

УДК 253(597)

ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО СТРОЕНИЯ ДРЕВОСТОЕВ КОРЕННЫХ МУССОННЫХ ТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСОВ ВЬЕТНАМА

Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П.

ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук», Москва, Российская Федерация,

Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр, Ханой, Социалистическая Республика Вьетнам

e-mail: forestkuz@mail.ru

Исследователи тропических лесов, рассматривая их вертикальное строение, или указывают на многоярусность, как характерную черту, или придерживаются точки зрения об отсутствии ярусности и даже наличия в тропических лесах «вертикального континуума». В качестве причин, затрудняющих стратификацию лесного полога, помимо разброса высотных параметров деревьев, называется исключительное обилие видов. На основе наших исследований (1989–2017 гг.) в коренных муссонных тропических лесах Вьетнама, предлагается выделение яруса деревьев, с подразделением его на подъярусы. Рассматриваются подходы решения этой задачи. В основу положен экологический подход. Обоснованность стратификации яруса деревьев на подъярусы подтверждается выявленными их функциональными особенностями. На примерах лесов Вьетнама прослежено, что вертикальная структура лесного древостоя может быть простой – с 1–2 подъярусами, среднесложной – с 3 и сложной – с 4 или 5. Леса с простой структурой сформировались на равнинах и низкогорных плато с супесчаными, суглинистыми и глинисто-глеевыми почвами, на участках с близким залеганием от поверхности платформы из кристаллических сланцев и базальта. В ландшафте гор это сосняки, а также моховые облачные леса и криволесье на горных вершинах и открытых гребнях хребтов с отметками 2000–2900 м над ур.м. (верхняя граница распространения лесов). Древостои со среднесложной структурой занимают на равнинах участки с почвами легкого гранулометрического состава и понижения с торфяно-глеевыми почвами, которые сформировались среди дренированных ферраллитных почв, в горах – формируются на склонах и гребнях хребтов, на плато, платообразных вершинах, в котловинах и по долинам рек – на почвах разного гранулометрического состава и разных кор выветривания. Верхняя граница распространения – 2500 м над ур.м. Леса со сложной структурой произрастают на выровненных территориях в благоприятных для деревьев по эдафону и гидрологии условиях. На равнинах формируются на глубоко дренированных ферраллитных почвах с профилем 3–5 м, а также на аллювиальных почвах в межгорных долинах и по берегам рек, в горах – на пологих склонах, обширных террасах, межгорных долинах с глубиной корнеобитаемого слоя не менее 1 м. Верхняя граница распространения лесов с пятью подъярусами – 800 м, с четырьмя – 1850 м над ур. м. Категория сложности вертикальной структуры лесных древостоев определяется температурным режимом, особенностями эдафона и гидрологии, способностью коры выветривания аккумулировать атмосферную воду дождевого сезона. В целом, при переходе лесных почв от глубоко дренированных на градиентах ослабления дренажа и /или уменьшения мощности корнеобитаемого слоя происходит упрощение вертикальной структуры лесных древостоев с сокращением числа древесных подъярусов с пяти до одного.

Ключевые слова: муссонный тропический лес, вертикальная структура тропического леса, Вьетнам.

Введение

Неуклонное сокращение площадей и разнообразия тропических лесов – глобальная тенденция современности (FAO, 2015). Наряду с важностью изучения тропических лесных экосистем, неотложной является задача их сохранения и восстановления. Эта чрезвычайно актуальная научная проблема не может быть решена, если не выработаны подходы к изучению их структурно-функциональной организации. При рассмотрении лесных сообществ влажных тропиков Старого и Нового Света

отечественные и иностранные исследователи подчеркивают многоярусность как характерную черту вертикального строения этих древостоев и выделяют ярусы деревьев / ярусы леса / ярус кустарников или подлесок, ярус / ярусы / подъярусы трав. В публикациях советских авторов положение о многоярусности тропических лесов базируется на работах, проведенных в лесах африканской Ганы (Баранов, 1956) и Южного Китая (Федоров, 1958; Дылис, 1958; Сукачев, 1958; Кабанов, 1971). П. Ричардс, основываясь на собственных наблюдениях и анализируя работы других исследователей, утверждает, что «в сообществах нормального первичного тропического леса, как правило, существует три яруса деревьев (А, В, С), а также ярус гигантских трав и кустарников и ярус низких трав и полукустарников» (1961; Richards, 1996). Такой же точки зрения о принципиальном строении тропического леса придерживаются Г. Вальтер (1968), Е. Добби (1952) и Р.Л. Пендлтон (1966), а также – в обзорных трудах – А.М. Бородин с коллегами (1982) и М.Б. Горнунг (1984). Приводя обобщенное описание тропического леса, Г. Вальтер (1968) уточняет, что часто ярусность выражена недостаточно четко. На это обстоятельство, но уже как на специфическую особенность тропического леса, указывают Т.С. Whitmore (1992), С.М. Разумовский (1999), Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (2012). Таким образом, вопрос о наличии либо отсутствии четкой ярусности в структуре или вертикальной дифференциации полога тропических лесов остается дискуссионным.

Обращаясь к работам по региону (Индокитаю и Южному Китаю), важным представляется следующее. В монографии Н.Е. Кабанова (1971), объединившей результаты исследований в лесах Южного Китая (совместные работы с В.Н. Сукачевым, Ан.А. Федоровым, а позднее и с китайскими ботаниками), для влажнотропических лесов Юньнана указываются 2–3 яруса деревьев, подлесок (кустарники и деревья высотой до 4 м), ярус трав (с 1–2 подъярусами). Французский исследователь Индокитая М. Шмид на примере отдельных районов центра и юга Вьетнама (тогда Аннама и Кохинхины) представил характеристику лесной растительности (Schmid, 1974), где основное внимание уделено составу видов древесных растений и лишь изредка приводит разграничение древостоев на ярусы преобладающих по высоте и подчиненных деревьев. Современные вьетнамские ботаники и лесоводы (Thai Van Trung, 1999; Nguen Nghia Thien, Nguyen Thanh Nhan, 2004) используют понятия ярусы деревьев (не более трех – А1, А2, А3), кустарников (В) и трав (С) при составлении описаний лесных древостоев. При этом они причисляют подрост деревьев верхнего яруса, в зависимости от высоты, к подчиненным ярусам или к ярусу кустарников. Л. Бланк с соавторами (Blanc et. al., 2000) говоря о структуре лесов Национального парка Катъен в Южном Вьетнаме, анализирует в соответствующем разделе статьи распределение на гектарных площадках деревьев разных видов по классам диаметра, без учета их высоты – т.е. вертикальная структура остается вне интересов авторов. По результатам проведенных работ исследователи приходят к выводу, что леса Катъена следует отнести к вторичным. Такое утверждение верно как усредненное для Парка в целом, т.к. до 90-х годов прошлого века здесь велись промышленные рубки. При этом на территории Парка, как показали наши исследования, сохранились участки с коренным (первичным) лесом – характеристика таковых представлена в одной из наших работ (Кузнецов, Кузнецова, 2011). Приоритетность значений диаметров деревьев при представлении структуры лесов провинции Тхуатхиенхюэ (Центральный Вьетнам) нашла отражение в работе В. Иена и Р. Кохарда (Yen, Cochard, 2017). Авторы приводят сведения об общем числе видов деревьев и числе видов по семействам, говорят о трех уровнях высоты деревьев: 25 м и выше (canopy layers), 15–25 м (stratum), 5–15 м (understory growth), для которых указывают три, четыре и два вида деревьев, соответственно, добавляя «и другие виды». До настоящего времени отсутствуют публикации аналитического плана с обобщением данных о вертикальном строении коренных лесов Вьетнама. Имеющиеся работы

направлены на рассмотрение таксономического состава древесных растений на уровне семейств и родов с указанием наиболее характерных и, наоборот, редких и эндемичных видов деревьев из верхней части полога (Rundel, 1999; Thai Van Trung, 1999; Chien, 2006). Широко цитируемая работа Л.В. Аверьянова с соавторами (Averyanov et al., 2003) посвящена фитогеографическому обзору Вьетнама и прилегающих районов Восточного Индокитая.

Объекты и методы исследований

Объектами исследований являются коренные тропические леса Вьетнама (далее – леса), сформировавшиеся в условиях муссонного климата. Среднегодовые температуры воздуха преимущественно более 20°C, в год выпадает 1500–3000 мм осадков. По режиму дождей выделяются два основных сезона – сухой (с редкими дождями) и влажный или дождевой (Ву Ты Лап, 1980). Рельеф – преимущественно эрозионно-аккумулятивный, с включением первичных горных образований. Три четверти территории страны занимают холмогорья и горы (наивысшая точка – вершина Фансипан, высота 3146 м), одну четверть – равнины. Почвы относятся, согласно М.В. Фридланду (1964), к классу влажнотропических, подразделяются на пять подклассов: ферраллитные – наиболее широко распространены, ферраллитно-маргалитные, аллювиальные и приморские, болотные и засоленные почвы. Леса произрастают от морских побережий до гребней горных хребтов с отметками 2900 м над ур. м., это орографическая граница распространения лесов (Кузнецов, 1998).

География районов наших исследований, которые проводились с 1989 по 2017 гг. во время экспедиционных и стационарных работ, организованных в рамках плановых НИР Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, а также проектов международных природоохранных организаций Frontier Vietnam, BirdLife International, WWF Indochina и Fauna and Flora International (FFI) (Кузнецов, 1998, 2001; Кузнецов, Кузнецова, 2003, 2011а, 2011б, 2012; Кузнецов и др., 2013; Kuznetsov, 2003, 2006; Kuznetsov et al., 2008; Eames et al., 2001), приведена на схеме (рис. 1). Полевым исследованиям предшествовала работа в гербарии Института Экологии г. Хошимина (бывший гербарий Национального музея Сайгона) и практическое знакомство с основными, имеющими коммерческую древесину видами лесных деревьев – при содействии сотрудников лесохозяйственных предприятий.

Работы 1989–1991 и 1993–1994 гг. носили, преимущественно, стационарный характер и велись круглогодично в равнинном высокоствольном диптерокарповом лесу на экологической станции Мада (пров. Донгнай, Южный Вьетнам) (Кузнецов, 2003).

В отличие от положений методики «50 га» (Manokaran, Lafrankie et al., 1990), которой руководствуются иностранные коллеги при работе в тропических лесах, когда деревом принято считать объект с диаметром ствола свыше 10 см (Vandekerckhove, Wulf et al., 1993; Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions ..., 2001; Slik, 2003; Slik, Pooli, 2013), нами учитывались все имеющиеся на пробных площадках деревья, в т.ч. и тоньше 10 см. При пренебрежении последними из поля зрения исследователя выпадают деревья нижней части полога леса (с диаметром ствола 1,5–9 см и высотой от 1 до 8 м) и, следовательно, при таком подходе состав видов и пространственная характеристика лесов окажутся неполными.

Изучение лесных растительных сообществ в экспедиционном режиме – исходя из основных целей работ, которые заключались в выявление таксономического состава растений и в составлении характеристик видового состава и вертикальной структуры различных (в зависимости от условий произрастания) лесных древостоев – проводилось маршрутным обследованием территории. Обследовано более 40 лесных районов Вьетнама и заложено свыше 700 временных пробных площадей. Для фиксации

фенологических явлений, первичные обследования, проводимые, как правило, весной или в начале лета, дополнялись повторными работами в этих лесных районах в другое время года. Под высотой древостоя нами принята средняя высота деревьев верхней части полога. При отнесении деревьев к определенному высотному слою (подъярусу) во внимание принимаются не только параметры конкретного экземпляра на пробной площади, но и максимальные размерные характеристики деревьев этого вида на других лесных участках с аналогичными условиями. Деревья верхней части полога десятки лет находятся на стадии подроста, прежде чем их кроны достигнут соответствующей высоты, а сами деревья начнут цвести и плодоносить. В лесах, как правило, наиболее отчетливо выделяются верхний (или два верхних, когда первый сформирован деревьями-эмержентами и не сомкнут, а второй – сомкнутый) и нижний подъярусы. Виды деревьев средней части полога в наибольшей степени варьируют по высоте.

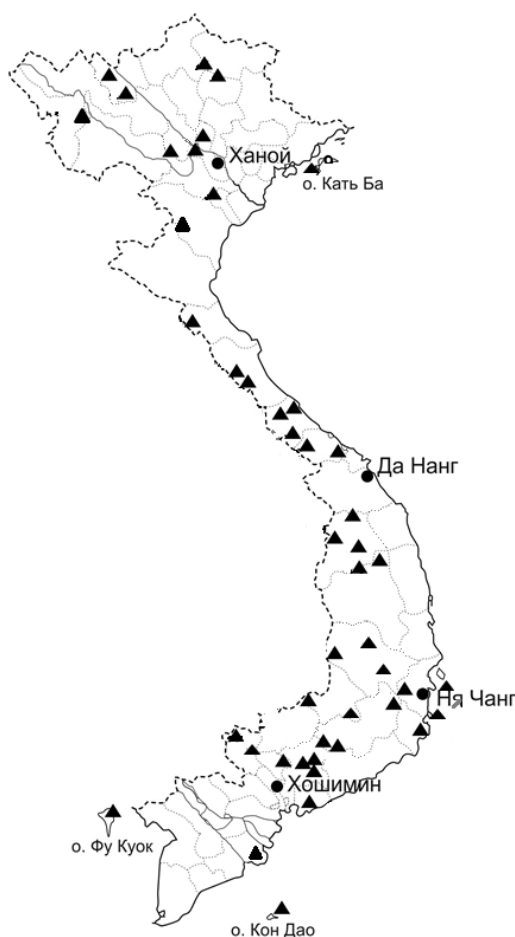


Рис. 1. Районы исследований

Следуя за исследователями тропических лесов (Вальтер, 1968; Бородин, 1982; Whitmore, 1992) отмечавшими, что строение тропического леса наглядно отражает вертикальные проекции или профильные диаграммы, мы также используем такую графическую форму. При этом на вертикальных профилях лесов отражены фоновые растения, в первую очередь деревья, а также лианы, эпифиты, полуэпифиты, иногда травы. Горизонтальная протяженность представляемых лесных древостоев колеблется от 60 до 100 м. Подготовлено более двухсот описаний и вертикальных профилей лесов, сформировавшихся на разных элементах рельефа от севера до юга страны. На рис. 2 приведен пример профильной диаграммы или вертикального профиля равнинного высокоствольного тропического леса. С 1989 по 2002 год работа велась одним исследователем, с 2003 г. – авторы работают совместно.

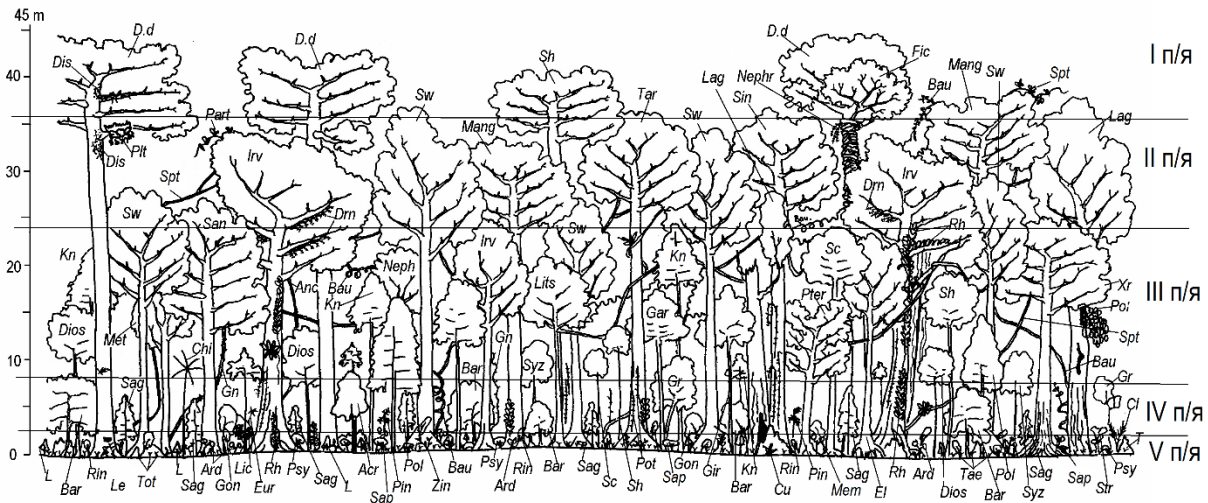


Рис. 2. Вертикальный профиль леса на глубоко дренированных ферраллитных почвах с выделением подъярусов (п/я) в ярусе деревьев, 70 м над ур. м., лесной массив Мада, Южный Вьетнам.

Условные обозначения: Acr – *Acronychia pedunculata*, Agl – *Aglaonema fumeum*, Anc – *Ancistrocladus cochinchinensis*, Ard – *Ardisia crispa*, Bar – *Barringtonia cochinchinensis*, Bau – *Bauhinia harmandiana*, Cin – *Cinnamomum* sp., Cl – *Calamus* sp., Clph – *Calophyllum dongnaiense*, D.d – *Dipterocarpus dyeri*, D.t – *Dipterocarpus turbinatus*, Dios – *Diospyros buxifolia*, Dis – *Dischidia imbricata*, Drn – *Drynaria quercifolia*, El – *Elaeocarpus dongnaiensis*, Eur – *Eurycoma longifolia*, Gar – *Garcinia benthami*, Gon – *Gonocaryum lobbianatum*, Gr – *Grewia paniculata*, Irv – *Irvingia malayana*, Kn – *Knema cinerea*, L – *Lasianthus cyanocarpus*, Lag – *Lagerstroemia calyculata*, Le – *Leea rubra*, Lic – *Licuala paludosa*, Lits – *Litsea umbellata*, Mang – *Mangifera cochinchinensis*, Met – *Metadina trichotoma*, Neph – *Nephelium hypoleucum*, Pin – *Pinanga quadrijuga*, Plt – *Platyserium grande*, Poi – *Poikilospermum suaveolens*, Pot – *Pothos scandens*, Psy – *Psychotria adenophylla*, Pter – *Pterospermum angustifolium*, Rh – *Rhaphidophora hongkongensis*, Rin – *Rinorea anguifera*, Sag – *Sageraea elliptica*, San – *Sandoricum koetjape*, Sap – *Saprosma cochinchinensis*, Sc – *Scaphium lychnophorum*, Sh – *Shorea roxburghii*, Spt – *Spatholobus parviflorus*, Ster – *Sterculia dongnaiensis*, Sw – *Swintonia floribunda*, Syz – *Syzygium tinctoria*, T – термитник, Tae – *Taenitis blechnoides*, Tar – *Tarrietia javanica*, Tot – *Tottea tomentosa*, Uv – *Uvaria*, Xr – *Xerospermum noronhianum*, Zin – *Zingiber purpureum*.

Результаты исследований

Изучение лесов Вьетнама – от мангровых до высокогорного редколесья показало, что общей чертой для лесных растительных сообществ в контексте их вертикального строения является наличие древесного яруса или полога и яруса трав. При этом дифференциация деревьев по высоте дает основание для подразделения яруса деревьев на части полога – слои или подъярусы и мы, в соответствии с работами отечественных ученых (Федоров, 1958; Сукачев, 1958; Кабанов, 1971), обозначаем таковые римскими цифрами, начиная с верхнего или первого (I) (рис. 2). Максимальное число выделяемых древесных подъярусов – 5. Подрост деревьев рассматривается нами как внеярусный элемент. Ярус кустарников (подлесок) не характерен для обследованных коренных лесов Вьетнама (при этом не отрицается возможность его наличия в лесах других тропических регионов). Нижний подъярус лесных древостоев сложен деревьями, а не кустарниками. Растения с жизненной формой кустарник и полукустарник под пологом коренных тропических лесов встречаются редко и не образуют собственного яруса. И, наоборот – на нелесных территориях заросли кустарников являются обычными. Это преимущественно растения из родов *Melastoma* (Melastomataceae) и *Callicarpa* (Scrophulariaceae).

Вертикальная структура лесного древостоя может включать 4–5 подъярусов и такую структуру мы обозначаем как сложную (рис. 2), 3 подъяруса – среднесложная (рис. 3) и 1–2 подъяруса – простая структура (рис.4). Высота 60-ти лесных древостоев

разной категории сложности приведена на рис. 5. В целом, с увеличением высоты древостоев прослеживается усложнение их вертикальной структуры. При этом параметр «высота» не является надежным показателем категории сложности. Из рис. 5 следует, что характерно перекрывание диапазонов высот каждой следующей категории с предшествующей. Наибольшее варьирование рассматриваемого параметра приходится на древостой со среднесложной (3 подъяруса) вертикальной структурой – от 12 до 35 м, тогда как древостой со сложной (4–5 подъярусов) структурой имеют высоту от 27 м до 48 м. Деревья лесов с простой вертикальной структурой имеют высоту от 2 до 8 м, удаленный параметр 25 м соответствует чистым соснякам с *Pinus latteri* и *P. kesiya*.

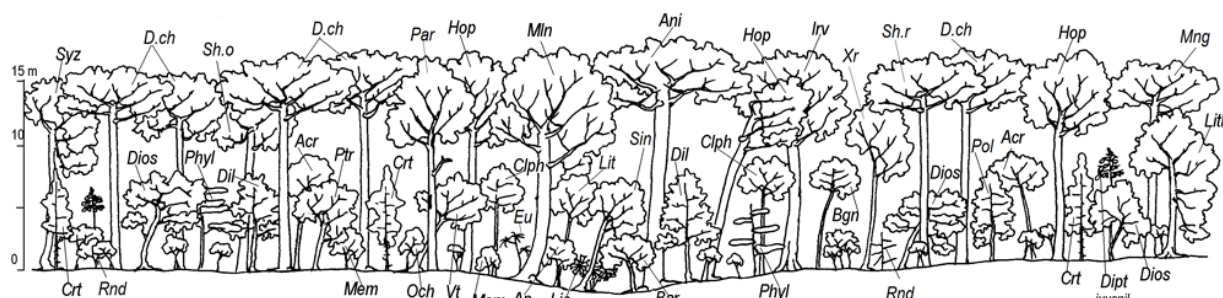


Рис. 3. Вертикальный профиль леса на приморских песках в понижениях рельефа, Биньято – Фьюкбью, 8 м над ур. м.

Условные обозначения: Ani – *Anisoptera costata*, Ap – *Aporusa*, Bar – *Barringtonia pauciflora*, Bgn – Bignoniaceae, Clph – *Calophyllum dongnaense*, Crt – *Cratoxylum formosum*, D.ch – *Dipterocarpus chartaceus*, Dill – *Dillenia cf. ovata*, Dios – *Diospyros*, Dipt – *Dipterocarpus*, Eu – *Eurycoma longifolia*, Hop – *Hopea odorata*, Irv – *Irvingia malayana*, Lic – *Licuala sp.*, Lit – *Litsea sp.*, Lith – *Lithocarpus sp.*, Mem – *Memecylon floribundum*, Mln – *Melanorrhoea laccifera*, Mng – *Mangifera flava*, Och – *Ochna integerrima*, Par – *Parinari anamensis*, Phyl – *Phyllanthus emblica*, Ptr – *Pterospermum sp.*, Pol – *Polyalthia sp.*, Rnd – *Randia spinosa*, Sh.r – *Shorea roxburghii*, Sh.o – *Shorea obtusa*, Sin – *Sindora siamensis*, Syz – *Syzygium sp.*, Xr – *Xerospermum noronhianum*.

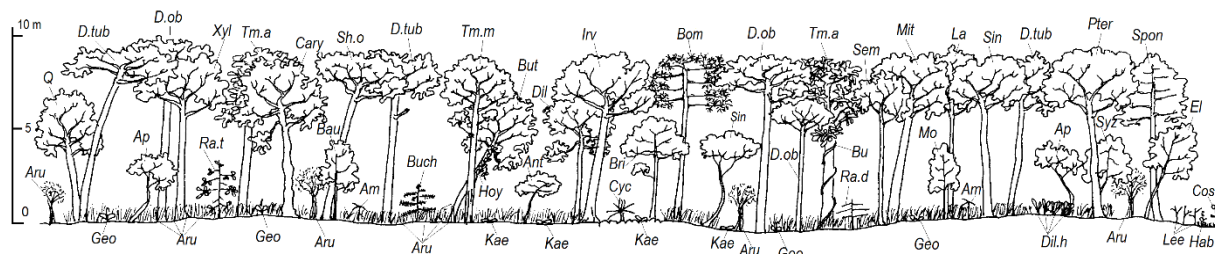


Рис. 4. Вертикальный профиль леса на короткопрофильных тяжелосуглинистых почвах, 220 м над ур.м., национальный парк Йокдон, Центральный Вьетнам

Условные обозначения: Am - *Amorphophallus*, Ant – *Antidesma*, Ap - *Aporusa dyoica*, Aru – *Arundinaria pusilla*, Bau - *Bauhinia*, Bom - *Bombax anceps*, Bri – *Briedelia glauca*, Bu - *Butea monosperma*, Buch – *Buchanania siamensis*, But - *Butea superba*, Cary - *Careya sphaerica*, Cos - *Costus speciosa*, Cyc - *Cycas*, D.ob - *Dipterocarpus obtusifolius*, D.tub – *Dipterocarpus tuberculatus*, Dil.h – *Dillenia hookeri*, El - *Elaeocarpus*, Geo - *Geodorum*, Hoy – *Hoya*, Irv - *Irvingia malayana*, Kae - *Kaempferia galanga*, La – *Lannea*, Lee- Leea, Mo – *Morinda tomentosa*, Mit - *Mitragyna rotundifolia*, Pter - *Pterocarpus macrocarpus*, Q - *Quercus kerrii*, Ra.d - *Randia dasycarpa*, Ra.t - *Randia turgida*, Sem – *Semecarpus*, Sh.o - *Shorea obtusa*, Sin - *Sindora siamensis*, Spon - *Spondias pinnata*, Syz - *Syzygium*, Tm.a - *Terminalia alata*, Tm.m - *Terminalia mucronata*, Xyl - *Xylia xylocarpa*.

В зависимости от высоты над уровнем моря (от 0 до 2900 м) прослеживается (рис. 6), что верхняя граница для коренных лесов, имеющих среднесложную структуру – 2500 м; сложную с 4 подъярусами – 1850 м и 800 м для лесов с 5 подъярусами. Леса с простой вертикальной структурой древостоев отмечаются до верхней отметки распространения лесов на территории Вьетнама. При этом, в одном диапазоне высот над уровнем моря, но в разных условиях произрастания представлены леса, различающиеся вертикальной структурой.

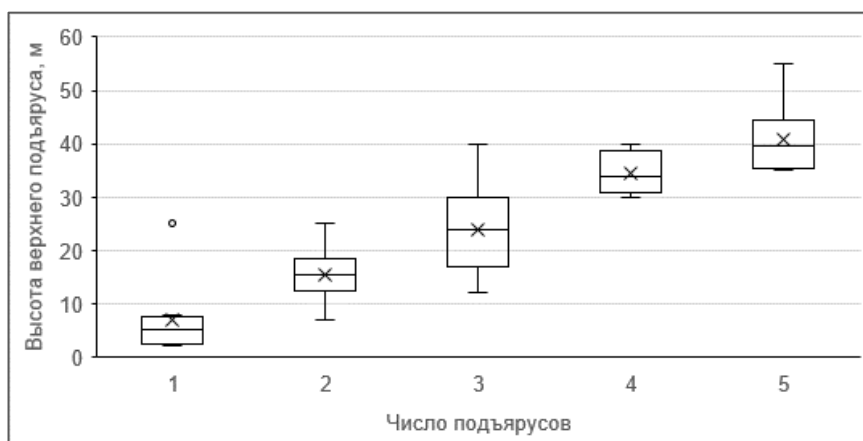


Рис. 5. Высота деревьев верхнего подъяруса в зависимости от сложности вертикальной структуры (1–5 подъярусов) лесных древостоев

Верхнюю часть древесного яруса или полога коренных лесов Вьетнама (высота деревьев от 2 до 48 м) – для простых и среднесложных по вертикальной структуре это подъярус I и для сложных (подъярусы I–II) слагают не менее 340 видов деревьев из 185 родов и 67 семейств. Нижнюю или приземную часть (высота 1,5–4 м) образуют деревья 330 видов из 85 родов и 50 семейств. Промежуточное положение между верхней и нижней частями полога (высота деревьев от 5 до 35 м) занимают приблизительно 2400 видов деревьев из 154 родов и 72 семейств (Кузнецов, 2015). Деревья верхней части полога (на уровне родов) в лесах со сложной, среднесложной и простой вертикальными структурами представлены показано в табл. 1. Так, в лесах со сложной структурой верхнюю часть полога формируют деревья из 56 родов, со среднесложной структурой – из 151 рода, в лесах с простой структурой – из 105 родов.

Разным частям древесного полога лесов присущи специфические функциональные особенности (рис. 7). Такие особенности являются дополнительным (наряду с параметрами деревьев) основанием к стратификации полога или яруса деревьев на слои или подъярусы. Так, деревья верхнего подъяруса экранируют нижние подъярусы от инсоляции и определяют параметры микроклимата лесного пространства; ежегодно в конкретные сроки формируют основной запас растительного (прежде всего листового) опада (это обеспечивает круговорот биогенов), цветут и плодоносят в конкретные и короткие сроки. Листовой опад защищает почву от чрезмерного нагрева и испарения воды, является субстратом для сезонного развития сосущих и микоризных корней деревьев, создает условия для развития грибов – макро- и микромицетов, поддерживает жизнедеятельность связанных с опадом птиц, млекопитающих, земноводных, пресмыкающихся и почвенных животных. Плоды, семена, завязи, нектар и листья деревьев верхней части полога составляют основу трофической базы лесных животных – членистоногих, птиц и млекопитающих. При ливнях листья и ветви этих деревьев первыми принимают удары дождевых капель, снижая их энергию и переводя часть осадков в стволый сток. Крупные досковидные и выходящие на поверхность скелетные корни создают преграды для потоков воды и перемещения растительного опада. Кроны этих деревьев являются зоной развития деревянистых лиан, эпифитов и полуэпифитов. С деревьями верхних подъярусов связано образование в пологе леса прогалов или «окон». Так, разноразмерные «окна» образуются в результате падения скелетных ветвей, излома стволов под кроной и обрушения крон деревьев, излома стволов в базальной части, вывала деревьев и возникновения последовательных нарушений от падения других деревьев, стволы которых соединены между собой деревянистыми лианами. Естественное возобновление деревьев верхнего подъяруса происходит под пологом леса и в лесных «окнах», т.е. на градиенте «полог леса – окно».

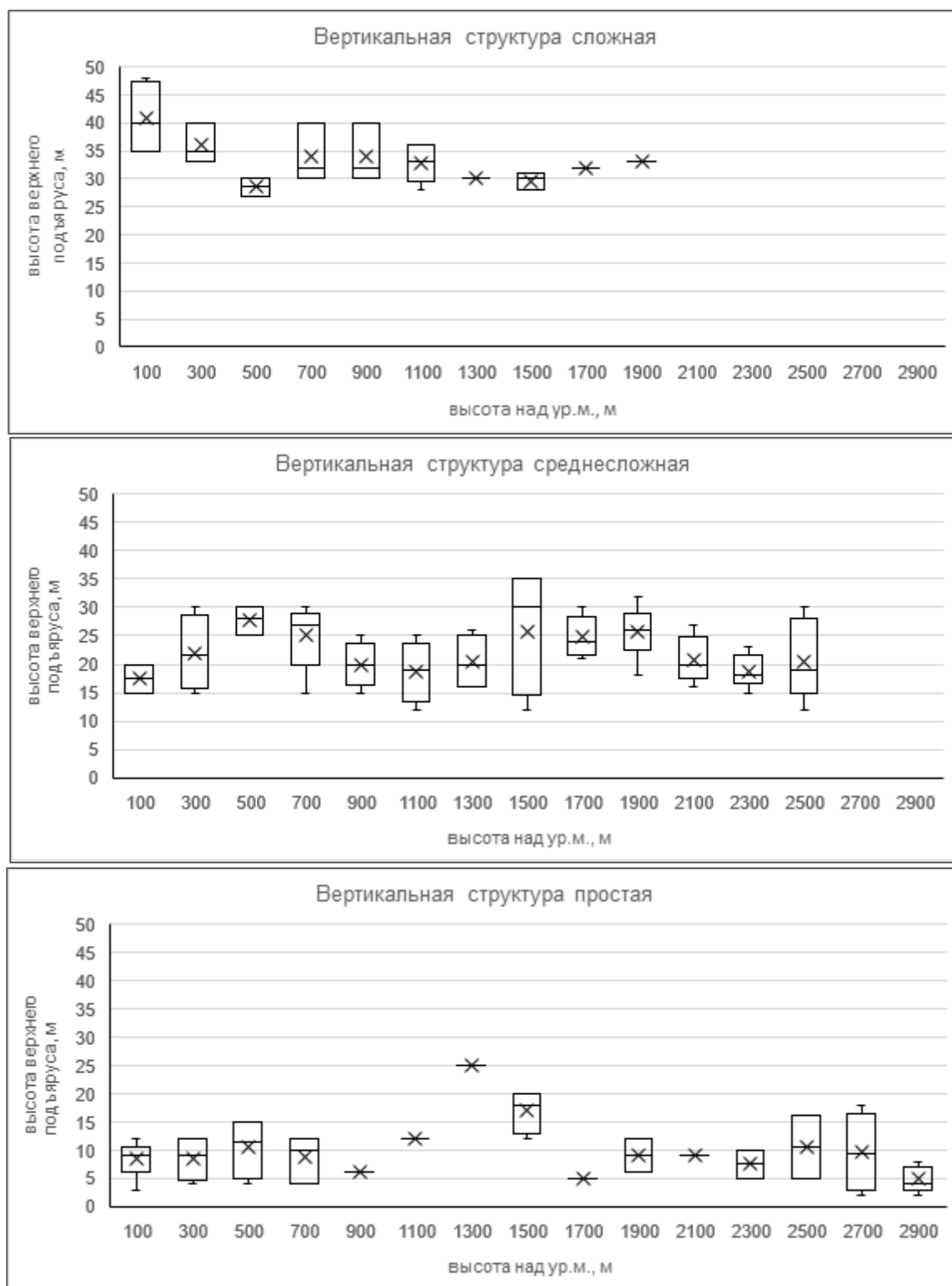


Рис. 6. Варьирование высоты древостоев со сложной, среднесложной и простой вертикальной структурой на высотном градиенте 0 – 2900 м над ур.м.

Средние подъярусы в сравнении с верхними и нижними отличает наибольшее разнообразие видов деревьев, имеющих, в отличие от деревьев верхней части полога, растянутые по времени сроки цветения и плодоношения. Деревья этих подъярусов также участвуют в экранировании почвы от инсоляции и пополнении в течение года листового опада, однако вклад в общий запас листового опада в разы меньше такового верхнего подъяруса. Это связано, в том числе и с тем, что многие виды деревьев сбрасывают

листья не полностью, т.е. частично листопадные. Средние подъярусы предоставляют деревянистым лианам пути продвижения к верхней части полога. Возобновляются деревья средних подъярусов в лесных «окнах».

Таблица 1.

Деревья верхней части полога, представленные в лесах со сложной, среднесложной и простой вертикальной структурой древостоя (имеются (+) или отсутствуют (-)).

Семейство, род	Структура			Семейство, род	Структура						
	Сложная	Среднесложная	Простая		Сложная	Среднесложная	Простая				
1	2			3	4			5	6		
1. Altingiaceae <i>Altingia</i>	-	+	-	14. Chrysobalanaceae <i>Parinari</i>	+	+	+	<i>Phyllanthus</i>	-	-	+
2. Amentotaxaceae <i>Amentotaxus</i>	-	+	-	15. Combretaceae <i>Anogeissus</i>	+	+	+	28. Fagaceae <i>Castanopsis</i>	+	+	-
3. Anacardiaceae <i>Allospondias</i>	-	+	+	<i>Combretum</i>	-	+	+	<i>Lithocarpus</i>	+	+	+
<i>Canarium</i>	+	+	-	<i>Lumnitzera</i>	-	-	+	<i>Quercus</i>	-	+	+
<i>Choerospondias</i>	-	+	+	<i>Terminalia</i>	+	+	+	29. Gentianaceae <i>Fagraea</i>	-	+	+
<i>Dacryodes</i>	+	+	-	16. Cornaceae <i>Alangium</i>	-	+	-	30. Hamamelidaceae <i>Exbucklandia</i>	+	+	-
<i>Dracontomelon</i>	+	+	-	<i>Mastixia</i>	-	+	-	<i>Liquidambar</i>	-	+	-
<i>Gluta</i>	-	-	+	17. Cruciferae <i>Cleome</i>	-	-	+	31. Hernandiaceae <i>Gyrocarpus</i>	-	+	-
<i>Holigarnia</i>	-	-	+	<i>Crateva</i>	-	-	+	32. Hypericaceae <i>Archytaea</i>	-	+	-
<i>Lannea</i>	-	-	+	18. Penaeaceae <i>Crypteronia</i>	-	+	+	<i>Calophyllum</i>	+	+	+
<i>Mangifera</i>	+	+	-	19. Cupressaceae <i>Calocedrus</i>	-	+	+	<i>Garcinia</i>	+	+	+
<i>Melanorrhoea</i>	-	+	+	<i>Fokienia</i>	+	+	+	33. Irvingiaceae <i>Irvingia</i>	+	+	+
<i>Pentaspadon</i>	-	+	+	20. Daphniphyllaceae <i>Daphniphyllum</i>	-	+	-	34. Ixonanthaceae <i>Ixonanthes</i>	+	+	-
<i>Protium</i>	-	+	-	21. Dipterocarpaceae <i>Anisoptera</i>	+	+	-	35. Juglandaceae <i>Engelhardia</i>	+	+	+
<i>Semecarpus</i>	-	+	+	<i>Dipterocarpus</i>	+	+	+	<i>Pterocarya</i>	+	+	-
<i>Spondias</i>	-	+	+	<i>Hopea</i>	+	+	+	36. Lauraceae <i>Beilschmiedia</i>	-	+	-
<i>Swintonia</i>	-	+	-	<i>Parashorea</i>	+	+	-	<i>Caryodaphnopsis</i>	+	+	-
4. Anisophylleaceae <i>Anisophyllea</i>	-	+	-	<i>Shorea</i>	+	+	+	<i>Cinnamomum</i>	+	+	+
5. Annonaceae <i>Meliosa</i>	-	-	+	22. Dracaenaceae <i>Dracaena</i>	-	+	+	<i>Litsea</i>	+	+	+
<i>Xylopia</i>	-	+	-	23. Ebenaceae <i>Diospyros</i>	-	+	+	<i>Neolitsea</i>	-	+	-
6. Apocynaceae <i>Alstonia</i>	-	+	+	24. Elaeocarpaceae <i>Elaeocarpus</i>	-	+	+	<i>Nothaphoebe</i>	-	+	-
<i>Wrightia</i>	-	+	+	<i>Sloanea</i>	+	+	-	37. Lecythidaceae <i>Careya</i>	-	-	+
7. Araliaceae <i>Rauwolfia</i>	-	+	+	25. Ericaceae <i>Craibiodendron</i>	-	+	-	38. Leguminosae <i>Adenanthera</i>	-	+	-
<i>Schefflera</i>	-	+	-	<i>Rhododendron</i>	-	+	+	<i>Afzelia</i>	+	+	-
8. Begoniaceae <i>Tetrameles</i>	+	+	+	26. Euphorbiaceae <i>Balakata</i>	-	+	-	<i>Albizia</i>	-	+	+
9. Betulaceae <i>Betula</i>	+	+	-	<i>Bischofia</i>	-	+	-	<i>Archidendron</i>	-	+	-
<i>Carpinus</i>	-	+	-	<i>Bridelia</i>	-	+	+	<i>Bauhinia</i>	-	+	+
10. Bretschneideraceae <i>Bretschneidera</i>	-	+	-	<i>Chaetocarpus</i>	-	+	-	<i>Butea</i>	-	-	+
11. Cannabiaceae <i>Aphananthe</i>	-	+	-	<i>Cleistanthus</i>	-	-	+	<i>Dalbergia</i>	+	+	+
12. Celastraceae <i>Lophopetalum</i>	-	+	-	<i>Endospermum</i>	+	+	+	<i>Dialium</i>	-	+	-
13. Cephalotaxaceae <i>Cephalotaxus</i>	-	+	-	27. Phyllanthaceae <i>Peltophorum</i>	+	+	+	<i>Erythrina</i>	-	+	+

1	2	3	4	5	6
<i>Pterocarpus</i>	+ + -	45.Myristicaceae		<i>Sorbus</i>	- - +
<i>Sindora</i>	+ + +	<i>Horsfieldia</i>	- + -	59.Rubiaceae	
<i>Xylia</i>	- + +	46.Myrtaceae		<i>Adina</i>	- + +
<i>Zenia</i>	+ + -	<i>Melaleuca</i>	- - +	<i>Haldina</i>	+ + +
39.Loganiaceae		<i>Syzygium</i>	- + +	<i>Hymenodictyon</i>	- + +
<i>Strychnos</i>	- - +	<i>Tristaniopsis</i>	- + -	<i>Mitragyna</i>	- + +
40. Lythraceae		47.Oleaceae		<i>Morinda</i>	- - +
<i>Duabanga</i>	- + -	<i>Schrebera</i>	- + +	<i>Neonauclea</i>	- + +
<i>Lagerstroemia</i>	+ + +	48.Palmae		60.Salicaceae	
<i>Pemphis</i>	- - +	<i>Caryota</i>	- + -	<i>Salix</i>	- - +
<i>Sonneratia</i>	- - +	<i>Livistona</i>	- + -	61.Sapindaceae	
41.Magnoliaceae		<i>Oncosperma</i>	- + +	<i>Acer</i>	- + -
<i>Kmeria</i>	+ + -	49.Pentaphylacaceae		<i>Harpullia</i>	+ + -
<i>Manglietia</i>	+ + -	<i>Pentaphylax</i>	- - +	<i>Lepisanthes</i>	- - +
<i>Michelia</i>	+ + +	50.Pinaceae		<i>Pometia</i>	+ + -
<i>Pachylarnax</i>	- + -	<i>Keteleeria</i>	+ - -	<i>Schleichera</i>	- + +
42.Malvaceae		<i>Pinus</i>	+ + +	62.Sapotaceae	
<i>Bombax</i>	+ + +	<i>Tsuga</i>	- + +	<i>Eberhardia</i>	- + +
<i>Excentrodendron</i>	+ + -	51.Platanaceae		<i>Madhuca</i>	+ + +
<i>Heritiera</i>	- + +	<i>Platanus</i>	- + -	<i>Manilkhara</i>	- + +
<i>Hibiscus</i>	- + +	52.Pentaphylacaceae		63.Scrophulariaceae	
<i>Pterocymbium</i>	- + +	<i>Ternstroemia</i>	- + +	<i>Markhamia</i>	- - +
<i>Pterospermum</i>	- + +	53.Polygalaceae		<i>Oroxylum</i>	- - +
<i>Scaphium</i>	- + -	<i>Xanthophyllum</i>	- + -	<i>Paulownia</i>	- + -
<i>Schoutenia</i>	- - +	54.Podocarpaceae		<i>Premna</i>	- - +
<i>Sterculia</i>	- + +	<i>Dacrycarpus</i>	+ + +	<i>Stereospermum</i>	- + +
<i>Tarrietia</i>	+ + -	<i>Dacrydium</i>	+ + +	<i>Vitex</i>	+ + +
<i>Thespesis</i>	- - +	<i>Nageia</i>	- + +	64.Schisandraceae	
43.Meliaceae		<i>Podocarpus</i>	- + +	<i>Illicium</i>	- + -
<i>Aglaiia</i>	- + +	55.Rhizophoraceae		65.Taxodiaceae	
<i>Aphanamixes</i>	- + -	<i>Bruguiera</i>	- - +	<i>Cunninghamia</i>	- + -
<i>Chysocheton</i>	- + -	<i>Erythroxylum</i>	- - +	<i>Glyptostrobus</i>	- - +
<i>Chukrasia</i>	- + -	<i>Kandelia</i>	- - +	66.Theaceae	
<i>Sandoricum</i>	+ + -	<i>Rhizophora</i>	- + +	<i>Adinandra</i>	- + -
<i>Toona</i>	+ + +	56.Rhodoleiaceae		<i>Eurya</i>	- - +
<i>Xylocarpus</i>	- - +	<i>Rhodoleia</i>	+ + +	<i>Gordonia</i>	- + -
44.Moraceae		57.Rhoipteleaceae		<i>Schima</i>	+ + +
<i>Artocarpus</i>	+ + -	<i>Rhoiptela</i>	- + -	67.Ulmaceae	
<i>Ficus</i>	+ + +	58.Rosaceae		<i>Celtis</i>	- + -
<i>Streblus</i>	- + -	<i>Eriobotrya</i>	- - +		

Деревья нижнего подъяруса цветут и плодоносят на протяжении года, среди них единичны полностью листопадные виды, листья на деревьях держатся 3–5 лет. Эти виды деревьев отличает наибольшая (по сравнению с деревьями средней и подростом верхней части полога) устойчивость к повреждениям, сопровождающим образование лесных «окон». С появлением последних происходит активизация роста и развития – обильное цветение, плодоношение и прорастание семян. Это ведет к экранированию в «окнах» поверхности почвы от чрезмерной инсоляции и сдерживает развитие трав и самосева лиан. Нижний подъярус формируют теневыносливые и, при этом, адаптирующиеся к прямой инсоляции виды деревьев. Этот подъярус окончательно формирует приземный микроклимат, параметры которого важны для прорастания, укоренения и дальнейшего роста деревьев верхних подъярусов. Так, освещенность под кронами деревьев нижнего подъяруса падает до 200 lx, тогда как над их кронами составляет 400–700 lx. Для возобновления деревьев подъяруса необходимы лесные «окна».

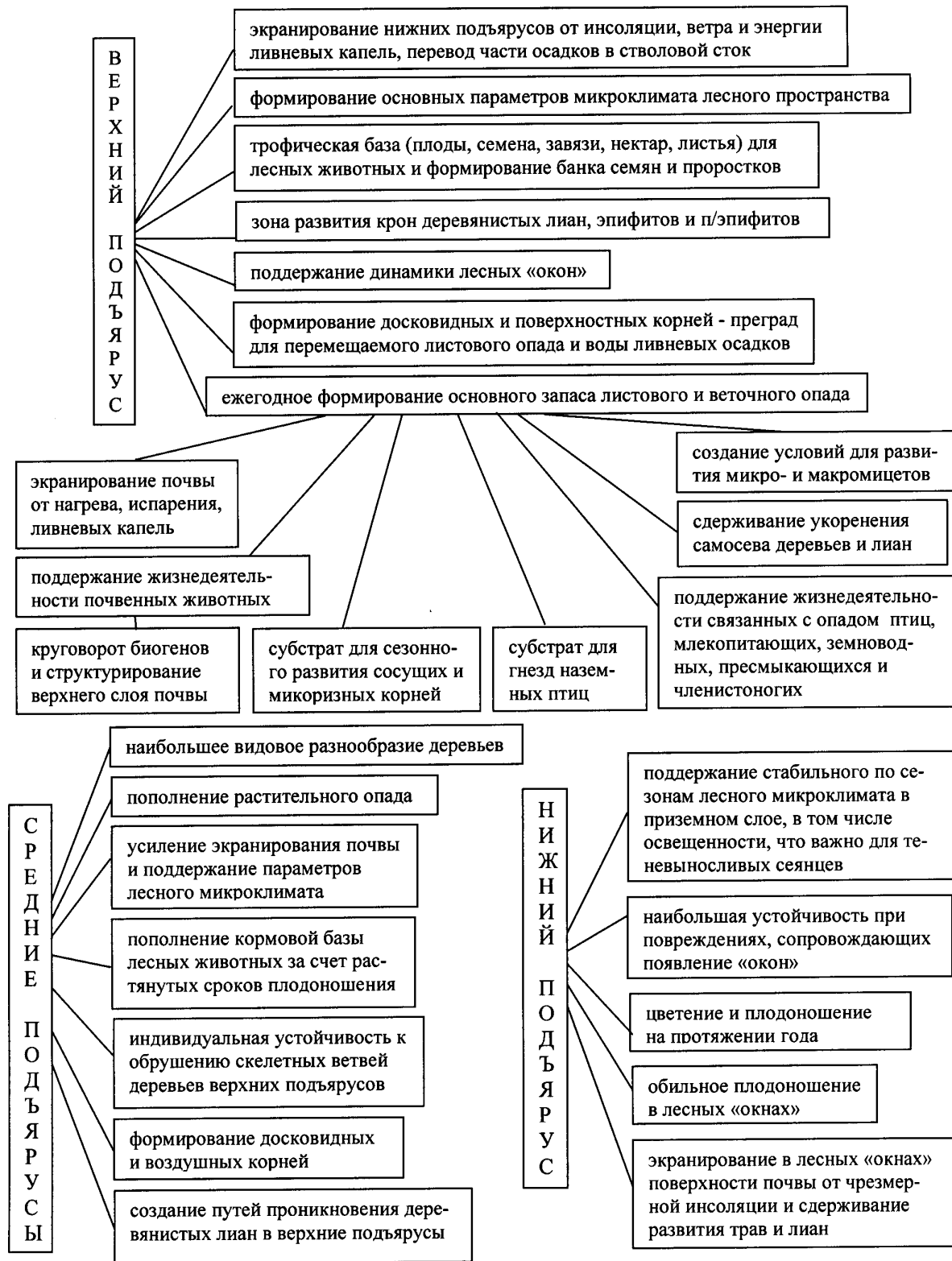


Рис. 7. Функциональные особенности подъярусов древостоев лесов

Важной особенностью для понимания функциональной роли подъярусов является продолжительность жизни деревьев в разных частях полога леса. Согласно подсчетам годовых колец на пнях (диаметром 100–120 см) голосеменных деревьев *Fokienia hodginsii* (Cupressaceae), *Pinus dalatensis*, *P. krempfii* (Pinaceae), их возраст составляет 600–800 лет. Еще более значительным представляется возраст деревьев *Cunninghamia konishii* (Taxodiaceae) с диаметром ствола более 2,5 м. По нашим оценкам, основанным

на наблюдениях за ростом и развитием деревьев из разных частей полога, продолжительность жизни лиственных деревьев верхней части полога высокоствольных лесов – 300–500 лет, средней – 75–300 лет, нижней части полога – 50–100 лет.

Наряду с ярусом деревьев в структуре тропических лесных растительных сообществ Вьетнама представлен ярус трав, который, как правило, в силу низкой освещенности приземного пространства высокоствольных сомкнутых лесов – фрагментарный. Сомкнутый ярус трав характерен для древостоев с разреженным пологом и примером таких лесов на равнинах являются светлые диптерокарповые леса (рис. 4), а в горах – леса в условиях постоянно высокой влажности воздуха и почв – в частности, по долинам рек и на примыкающих к ним склонам. В таких случаях ярус трав нередко подразделяется на подъярусы.

В ходе проведенных работ установлено, что леса с **простой структурой древостоев** (1–2 подъяруса) сформировались на равнинах и низкогорных плато с супесчаными, суглинистыми и глинисто-глеевыми почвами, на участках с близким залеганием от поверхности платформы из кристаллических сланцев, гранита и базальта. В ландшафте гор это чистые сосняки, а также моховые облачные леса и криволесье на горных вершинах и открытых гребнях хребтов с отметками свыше 2000 м над ур. м. Леса с 3 подъярусами или со **среднесложной структурой** занимают на равнинах участки с почвами легкого гранулометрического состава и понижения с торфяно-глеевыми почвами, которые сформировались среди дренированных ферраллитных почв. В горах такие леса формируются на склонах и гребнях хребтов, на плато, платообразных вершинах, в котловинах и по долинам рек – на почвах разного гранулометрического состава и разных кор выветривания. Леса из 4–5 подъярусов или со **сложной структурой древостоя** произрастают на выровненных территориях в благоприятных для деревьев по эдафону и гидрологии условиях. На равнинах такие леса сформировались на глубоко дренированных ферраллитных почвах с профилем 3–5 м, а также на аллювиальных почвах долин и по берегам рек, в горном рельефе – на пологих склонах, обширных террасах и в межгорных долинах, где глубина корнеобитаемого слоя составляет не менее 1 м.

Обсуждение результатов

Исследования в муссонных тропических лесах Вьетнама – различных по высоте и составу слагающих их видов деревьев – подтвердили многоярусность вертикального строения этих древостоев. В структуре лесов представлены ярус деревьев (подразделяемый на подъярусы – в количестве до 5) и ярус трав. Расхождение по выделению не одного, а нескольких ярусов / подъярусов деревьев, которого придерживаются многие исследователи тропиков, не является, как мы полагаем, принципиальным, а скорее дань Российской школе. Что касается числа составляющих (до 5-ти у нас и не более 4-х у других авторов), то в лесах со сложной структурой 5-й верхний подъярус является «дополнительным» к четырем и представлен деревьями-эмержентами с удаленными друг от друга кронами. В обоих случаях (леса с 4 и 5 подъярусами) средняя часть полога представлена двумя, нижняя – одним подъярусами деревьев.

Утверждение, что ярус кустарников и полукустарников (или подлесок) не характерен для коренных лесов Вьетнама и наше несогласие с выделением вьетнамскими лесоведами яруса кустарников подкрепляются тем, что в приводимых исследователями списках видов по ярусам леса указаны деревья, а не кустарники. Так, для лесов о. Фукуок (Phu Quoc) у Чунга (Thai Van Trung, 1999) это *Baccaurea sapida* (Euphorbiaceae), *Caryota mitis* (Palmae), *Dillenia indica* (Dilleniaceae); для лесов заповедника Пумат (Pu Mat) (Nguen Nghia Thien, Nguyen Thanh Nhan, 2004) – виды из родов *Antidesma*, *Aporusa*

(Euphorbiaceae), *Ardisia* (Primulaceae), *Ixora*, *Lasianthus* (Rubiaceae). Наличие яруса гигантских трав, под которыми исследователи (Ричардс, 1961) понимают крупные бамбуки (Gramineae – Bambusoideae), применительно к лесам Вьетнама является скорее исключением, чем нормой. Это связано с тем, что в коренных лесах, в том числе высокоствольных со сложной многоуровневой структурой древостоя, бамбуки представлены одиночными стеблями, реже – куртинами (и, в основном, на влажных участках). Леса с подъярусом бамбуков отмечены на севере страны. Так, в провинции Лаокай в массиве Ванбан (Van Ban) на широких отрогах горных хребтов с отметками 850–900 м над ур.м. под кронами деревьев высотой 20–25 м, доминировал бамбук из рода *Phyllostachys* sp. высотой 10–12 м (Kuznetsov et al., 2008). Заросли бамбука («бамбуковые леса») обычны после разрушения коренных лесных древостоев в результате выборочных и близких к сплошным рубок.

Заключение ряда исследователей об отсутствии четкой ярусности в тропических лесах и даже наличии «вертикального континуума» (Миркин, Наумова, 2012), возникающее вследствие визуальной заполненности лесного полога кронами деревьев и их подроста, а также крупных лиан, как бы объединяющих полог в единое целое, проистекает, как мы полагаем, в том числе из исключительного обилия видов деревьев (трудно идентифицируемых в случае непродолжительного пребывания в лесах) и недостатка знаний их биологии. Ведущий специалист по диптерокарповым (зональным) лесам Индонезии P.Ashton (1988) подчеркивает важность изучения биологии главных видов лесных деревьев именно в качестве «ключа для понимания функционирования всего тропического лесного сообщества». Безусловно, задача идентификации деревьев требует опыта и навыка работы в тропических лесах региона. Применительно к конкретному лесу только после составления общего представления о составе деревьев (на уровне вида или хотя бы рода) и размерных характеристик взрослых деревьев можно переходить к выделению в древостое слагающих его подъярусов. В целом, наличие ярусности подтверждается тем, что разным частям полога присущи определенные функциональные особенности.

В пологе леса с продвижением от верхнего к нижним подъярусам сокращается продолжительность жизни деревьев. Верхний подъярус древостоя неизменен в течение нескольких сотен лет. Это актуально в контексте запуска и поддержания динамических процессов (в т.ч. природных нарушений) в пологе. На протяжении этого периода в таковые вовлечены, преимущественно, деревья подчиненных подъярусов, которые сменяются несколько раз за время жизни деревьев верхней части полога.

Необходимость адаптации к прямой инсоляции, ветровому воздействию, суточным колебаниям температуры и влажности воздуха деревьев верхней части полога и к затенению – нижней, ограничивает число видов, слагающих эти подъярусы, тогда как усредненные условия среды в средней части полога лесов поддерживают наибольшее разнообразие видов деревьев.

Обращаясь к причинам, обуславливающим различия вертикальной структуры древостоев, отметим следующее. На равнинах в условиях единого муссонного климата принадлежность лесных древостоев к той или иной категории сложности вертикальной структуры определяется прежде всего эдафофоном (рис. 8). Для деревьев муссонных или сезонно-влажных лесов важнейшее значение имеет доступность влаги в почве на протяжении всего года. Лесные почвы различаются глубиной залегания водоупорного слоя, скоростью фильтрации атмосферной воды, характером перераспределения воды в глубоких слоях и аккумулялирующей способностью почво-грунтов. Водоупорными являются слои осадочных (сланцы, кальциты) и магматических (базальты, граниты) пород. Такие слои залегают на разной глубине, начиная с поверхности, т.е. от 0 и до 7 и даже 10 м (сланцы, базальты). Характер залегания материнских пород в ландшафте макроскульптур варьирует от мозаичного (участками) до сплошного (в виде щитов или

плит). Глубокие и дренированные почвы способствуют стратификации (ярусности) корневых систем деревьев разных подъярусов, а близкое залегание водоупора такую возможность нивелирует. Так, леса со сложной структурой из пяти подъярусов в условиях муссонного климата сформировались на глубоко дренированных красно-желтых ферраллитных почвах с мощным (до 4 м) слоем пизолитового латерита. В таких эдафических условиях основная часть атмосферной воды влажного сезона (1100–1500 мм) аккумулируется в почво-грунтах. Грунтовая вода в слоях глин оказывается доступной для деревьев верхних подъярусов в течение всего года, так как глубокие (5–7 м) вертикальные корни этих деревьев (прежде всего из рода *Dipterocarpus*) достигают водоносных слоев (Кузнецов, 2003).



Рис. 8. Вертикальная структура лесов равнин юга Вьетнама

В лесах гор основными факторами, определяющими специфику вертикальной структуры древостоев, являются: термический режим, сопряженный с высотой над уровнем моря, экспозиция макросклонов и экранированность для преобладающих по высоте элементов рельефа от сезонных воздушных масс (ветровая и дождевая тень), угол наклона поверхности, мощность корнеобитаемого слоя и дренированность почв, обеспечивающая отвод избыточной почвенной влаги, но, что особенно важно, не подстилающие породы.

Заключение

Муссонные тропические леса Вьетнама сформировались в результате длительного флоро- и структурогенеза и обладают специфической вертикальной организацией или структурой. Основными строителями тропических лесных сообществ являются более 3 тысяч видов деревьев, из которых 340 видов участвуют в сложении верхней части полога лесов и являются средобразующими. Кроны этих деревьев экранируют поверхность почвы от избыточной инсоляции и разрушительного воздействия мощных ливней, определяют основные параметры лесного микроклимата и поступление растительного опада – основного источника биогенов. Высота лесов колеблется от 2 до 48 м. Наибольшая дифференциация свойственна древесному пологу или ярусу, который подразделяется на части, слои или подъярусы. Древесные подъярусы слагают определенные виды деревьев, которые локализуются в конкретном интервале высот. Количество подъярусов в лесах от одного до пяти. Проблемность выделения или распознавания подъярусов в пологе тропических лесов (особенно высокоствольных) при полевой (экспедиционной) работе связана со сложностью идентификации большого числа видов деревьев (многие из которых не находятся в фазе цветения или плодоношения на момент наблюдений, а иногда и без листьев), а также с необходимостью знания их биологии. Древесные подъярусы имеют разные

функциональные особенности, в т.ч. различаются продолжительностью фаз сезонного состояния в годовом цикле, а также полнотой ежегодной смены листьев.

В зависимости от числа подъярусов вертикальная структура лесных древостоев может быть простой – с одним-двумя подъярусами, среднесложной – с тремя и сложной – с четырьмя или пятью подъярусами. В последнем случае это преимущественно леса высотой 40 и более метров, произрастающие на равнинах в условиях муссонного климата со среднегодовыми температурами около 25°С и суммарными осадками 1900–2200 мм в год на глубоко дренированных ферраллитных почвах с профилем 3–5 м. Именно такие леса наиболее близки к типичным постоянновлажным или дождевым лесам как квинтэссенции понятия тропический лес.

Категория сложности вертикальной структуры лесных древостоев в условиях тропического муссонного климата определяется температурным режимом, особенностями эдафотопы (эдафотоп и гидрология) и способностью коры выветривания аккумулировать атмосферную воду дождевого сезона при необходимой разгрузке воды в русла лесных водотоков – постоянных и временных (сезонных). В целом, при переходе лесных почв от глубоко дренированных на градиентах ослабления дренажа и /или уменьшения мощности корнеобитаемого слоя происходит упрощение вертикальной структуры лесных древостоев с сокращением числа древесных подъярусов с пяти до одного.

Знания о вертикальной структуре коренных лесных древостоев, составе видов деревьев, их биологических и экологических особенностях, сообитании разных видов деревьев, в т.ч. содоминировании в разных экотопах, крайне востребованы для решения задач восстановления нарушенных тропических лесов и разработки научных схем воссоздания лесов на обезлесенных территориях, различающихся по эдафотопу, гидрологии, рельефу и климату.

Список литературы

1. Баранов П.А. В тропической Африке. – М: Изд. АН СССР, 1956. – 275 с.
2. Бородин А.М., Кулацкий К.К., Правдин Л.Ф. Тропические леса. – М.: Лесн. пром., 1982. – 296 с.
3. Вальтер Г. Растительность земного шара. Т. I. Тропические и субтропические зоны. Пер. с англ. – М.: Прогресс, 1968. – 551 с.
4. Ву Ты Лан Вьетнам. Географические сведения. – Ханой: Изд-во лит. на ин. яз., 1980. – 280 с.
5. Горнунг М.Б. Постоянновлажные тропики (Изменение природной среды под воздействием хоз. деятельности). – М: Мысль, 1984. – 239 с.
6. Добби Э. Юго-Восточная Азия. / Пер. с англ. – М.: Ин. лит-ра, 1952. – 350 с.
7. Дылис Н.В. Леса Южного Китая и их изучение // Изв. АН СССР, Сер. биол. – 1958. – №4. – С. 482–489.
8. Кабанов Н.Е. Тропическая лесная растительность провинции Юньнань (КНР). – М.: Наука, 1971. – 183 с.
9. Кузнецов А.Н. Растительность массива Фансипан // Материалы зоолого-ботанических исследований в горном массиве Фансипан (северный Вьетнам). Сер. «Биоразнообразие Вьетнама». – Москва–Ханой, 1998. – С.81–128.
10. Кузнецов А.Н. Первичные тропические леса и биотопы горного массива Чыонг Шон на территории Национального парка Ву Куанг, Вьетнам // Материалы зоолого-ботанических исследований в Национальном парке Ву Куанг. Сер. «Биоразнообразие Вьетнама». – Москва–Ханой, 2001. – С. 51–161.
11. Кузнецов А.Н. Тропический диптерокарповый лес. – М.: ГЕОС, 2003. – 140 с.

12. Кузнецов А.Н. Структура и динамика муссонных тропических лесов Вьетнама. – Автореф. дис... д-ра биол. наук. М, 2015. – 49 с.
13. Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. Растительность карстового горного массива Ке Банг – Фон Ня, провинция Куанг Бинь, центральный Вьетнам // Материалы зоолого-ботанических исследований в природном районе Ке Банг Национального парка Фон Ня. Сер. «Биоразнообразия Вьетнама». М.: ГЕОС. – Москва–Ханой, 2003. – С. 21–78.
14. Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. Лесная растительность острова Фу Куок // Материалы зоолого-ботанических исследований на острове Фу Куок, Южный Вьетнам. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011а. – С. 7–48.
15. 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.: Т-во науч. изд. КМК, 2011б. – С. 16–43.
16. Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. Особенности тропической лесной растительности Кардамоновых гор Камбоджи // Бюлл. МОИП, отд. Биол. – 2012. – Т. 117. – Вып. 5. – С. 39–50.
17. Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П., Фан Лыонг Растительность горных массивов Би Дуп – Хон Ба – южной оконечности меридионального гималайского хребта Чыонг Шон // Материалы зоолого-ботанических исследований в горных массивах Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, южный Вьетнам. «Биоразнообразия Вьетнама». – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. – С. 9–115.
18. Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П., Фан Лыонг Лесная растительность горного массива Нгок Линь, Центральный Вьетнам // Материалы зоолого-ботанических исследований в горном массиве Нгок Линь, провинция Кон Тум, Центральный Вьетнам. «Биоразнообразия Вьетнама». – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. – С. 9–56.
19. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. – Уфа: АНРБ, Гилем, 2012. – 488 с.
20. Пендлтон Р.Л. География Таиланда. / Сокр. пер. с англ. – М.: Прогресс, 1966. – 239 с.
21. Разумовский С.М. Избранные труды. – М.: КМК, 1999. – 560 с.
22. Ричардс П. Тропический дождевой лес. / Пер. с англ. – М.: ИЛ, 1961. – 183 с.
23. Сукачев В.Н. В тропических лесах Китая (из впечатлений 1956-1957 гг.) // Вестн. АН СССР. – 1958. – № 5. – С. 106–113.
24. Федоров А.А. Влажнотропические леса Китая // Бот. журн. – 1958. – Т. 43, № 10. – С. 1385–1409.
25. Фридланд В.М. Почвы и коры выветривания влажных тропиков. – М.: Наука, 1964. – 321 с.
26. 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.
27. Blanc L., Maury-Lechon G., Pascal J.-P. Structure, floristic composition and natural regeneration in the forests of Cat Tien National Park, Vietnam: an analysis of the successional trends. // J. of Biogeography. – 2000. – Vol. 27. – P. 141–157.
28. Eames J.C., Kuznetsov A.N. et al. A preliminary Biological Assessment of the Kon Plong Forest Complex, Kon Tum Province, Vietnam. – Hanoi: WWF Indochine Programme, 2001. – 102 p.
29. Global forest resources assessment 2015. How are the world's forest changing? Food and agriculture organization (FAO). – Rome, 2015. – 5p.
30. Kuznetsov A.N. Vegetation Types of the Na Hang Nature Reserve // A biodiversity survey and assessment of selected sites within Na Hang Nature Reserve and Ba Be National Park, Tuyen Quang and Bac Kan provinces, Vietnam, by Le Trong Trai, Eames, J.C, Furey, N.M., Kuznetsov, A.N., et al. – Hanoi: PARC Project, 2003. – P. 4–14.

31. *Kuznetsov A.N.* Rapid botanical assessment of Tam Dao National Park / Detailed botanical survey. – Hanoi, 2006. – 74 p.
32. *Kuznetsov A.N.* Flora Survey in the Biodiversity Conservation Corridors Initiative (BCI), Pathoumphone District, Champasak Province, Laos. WWF Greater Mekong Lao Country Programme. – Vientiane: WWF, 2008. – 34 p.
33. *Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Phan Luong* Лесная растительность горного хребта Хоанг Лиен Шон // Природа горного хребта Хоанг Лиен Шон. – Ханой, 2008. – С. 21–79. (In Vietnamese).
34. *Manokaran N., LaFrankie J.V., Kochummen K.M., Quan E.S., Klan J.E., Aston P.S., Hubbell S.P.* Methodology of the fifty hectare research plot at Pasoh forest reserve. – Forest Research Institute Malaysia, Kuala Lumpur, 1990. – 76 p.
35. *Nguyen Nghia Thin, Nguyen Thanh Nhan* Biodiversity of Plants at Pu Mat National Park. – Hanoi, 2004. – 248 p. (In Vietnamese)
36. *Richards P.W.* The tropical rain forest and ecological study / Second edition. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1996. – 575 p.
37. *Schmid M.* Vegetation du Viet-Nam: le massif Sud-Annamitique et les regions limitrophes. – Paris, 1974. – 243 p.
38. *Thai Van Trung* Forest Tropical Ecosystems of Vietnam. – Hanoi: Science and Technique, 1999. – 298 p. (In Vietnamese).
39. *Yen V.T., Cochard R.* Structure and diversity of a lowland tropical forest in Thua Thien Hue Province // Redefining Diversity and Dynamics of Natural Resources Management in Asia. – 2017. – Vol. 3. – P. 71–85.

FEATURES OF VERTICAL STRUCTURE OF TREES OF INDIGENOUS MONSOON TROPICAL FORESTS OF VIETNAM

Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russian Federation

Russian-Vietnamese Tropical Center, Hanoi, Socialist Republic of Vietnam

e-mail: forestkuz@mail.ru

Researchers in tropical forests, looking at their vertical structure, either point at more-layered as a characteristic feature of community or stand on point that there is lack of layers or even a "vertical continuum" in tropical forests. The reason for the obstructing of the stratification of the forest canopy is called the exceptional abundance of species, besides the scattering of tree height. Based on our researches (1989–2017) in Vietnam's primary monsoon rainforests, it is proposed that a layer of trees is divided into sub-layers. The approaches to this challenge are being considered. It is based on an environmental approach. The reasonableness of stratification of the tree layer into sub-layers is confirmed by their functional features, which were revealed. The examples of Vietnam forests of show that the vertical structure of a forest stand can be simple - with 1-2 sub-layers, medium complex - with 3 sub-layers and complex - with 4 or 5 sub-layers. Forests with a simple structure were formed on the plains and low-mountain plateaus with sandy, loamy and clayey-gleyic soils, in areas with close occurrence of crystalline shale and basalt from the platform surface. In the mountain landscape there are pine trees, as well as mossy cloud forests and curved forests on the mountain peaks and open ridges on the elevation 2000–2900 meters (upper limit level of forest distribution). Forest stand with medium complex structure situated on the plains areas with light granulometric composition soils and depression areas with peat-gleyic soils, which were formed among the drained ferrallite soils, in the mountains - formed on the slopes and ridges, on the plateau, plateau-like peaks, in the hollows and along river valleys - on soils of different granulometric composition and different crusts of weathering. The upper limit level of distribution is on the elevation 2500 m. Forests with complex structure grow on leveled areas under favorable conditions for trees in terms of edaphic and hydrology conditions. On the plains, they form on deep-drained ferrallite soils with a profile of 3–5 m, as well as on alluvial soils in intermountain valleys and along river banks, in the mountains - on gentle slopes, extensive terraces, intermountain valleys with a root depth at least 1 m. Upper limit level of forest distribution with five sub-layers is on

the elevation 800 m, with four sub-layers is on the elevation 1850 m. The complexity category of the vertical structure of forest stands is determined by the temperature regime, features of the edaphic condition and hydrology, the ability of crusts of weathering to weather the atmospheric water of the rain season. In general, at transition of forest soils from deeply drained at the gradients of drainage weakening and/or reduction the capacity of the root layer there is a simplification of the vertical structure of forest stands with a reduction in the number of tree sub-layers from five to one.

Keywords: monsoon rainforest, vertical tropical forest structure, Vietnam.

Кузнецов доктор биологических наук, согендиректор Совместного
Андрей Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского
Николаевич и технологического центра, e-mail: forestkuz@mail.ru

Кузнецова старший инженер Института тропической экологии, Совместный
Светлана Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и
Павловна технологический центр

Поступила в редакцию 18.05.2020 г