способны освоить обширные территории, ставшие нелесными. На смену сложным многовидовым лесным растительным сообществам приходят простые по структуре и видовому составу сообщества, в которых на равнинах доминируют преимущественно сложноцветные и/или злаки, большей частью крупнотелые; в горах – папоротникообразные и бамбуки. Существование этих травяных сообществ, новых для рассматриваемых территорий, неопределенно долгое, так как отсутствуют факторы, кроме научно выверенных действий человека, способные изменить тренд их развития.

Ключевые слова: Вьетнам, тропические муссонные леса, лесные сукцессии.

SUCCESSION PHENOMENA IN TROPICAL SILVAN PLANT COMMUNITIES OF VIETNAM

A.N. Kuznetsov and S.P. Kuznetsova

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Problems of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, The Russian Federation;
Russian-Vietnamese Tropical Research and Technology Center, Hanoi, Vietnam

E-mail: forestkuz@mail.ru

Natural lesions or perturbations in the forest canopies of monsoon tropical forests of Vietnam, both flat and mountainous, are represented by silvan windows of different sizes. In mountains, rock failures and solifluctions are also possible. Depending on the sizes of the resulting perturbations, the processes of overgrowing of silvan “windows” may be categorised as digressive-demutational fluctuations or demutational successions resulting in the restoration of the original phytocenosis. The following factors are important for the course of a successional process: perturbations involve only phytocenosis and microclimate, not the edaphotope, whereas deforestation leading to open landscapes after massive anthropogenic impacts (industrial felling, clearing, ecocide) are associated with drastic climatic changes and, most important, changes in edaphotope properties. Because of their biological features, the trees of flatland long-boled tropical forests are unable to grow under such conditions, whereas the pioneer trees (ecotone trees in the present case) are unable to inhabit vast deforestation territories. Complex multi-species forest communities are replaced by more structurally and compositionally primitive communities dominated by *Compositae* and cereals, mainly long-stemmed ones. In mountains, pteridophytes and bamboos become dominant. These grassy communities, which are novel for the territories concerned, can exist for indeterminately long time because there are no factors, except for scientifically substantiated human activities, that can interfere with their development.

Keywords: Vietnam, monsoon forests, forest successions.

Введение

Тропические лесные сообщества – наиболее сложно организованные и богатые видами животных и растений биологические системы. В рамках подразделения лесов тропического пояса Земли на муссонные, субэкваториальные и экваториальные [1] леса Вьетнама от-

носятся к муссонным. В состав лесов Вьетнама входит, по нашим уточненным данным, не менее 7000 видов растений, из которых более 3000 видов – деревья. Когорту лесобразующих деревьев, формирующих верхнюю часть лесных древостоев, составляют 330 видов [5]. Предметом рассмотрения данной статьи являются

процессы, связанные с нарушениями (возмущениями) в муссонных лесах Вьетнама, и прежде всего в высокоствольных лесах равнин юга страны. Актуальность работы определена как неоднозначностью представлений о сукцессионных процессах в тропических лесах, так и смелыми экстраполяциями результатов исследований, проведенных в лесах Нового Света, на всю тропическую зону Земли. При этом серьезных обобщений, за исключением хрестоматийного труда П. Ричардса [9, 31], нами не отмечено. Основными направлениями современных исследований, в той или иной степени касающихся сукцессий, являются работы, направленные на изучение таких моментов как: 1) формирование и зарастание лесных «окон» [19, 29, 36], 2) разрушение тропических лесов [24, 26, 33], 3) разрушительное воздействие воздушных масс (ураганов) и огня [22], 4) процессы, идущие в нарушенных человеком лесах [18, 20, 23], 5) зарастание смещенных грунтов (оползней) в горах [34], 6) изъятие семян лесных деревьев животными [21, 28], 7) некоторые аспекты экологии пионерных деревьев [17, 32, 37].

Объекты и методы исследований

Исследования в тропических лесах Вьетнама ведутся согласно научным программам Совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (Российской академии наук и Министерства национальной обороны СРВ) с июня 1989 г. и по настоящее время. Объектами изучения вопроса, представляемого в данной работе, явились равнинные и горные леса национальных парков, заповедников, лесные территории после промышленных рубок и расчисток, а также испытывавшие воздействие фитотоксикантов и напалма во время войны США – суммарно 32 района Вьетнама (рис.1). При этом более подробно рассматриваются высокоствольные леса, сформировавшиеся на пластовых равнинах южной части страны. Климат этих территорий – муссонный, с отчетливым чередованием двух сезонов: влажного (май – сентябрь) и сухого (или малообладного: октябрь – апрель). Суммарное годовое количество осадков составляет 1500–2200 мм, за влажный сезон выпадает 80% осадков, которые имеют преимущественно ливневый характер. Среднегодовая температура воздуха составляет 26°С [16]. Почвы – ферралитные желто-красные с мощным (до 3 м) слоем пизолитового латерита на плакорах, в понижениях рельефа – торфяно-глеевые или глинисто-глеевые. Режим влажности – промывной, в депрессиях – временно застойный. В зависимости от условий эдафотопы, в лесных древостоях варьируются прежде всего: а) максимальная высота деревьев верхнего подъяруса (в разных древостоях от 35 до 55 м), б) вертикальная структура древесного яруса (число подъярусов от 3-х до 5-ти), в) состав видов растений (при том, что количество видов деревьев на один гектар леса исчисляется десятками), г) соотношение видов деревьев в плане доминирования. Так, в состав высокоствольных диптерокарповых лесов, сформировавшихся на глубоких ферралитных почвах, входит около 400 видов деревьев. Ярус трав под древесным пологом фрагментарен, и проективное покрытие не превышает 10%. Подробная характеристика лесных растительных сообществ на равнинах южного Вьетнама приведена в наших работах [3, 6, 25].

Базой для понимания различных процессов, идущих в тропических лесах, в том числе динамики этих расти-

тельных сообществ, является, как мы смогли убедиться на собственном опыте, изучение биологических особенностей фоновых растений, формирующих основу лесорастительного сообщества, путем планомерных круглогодичных (всесезонных) стационарных наблюдений. При этом мы также вели наблюдения за лесным подпологовым микроклиматом. С использованием психрометров (до 2006 г.), а затем и термогигрографов iBDL-MS каждые полчаса снимались показания температуры и влажности воздуха (на высоте 20, 50, 100 и 200 см от поверхности почвы). Температуру почвы оценивали специальными почвенными термометрами, которые вкапывали на глубину 5, 10, 15 и 20 см. Освещенность под пологом леса измеряли люксметром Ю-116 и люксметром Лайкор (LaiCor Line Quantum LQA 0802).

Благодаря комплексному подходу в изучении равнинного диптерокарпового леса из отдельных фрагментов биологических характеристик фоновых деревьев, лиан, эпифитов, полуэпифитов и трав совокупно с выводами об особенностях лесного микроклимата, строении и гидрологическом режиме почв сложилось общее представление о структурно-функциональной организации этого растительного сообщества. В дальнейшей работе мы использовали этот комплексный подход для понимания принципов функционирования других лесных экосистем, сформировавшихся в иных ландшафтах Вьетнама. Последствия от промышленных рубок, равно как и сами рубки наблюдались нами во время экспедиций в различные лесные массивы страны – равнинные и горные. В сопровождении местных жителей и проводников мы смогли посетить сельскохозяйственные участки, организованные внутри лесных древостоев – как используемые, так и в разное время оставленные. С целью выяснения всхожести семян и темпов роста пионерных деревьев в первые месяцы жизни нами был заложен эксперимент: семена *Trema velutina* проращивались в условиях лаборатории при естественном освещении с использованием почвы из мест произрастания. Таксономическая принадлежность растений определена по А. Тахтаджяну [13] и Фам Хоанг Хо (Pham Hoang Ho) [30]. Названия населенных пунктов, уездов и провинций Вьетнама даны в принятой российской транскрипции и дублируются оригинальными названиями. Координаты районов работ определены по показаниям GPS60CSx.

Результаты и обсуждение

Тропические лесные экосистемы Вьетнама представляют собой климатический климакс и находятся в динамическом равновесии. Последнее определяется внутренними и внешними возмущениями или нарушениями, исторически (эволюционно) характерными для этих лесных экосистем. Так, обычными нарушениями целостности лесного полога в муссонных лесах Вьетнама являются разноразмерные лесные прогалины, или «окна» (гэп-динамика). Образование лесных «окон» вызывается следующими факторами: изломом и обрушением отдельных скелетных ветвей у деревьев-доминантов; изломом стволов под кроной и обрушением крон деревьев; изломом стволов в базальной части; вывалом деревьев и возникновением последовательных нарушений («эффект домино») от падения деревьев, сцепленных между собой стеблями деревянистых лиан. Площадь «окон» составляет от 10 м² до 500 м². В горах, кроме того, отмечаются и такие нарушения, как обрушение скаль-



Рис. 1. Карта-схема районов работ.

ных пород, характерное для карстовых горных массивов, и солифлюкция, или гравитационное сползание мягких грунтов, перенасыщенных влагой атмосферных осадков. Перечисленные деструктивные явления ведут: а) к изменению фитоценоза (в части вертикальной структуры и видового состава) на конкретном участке лесной территории (лесные «окна») и при этом не затрагивают почву; б) к изменению фитоценоза и почвы (при обвалах скальных пород и солифлюкции).

Важно отметить, что пожары или возгорания в результате воздействия природных факторов не характерны для большинства обследованных лесов Вьетнама. Исключение составляют эпизодически возникающие низовые палы в горных чистых сосняках и в светлых диптерокарповых лесах на равнинах, – в обоих случаях с естественными разреженными древостоями. Деревья в таких лесах произрастают в условиях почти прямой инсоляции и имеют мощную покровную ткань – кору, которая успешно противостоит воздействию теплового поля при возможном, во время сухого сезона, возгорании высохшей травяной растительности.

Серьезные последствия от воздействия воздушных масс при тайфунах, подобные описанным Р.А. Пендлтоном в труде, посвященном географии Таиланда [7], нельзя полностью исключить. Согласно этому автору в результате вывала первичного леса мощным ураганом, имевшим место в 1864 г., и последующих палов, инициированных местными жителями, на некогда лесной территории сформировалась «подлинная саванна». Однако разрушительные тайфуны крайне редки для

рассматриваемых территорий южного Вьетнама. Так, в декабре 2006 г. на побережье провинции Бария-Вунгтау (Ba Ria – Vung Tau) обрушился мощный тайфун, подобный которому, по заверениям местных жителей, не наблюдалось здесь свыше 50 лет. Ураганный ветер срывал крыши домов и разрушал легкие постройки, приливной водой на несколько суток были затоплены прибрежные территории. Как показало последующее обследование лесов заповедника Бинь Тяо – Фьюк Бью (Binh Chau – Phuoc Buu) (координаты 10° 29' с.ш. и 107° 28' в.д.; апрель 2007 г., июнь 2008 г.), наиболее сильно пострадали древостои, структура которых была нарушена выборочными рубками. Здесь сломанные и вываленные деревья образовали труднопроходимые завалы. При этом, однако, на не затронутых рубками участках устояли даже деревья первой величины.

В результате нарушения вертикальной структуры древостоя в лесном «окне» происходит изменение микроклимата в сторону увеличения инсоляции, температур воздуха и верхнего слоя почвы. Так, согласно измерениям в высокоствольном диптерокарповом лесу (лесной массив Бузямап (Bu Gia Map), координаты 12° 12' с.ш. и 107° 12' в.д., апрель 2009 г.), если под пологом леса температура поднимается от 23,0°C в утренние часы и до 30,0°C в полуденные, то в границах «окна» максимум составляет 36,0°C. Различия в относительной влажности воздуха в первом случае составляют 22,8% (снижается от 100% в утренние часы до 77,2% в дневные), во втором – 43,7% (от 100% до 56,3%). Возросшая освещенность (от 200–400 люкс под пологом до 1000–5000 люкс в «окне») благоприятно сказывается на развитии трав, лиан, подпологовых видов деревьев, оказавшихся в границах «окна».

Заращение небольших и средних по размерам лесных «окон» (а именно такие нарушения характерны для высокоствольных муссонных лесов равнинных территорий Вьетнама, так как возникают чаще всего в результате падения отдельных скелетных ветвей у деревьев-доминантов, либо обрушения крон у деревьев из подчиненных подъярусов) идет за счет реализации адаптивных способностей лесных видов деревьев и лиан (восстановление крон и развитие новых лазающих стеблей), с минимальным участием пионерных деревьев [3]. В конечном итоге это ведет к воссозданию прежней структуры и видового состава коренного лесного сообщества. Появление крупные лесных «окон» площадью в сотни квадратных метров, образующихся после падения (вывала) деревьев-доминантов или в результате последовательных падений деревьев, соединенных между собой деревянистыми лианами, возможно тогда, когда древесный полог разрежен рубками. В этом случае на осветленных участках появляются не только пионерные деревья, но и пионерные травы. Постепенно, по мере увеличения затенения почвы и смыкания крон деревьев, пионерные травы (а затем и пионерные деревья) поэтапно сменяются лесными видами. Таким образом, в зависимости от размеров возникающих возмущений, процессы зарастания лесных «окон» и воссоздания структуры и видового состава лесного сообщества можно рассматривать в первом случае как локальные дигрессионно-демутационные флуктуации, а во втором, используя понятие, предложенное для бореальных лесов С.М. Разумовским [8], – как демутационную сукцессию (рис. 2А).

Человек внес в тропическую природу новые нарушения, масштаб которых значительно превосходит естест-

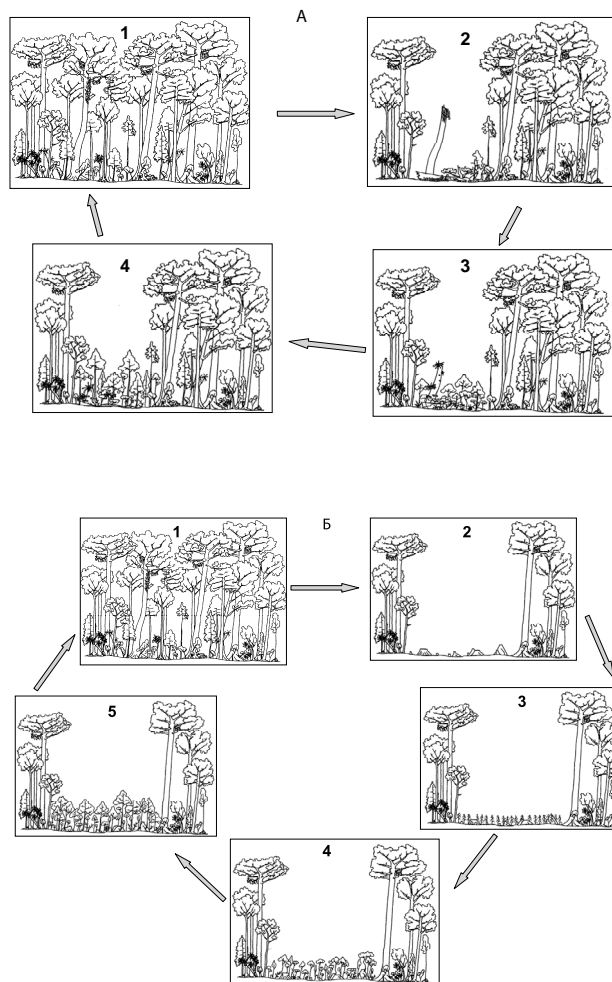


Рис. 2. Демутационные сукцессии.

А. В лесных «окнах»:

- 1 – первичный равнинный высокоствольный тропический лес;
- 2 – появление лесного «окна»;
- 3, 4 – зарастание лесного «окна».

Б. На небольших лесных участках после их сельскохозяйственного освоения:

- 1 – первичный равнинный высокоствольный тропический лес;
- 2 – вырубка;
- 3 – посадка сельскохозяйственных культур;
- 4, 5 – зарастание сельскохозяйственных участков внутри леса за счет порослевого возобновления лесных деревьев и лиан, а также при участии пионерных трав и деревьев;
- 5 – постепенное, по мере образования полога из крон лесных деревьев, вытеснение пионерных растений.

венные. Это разработка территорий под посадку сельскохозяйственных и технических культур, вырубка лесов с целью получения древесины и расчистка лесных территорий под плантации фруктовых и технических древесных культур. Апофеозом разрушений тропических лесных экосистем является использование фитотоксикантов и зажигательных боеприпасов во время войны США во Вьетнаме в период 1964–1973 гг. [4, 10–12, 15, 35].

На этапе, когда вмешательство человека ограничивалось организацией внутри леса сельскохозяйственных угодий площадью 1–4 га, на которых производилась

рубка деревьев и стеблей деревянистых лиан, частичное сжигание порубочных остатков (но не пней), а также локальная – под места посадки суходольного риса или кукурузы – обработка почвы, то по ходу использования человеком (в течение 3–7 лет) таких участков параллельно шел процесс их постепенного зарастания – за счет порослевого возобновления лесных деревьев и деревянистых лиан, т.е. подобно таковому в лесных «окнах», но, в отличие от последних, с участием пионерных растений – деревьев и трав. На оставленных сельскохозяйственных участках, по мере того, как лесные деревья развивали побеги, восстанавливали кроны и образовывали плотный полог на высоте 2–4 м, пионерные деревья и травы вытеснялись. Таким образом, использование человеком при подсечно-огневом земледелии небольшого по площади участка леса можно рассматривать как внешний фактор, инициирующий демутационный сукцессионный процесс, который будет протекать до восстановления коренного фитоценоза (рис. 2Б).

При сплошных или концентрированных рубках с целью добычи древесины в промышленных масштабах площади лесных территорий, вовлекаемых в разработку, исчисляются десятками гектаров. Концентрированные рубки предусматривают применение тяжелой техники (в первую очередь трелевочных тракторов – гусеничных или колесных), а также прокладывание грунтовых лесовозных дорог, часто насыпных. В результате валки и трелевки стволов деревьев во множестве повреждаются и уничтожаются лесные растения, в том числе подрост деревьев верхней части полога. К окончанию первого после рубки влажного сезона на вырубках появляются пионерные растения, семена которых заносятся воздушными потоками и птицами. При отсутствии экрана из крон деревьев и укрывающего почву слоя листового опада, под воздействием прямой инсоляции и ливневых осадков влажного сезона происходит изменение физико-химических свойств верхнего оструктуренного горизонта почвы. Развивается плоскостная эрозия, на некогда лесных территориях начинают доминировать травы, и возобновление лесных деревьев здесь не происходит.

В годы Второй Индокитайской войны, а точнее в период участия в войне армии США (1962–1973), многие леса юга и центра Вьетнама подверглись обработкам фитотоксикантами [15, 35]. Для армии США Вьетнам стал полигоном по подбору химических рецептов и схем обработок тропических лесов. В результате использования гербицидов происходило опадение листьев у деревьев и лиан. Однако, по свидетельству очевидцев, большинство деревьев после однократной обработки фитотоксикантами развивало новые листья. Поэтому леса обрабатывали многократно, что в итоге приводило к гибели деревьев и других лесных растений. Для полного уничтожения древостоев использовался напалм – нефтепродукты, формирующие обширные тепловые поля. Последовательность таких действий с целью масштабного – на уровне ландшафтов – уничтожения естественной растительности получила в литературе название экоцид [11].

В результате комплексного техногенного воздействия на леса, как и при промышленных рубках, происходило элиминирование защитного экрана из крон лесных деревьев и лиан. Поверхность почвы оказывалась открытой прямому воздействию солнечной радиации и атмосферных осадков – прямых факторов

разрушения и смыва верхнего слоя почвы. Высокие температуры сухого сезона приводили к спеканию, а осадки влажного – к уплотнению верхнего слоя грунта, что вело к образованию ферраллитной корки или панциря толщиной 3–7 (иногда до 12) см со свойствами водоупора. Наличие такой корки препятствовало вертикальной фильтрации атмосферной влаги, усиливало поверхностный перенос воды и, соответственно, плоскостную эрозию.

На территории, которые по разным причинам лишились лесного покрова, воздушными потоками заносились семена пионерных растений, преимущественно трав – представителей родов *Imperata*, *Pennisetum*, *Themeda* (*Poaceae*), *Eupatorium* (*Compositae*). Кроме того, во время войны имел место высев семян трав (*Pennisetum*) с самолетов и вертолетов. В течение влажного сезона травы вырастали до высоты 2 м, формировали дерновины, цвели и обильно плодоносили. Таким образом, открытые территории в кратчайшие сроки были колонизированы крупнотелельными злаками (рис. 3). При этом во время сухого сезона на таких злаковниках обычным явлением были пожары или палы.

Показательны территории, на которых в ходе проведения комплекса военных мероприятий по уничтожению тропических лесов еще во время войны сформировались злаковые сообщества, а по окончании войны не проводилось ремедиационных мероприятий (не считая частичного разминирования). К примеру, это район Линьтхюнг (Linh Thuong) (16° 54' с.ш. и 106° 53' в.д.) уезда Золин (Gio Linh) в провинции Куангчи (Quang Tri) – одной из наиболее пострадавших в период военных действий. К настоящему времени, т.е. по прошествии более чем 30 лет, злаковники не претерпели изменений в сторону смены их древесной или

кустарниковой растительностью. Площадь саванноподобного сообщества на эродированных почвах составляет не менее 120 км². Исследования, проведенные на злаковниках и на сохранившихся сильно фрагментированных лесных участках, позволили нам получить сравнительные данные по климату (рис. 4). Как следует из графиков, в июле – наиболее жарком месяце влажного сезона – дневная температура воздуха под пологом леса (на 120 см над поверхностью почвы) составляла 30°C, тогда как на злаковниках достигала 43°C. Максимальные значения температур на поверхности почвы под пологом леса и на злаковниках составили 28°C и 36°C соответственно. Влажность воздуха под пологом леса колебалась от 85% до 100%, на злаковниках – от 55% до 95%. Таким образом, появление нелесных открытых территорий привело к изменению климата, гидрологического режима и свойств почвы на фоне развития плоскостной эрозии.

Чрезвычайно важно, что в естественных условиях лесообразующие виды деревьев возобновляются на градиенте фитосред полог леса – лесное «окно». Лесными деревьями не выработаны собственные механизмы для рассеивания семян на большие расстояния. Семена и плоды только отдельных видов древесных могут распространяться при помощи ветра. Для многих птиц, как возможных диссеminatоров (распространителей семян), важно наличие присад [2], что на открытых территориях исключено. Но, что по нашему мнению, самое главное – лесные тропические деревья не способны развиваться на открытых территориях именно в силу своих биологических особенностей. Так, для прорастания семян и развития самосева и подраста главного вида высокоствольных равнинных зональных диптерокарповых лесов – *Dipterocarpus dyeri*

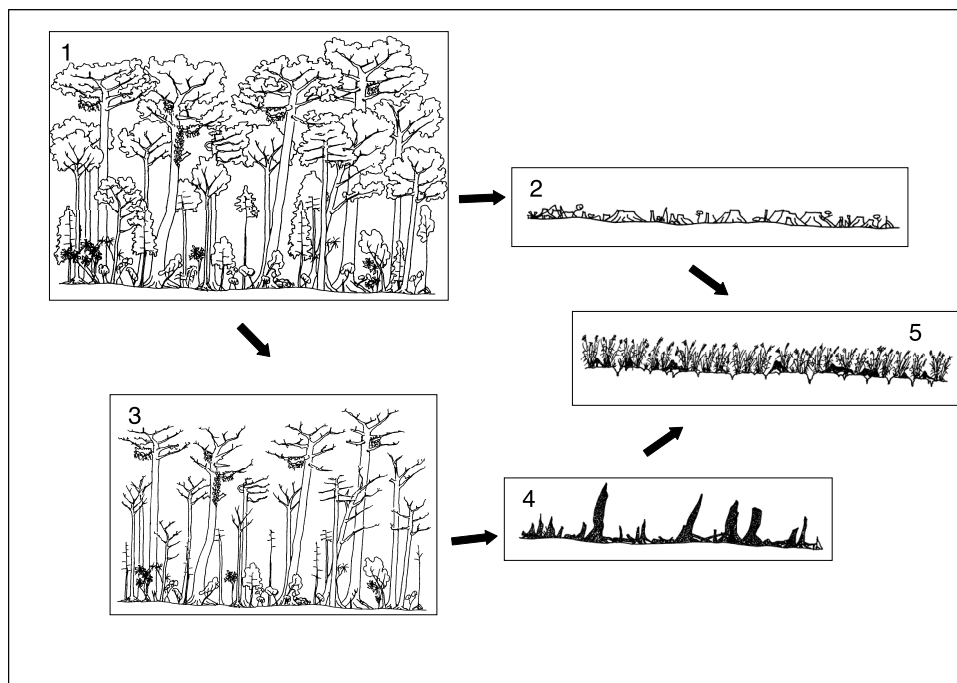


Рис. 3. Трансформация первичного равнинного высокоствольного тропического леса в злаковые травяные сообщества:

- 1 – первичный лес,
- 2 – промышленные рубки,
- 3 – лес после многократного применения фитотоксикантов,
- 4 – лес после воздействия напалмом,
- 5 – растительные сообщества с доминированием пионерных трав.

(*Dipterocarpaceae*) – необходимы следующие условия: температура приземных слоев воздуха в течение года 24–32°C, температура почвы в слое (0–20 см) 25–27°C, влажность воздуха не ниже 70%, освещенность 200–400 люкс (или 0,04–0,08% от полной). При столь низкой освещенности не происходит развития самосева лиан и трав, что позволяет сеянцам *D. dyeri* избежать конкурентных отношений с этими растениями. Такой узкий диапазон значений температуры и влажности поддерживается за счет совокупного затенения поверхности почвы кронами деревьев различных подъярусов. Развитие растений *D. dyeri* (самосева и подроста – до определенной высоты) протекает чрезвычайно медленно. Так, сеянец, имея высоту 20–25 см, к 5 годам достигает высоты 30 см, к 10 годам – 50–70 см. Зацветают и начинают плодоносить деревья *D. dyeri*, по нашим косвенным оценкам, в возрасте 60–80 лет. На подобную особенность биологии крупных диптерокарповых деревьев указывает и П. Эштон [14].

В отличие от лесных деревьев, деревья из группы пионерных успешно развиваются в условиях температур и освещенности, близких к таковым открытого пространства – температура до 45°C, влажность воздуха 50–60%, освещенность до 150 тыс. люкс. Во Вьетнаме это растения из следующих семейств: *Araliaceae* (*Aralia armata*); *Euphorbiaceae* (*Sapium discolor*, *S. sebiferum*), до 14 видов из рода *Macaranga*, в том числе на юге – *M. trichocarpa*, до 30 видов из рода *Mallotus*; *Lauraceae* (*Litsea cubeba*); *Melastomataceae* – до 14 видов из рода *Melastoma*, в том числе на юге – *M. osbeckoides*; *Ulmaceae* (*Trema orientalis*, *T. velutina*); *Rubiaceae* (*Antocephalus chinensis*); *Rutaceae* (*Euodia lepta*, *Zanthoxylum rhetsa*); *Simaroubaceae* (*Brucea javanica*); *Verbenaceae* – не менее 26 видов из рода *Callicarpa*.

Вертикальный прирост у *Macaranga trichocarpa*, *Trema velutina*, *Antocephalus chinensis* достигает 150 см за влажный сезон. Максимальная высота у первых двух видов составляет 8 м, у последнего – до 20 м. Деревья в короткие сроки после прорастания цветут и плодоносят. Так, в эксперименте деревья *T. velutina* зацветали уже через 3 месяца с момента прорастания. Продолжительность жизни пионерных деревьев, по нашим оценкам, составляет 10–15 лет. Плодоношение ежегодное и обильное, однако развитие самосева именно под собственным пологом нами не отмечено. Приведенные выше виды пионерных деревьев обычны в лесных «окнах», на участках выборочных (приисковых) рубок и по опушкам леса. Так, у стенки высокоствольного леса пионерные деревья образуют опущенную полосу или своеобразную буферную зону между первичным лесом и травяными или саванноподобными сообществами (рис. 5). Ширина такой полосы 3–7 м. Важная роль быстро растущих пионерных деревьев заключается в действенной защите поверхности почвы от инсоляции и капельно-дождевой эрозии. Одновременно, это путь к восстановлению параметров лесного микроклимата в приземном (0–20 см) слое воздуха.

Под кронами пионерных деревьев со временем (через 3–4 года) могут успешно прорасти поступающие со стороны леса диаспоры лесных видов деревьев. Так, в буферной зоне мы отмечали самосев и подрост следующих видов: *Cratogeomys formosanus* (*Guttiferae*), *Irvingia malayana* (*Irvingiaceae*), *Hopea odorata*, *Shorea roxburghii* (*Dipterocarpaceae*) и *Parinari annamense* (*Chrysobalanaceae*). Происходит это с момента, когда нижние ветви крон пионеров окажутся на высоте 1,5–2 м от поверхности почвы. В свою очередь, с ростом лесных видов деревьев полог пионеров в буферной

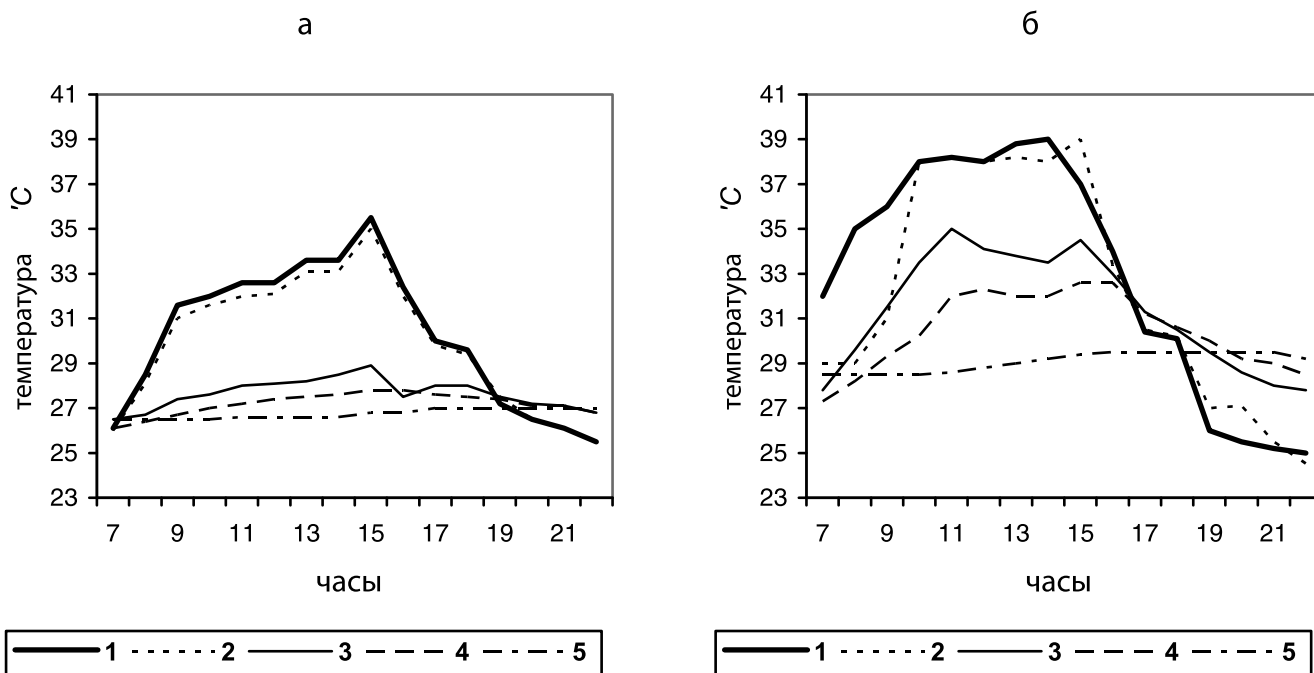


Рис. 4. Ход температур воздуха под пологом леса (а) и на территориях, занятых травами (б) (по измерениям 20.07.07). Центральный Вьетнам, пров. Куангчи.

- 1 – на высоте 120 см над поверхностью почвы,
- 2 – 50 см над поверхностью почвы,
- 3 – на поверхности почвы,
- 4 и 5 – в почве на глубине 5 см и 20 см соответственно.

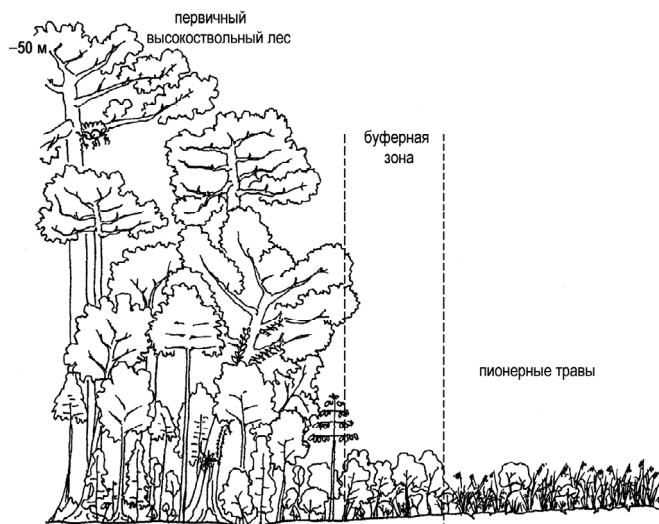


Рис. 5. Пионерные деревья в буферной зоне между первичным равнинным высокоствольным тропическим лесом и травяным сообществом.

зоне изреживается, хотя эти деревья еще сохраняются на границе с травами. Полоса тени от стены леса (а также от подрастающих деревьев в буферной зоне) отодвигает границу травяного сообщества, и это способствует увеличению площади под древесной лесной растительностью. Постепенная трансформация микроклимата под кронами деревьев в сторону лесного, а также наличие вблизи опушек взрослых плодоносящих деревьев из верхней части лесного полога будут способствовать восстановлению на этом участке коренного древостоя тропического леса. Однако этот процесс «возвращения» лесных видов деревьев верхних подъярусов древостоя (даже не всех, а хотя бы значимой их части) будет длительным и составит 50–80 лет. В реальных условиях отношений человек – тропический лес такой сукцессионный процесс не имеет, как правило, места в силу непрекращающегося антропогенного прессинга. Это относится к изъятию как крупных (и, соответственно, вступивших в стадию плодоношения) деревьев на древесину, так и их подроста на мелкие хозяйственные нужды (изготовление инвентаря, шестов и т.д.).

В свою очередь, деревья буферной зоны не способны, по нашим наблюдениям, заселить обширные территории, полностью лишённые коренных лесных древостоев. Здесь эти деревья представлены отдельными экземплярами и редко – группами из 3–7 деревьев. Внутри групп под пологом крон возобновление деревьев не происходит. Деревья буферной зоны не внедряются

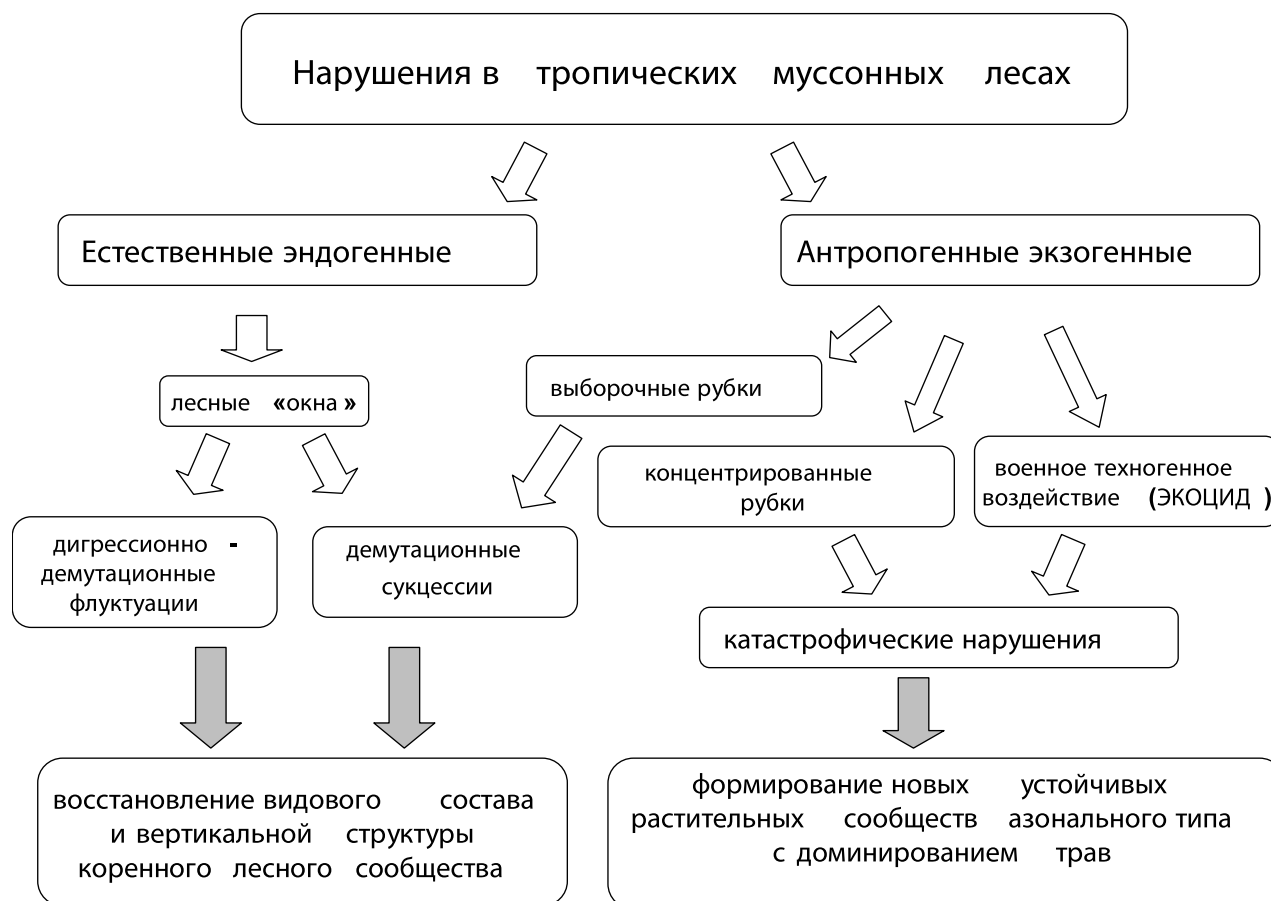


Рис. 6. Последствия различных нарушений в первичных равнинных высокоствольных лесах Вьетнама.

в плотный ярус пионерных трав, не растут на эродированных почвах, где изменение физических свойств почвы привело к формированию водоупорного ферралитного панциря. Таким образом, стратегия жизни деревьев, способных осваивать участки возмущений внутри леса и не способных осваивать территории, ставшие нелесными, не полностью отвечает принятому понятию «пионер». Это деревья промежуточных условий существования или экотона.

В отличие от деревьев, именно травы в условиях муссонного тропического климата способны заселять открытые нелесные территории. Так, глинистые, суглинистые и супесчаные почвы, только что вышедшие из-под леса, а также эродированные почвы являются пригодными для развития травянистых растений – папоротникообразных, однодольных и двудольных. Семена многих трав легко разносятся воздушными потоками, подземные органы активно вегетируют, и почвы возобновления на них сохраняются даже при пожарах. На освобожденных от леса территориях травы формируют сообщества эдафического климакса. На равнинах в таких сообществах доминируют сложноцветные и/или злаки, в основном крупнотелые; в горах – папоротникообразные и бамбуки. Эти сообщества являются новыми для рассматриваемых территорий.

Заключение

Выше мы охарактеризовали процессы, идущие в лесных тропических муссонных сообществах на локальных возмущениях, как дигрессионно-демутационные флуктуации и демутационные сукцессии, заканчивающиеся через прогнозируемый временной период восстановлением коренного растительного сообщества. Подобный ход сукцессионных процессов определяет тот факт, что в результате какого-либо возмущения произошло изменение фитоценоза, частично микроклимата, но не затронуло эдафон. Напротив, образование обширных обезлесенных открытых ландшафтов после антропогенного воздействия (промышленные рубки, расчистки, эоцид) сопровождается карди-

нальным изменением микроклимата, характеристик и свойств эдафотопы. Лесной биом, равно как и лесная формация, являются исторически сложившимися для территории Вьетнама, тогда как сообщества с доминированием трав – новыми (рис. 6). Злаковые травяные сообщества занимают значительные площади и фактически уже являются ландшафтообразующим элементом.

Лесными тропическими сообществами не выработаны механизмы для освоения возникающих в результате деятельности человека открытых территорий. Анализируя условия развития лесных деревьев, мы установили, что для прохождения наиболее критических моментов – прорастание семян, укоренение проростков – и для успешности роста в первые годы необходимо соблюдение особых, часто видоспецифических, параметров микроклимата, в сумме составляющих регенерационную нишу вида. При этом все виды деревьев на ранних этапах жизненного цикла проигрывают травам в конкуренции за влагу и питательные вещества. Лесные и даже пионерные деревья (в нашем случае – деревья экотона) не развиваются под пологом пионерных трав. В связи с этим не представляется возможной трансформация травяных сообществ путем естественного внедрения древесных растений. Деревья экотона на открытых нелесных территориях формируют, максимум, группы из нескольких экземпляров и, в силу биологических особенностей, не способны расширять площадь «экспансии». Семена пионерных трав, напротив, легко разносятся воздушными потоками, на подземных органах растений почки возобновления сохраняются даже во время пожаров.

Лесные виды деревьев и деревья экотона являются эволюционно не приспособленными к развитию на измененных человеком территориях. На смену сложным многовидовым лесным растительным сообществам приходят простые по структуре и видовому составу сообщества с доминированием трав. Существование травяных сообществ неопределенно долгое, так как отсутствуют факторы – кроме научно выверенных действий человека, – способные изменить тренд развития таких сообществ.

Литература

1. Вальтер Г. Растительность земного шара. Т. 1. Тропические и субтропические зоны. – М.: Прогресс, 1968. – 551 с.
2. Калякин М.В. Трофические адаптации и экология буюль-буюлей (Rusconotidae, Aves) фауны Вьетнама. – М.: Изд-во МГУ, 2002. – 256 с.
3. Кузнецов А.Н. Тропический диптерокарповый лес на примере сомкнутого высокоствольного влажного равнинного диптерокарпового массива Ма Да, южный Вьетнам. – М.: ГЕОС, 2003. – 140 с.
4. Кузнецов А.Н. Военное применение гербицидов армией США во Вьетнаме: современное состояние тропических лесов и их реакция на обработки // Отдаленные последствия применения «Оранжевого агента/диоксина» армией США во Вьетнаме. Сер. «Диоксины супертоксиканты XXI века». Инф. вып. к 15-летию Тропического центра. – М.: ВИНТИ, 2003. – С.149–172.
5. Кузнецов А.Н. Анализ флоры муссонных тропических лесов Вьетнама: состав жизненных форм // Бюлл. МОИП, отд. Биологии. – 2008. – Т. 113, вып. 1. – С. 21–31.
6. Кузнецов А.Н., Фан Лыонг. Результаты обследования растительности лесхозов Хиеу Лиен, Ма Да и Винь Ан (пров. Донг Най), южный Вьетнам. Научный отчет. – Ханой: WWF, 2002. – 24 с.
7. Пендлтон Р.Л. География Таиланда. – М.: Прогресс, 1966. – 237 с.
8. Разумовский С.М. Избранные труды. – М.: КМК, 1999. – 560 с.
9. Ричардс П. Тропический дождевой лес. – М.: ИЛ, 1961. – 183 с.
10. Румак В.С., Чинь Куок Кхань, Кузнецов А.Н. и соавт. Воздействие диоксинов на окружающую среду и здоровье человека // Вестник Российской академии наук. – 2009. – Т. 79. – С.124–130.

11. Соколов В.Е., Шилова С.А. и соавт. Отдаленные биологические последствия войны в южном Вьетнаме. – М., 1996. – 239 с.
12. Софронов Г.А. Введение в тропическую токсикологию // Российско-вьетнамская научная конференция «Экология и здоровье человека». – Ханой, 2010. – С.46–58.
13. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
14. Ashton P.S. Dipterocarp biology as a window to the understanding of tropical forest structure // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1988. – Vol. 19. – P.347–370.
15. Bethel J.S. and Turnbull A. Military defoliation of Vietnam Forests // American Forester. – 1975. – Vol. 81. – P. 26–30, 56–61.
16. Bioclimatic diagrams of Vietnam. / Ed. by Nguen Khanh Van. – Hanoi, 2000. – 126 p.
17. Born C., Kjellberg F., Chevallier M.N. et al. Colonization processes and the maintenance of genetic diversity: insights from a pioneer rain-forest tree, *Aucoumea klaineana* // Proc. Roy. Soc. Biol. Sci. – 2008. – Vol. 275. – P. 2171–2179.
18. Brearley F.Q., Prajadinata S., Kidd P.S. et al. Structure and floristics of an old secondary rain forest in Central Kalimantan, Indonesia, and a comparison with adjacent primary forest // Forest Ecol. Management. – 2004. – Vol. 195. – P.385–397.
19. Brokaw N.V.L. Gap-phase regeneration in a tropical forest // Ecology. – 1985. – V. 66. – P. 682–687.
20. Capers R.S., Chazdon R.L., Brenes A.R. et al. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests // J. Ecol. – 2005. – Vol. 93. – P.1071–1084.
21. Clark C.J., Poulsen J.R., Connor E.F. et al. Fruiting trees as dispersal foci in a semi-deciduous tropical forest // Oecologia. – 2004. – Vol. 139. – P. 66–75.
22. Cleary D.F.R. and Priadjati A. Vegetation responses to burning in a rain forest in Borneo // Plant Ecol. – 2005. – Vol. 177. – P. 145–163.
23. Davies S.J. and Semui H. Competitive dominance in a secondary successional rain-forest community in Borneo // J. Tropical Ecol. – 2006. – Vol. 22, Part 1. – P.53–64.
24. Kao D. and Iida S. Structural characteristics of logged evergreen forests in Preah Vihear, Cambodia, 3 years after logging // Forest Ecol. Management. – 2006. – Vol. 225. – P.62–73.
25. Kuznetsov A.N. Preliminary results of the botanical research – vegetation types of the Cat Loc area // Results of Complex Zoologico-Botanical Expedition of the Cat Loc Area, South Vietnam / ed. by A.N Kuznetsov, B.D Vasiliev and A.L. Borissenko. Hanoi, WWF Report. – 2002. – P. 9–25.
26. Liebsch D., Marques M.C.M., and Goldenbeg R. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession // Biological Conservation. – 2008. – Vol. 141. – P.1717–1725.
27. Marin-Spiotta E., Ostertag R, Silver W.L. Long-term patterns in tropical Reforestation: Plant community composition and aboveground biomass accumulation // Ecological Applications. – 2007. – Vol. 17. – P.828–839.
28. Muscarella R. and Fleming T.H. The role of frugivorous bats in tropical forest succession // Biol. Rev. – 2007. – Vol. 82. – P. 573–590.
29. Paul J.R., Randle A.M., Chapman C.A. et al. Arrested succession in logging gaps: is tree seedling growth and survival? // African J. Ecol. – 2004. – Vol. 42. – P. 245–251.
30. Pham Hoang Ho. Cay Co Viet Nam (An Illustrated Flora of Vietnam). Nha Xuat Ban Tre. Part I-III. – Ho Chi Minh, 1999–2000. – 991 p., 953 p., 1020 p. (на вьетнам. яз.).
31. Richards P.W. The tropical rain forest and ecological study. Second edition. – Cambridge, 1996. – 575 p.
32. Selaya N. G., Anten N.P.R., Oomen R.J. et al. Above-ground biomass investments and light interception of tropical forest trees and lianas early in succession // Ann. Botany. – 2007. – Vol. 99. – P. 141–151.
33. Sloan S. Reforestation amidst deforestation: Simultaneity and succession // Global Environmental Change: Human and Policy Dimensions. – 2008. – Vol. 18. – P. 425–441.
34. Velazquez E. and Gomes-Sal A. Landslide early succession in a neotropical dry forest // Plant Ecol. – 2008. – Vol. 199. – P. 295–308.
35. Westing A.N. Ecological consequences of the Second Indochina War. – Stockholm, 1976. – 119 p.
36. Whitmore T.C. Gaps in the forest canopy // Tropical Trees as Living Systems / Ed by P.B Tomlinson and M.H. Zimmermann. – Cambridge, 1978. – P.639–655.
37. Zalamea P.C., Stevenson P.R., Madrinan S. et al. Growth pattern and age determination for *Cecropia sciadophylla* (Urticaceae) // Amer. J. Botany. – 2008. – Vol. 95. – P. 263–271.