

УДК 581.524.31: 581.526.44

СООБЩЕСТВО МИРМЕКОФИЛЬНЫХ ЭПИФИТОВ ФОРМАЦИИ КЕРАНГАС ОСТРОВА БОРНЕО

А.К. Еськов, Д.А. Дубовиков

Керангас – жестколистное редколесье, приуроченное к олиготрофным местообитаниям о. Борнео. Исследованы видовой состав и структура сообщества эпифитов, растущих в керангасе. В эпифитном сообществе количественно преобладают мирмекофилы, однако за истекшие 40 лет число их снизилось, и структура сообщества изменилась. Это можно объяснить воздействием мирмекофильных эпифитов на изменение содержания элементов минерального питания в сторону увеличения азота за счет усвоения и накопления его путем симбиоза с муравьями. С течением времени число мирмекофилов снижается, что можно объяснить ростом конкуренции по мере накопления азота со стороны более зависимых от него растений, а также общими изменениями формации. Сообщество мирмекофильных эпифитов играет скорее положительную роль для биоты в целом, выступая в качестве накопителя азота. Это расходится с традиционным взглядом на эпифиты, который предполагает, что они играют или нейтральную, или отрицательную роль в фитоценозах.

Ключевые слова: мирмекофильные эпифиты, керангас, муравьи, о. Борнео.

Формация *керангас*, распространенная на о. Борнео – это разреженное, невысокое, жестколистное редколесье. Таких саванноподобных формаций для тропической Юго-Восточной Азии известно довольно много. Так, только для Бирмы указаны следующие формации подобного типа: полуинданг и инданг, лес тэ, лес ша-дахат, кустарниковая формация ша, лес тха-дахат и разного рода сухие листопадные и полулистопадные леса (Ричардс, 1961). Для о. Фукуок в Южном Вьетнаме можно выделить как минимум две хорошо различающиеся низинные саванноподобные формации: сухую с доминированием *Dipterocarpus* aff. *tuberculatus* Roxb, *Dillenia obovata* (Blume) Hoogland и заболоченную с абсолютным доминированием *Melaleuca leucadendra* (L.) L. (Еськов, 2013). Описанная для того же острова разреженная формация на каменных плато во многом напоминает (во всяком случае, физиономически) рассматриваемый в данной работе керангас. В частности, в ее составе среди эпифитов указаны мирмекофилы *Hydnophytum formicarium* и *Lecanopteris sinuosa* (Кузнецов, Кузнецова, 2011).

Само название формации «керангас» с малайского на русский язык можно перевести как «верещатник». Слово это близко по смыслу аналогичным наименованиям в разных языках: маквис, финбош, скреб, гаррига и т.п. Таким образом, в народном названии зафиксировано главное физиономическое свойство образующих это сообщество древесных пород – мелколистность и жестколистность (рис. 1). Можно предположить, что причи-

ной редколесья формации являются не климатические отличия с дождевым тропическим лесом, с которым керангас повсеместно соседствует, а места произрастания. Керангас встречается на конгломератах песчаника (в Национальном парке Бако скалы имеют характер плато, более или менее плоского на вершине), зачастую с минимумом почвы, так что корни растений уходят в расселины и трещины (рис. 1).

Олиготрофность местообитания формации была показана Katagiri et al. (1991). Исследованные ими почвы керангаса Бако относятся к супесчаным подзолам, они характеризуются переувлажнением, сильной кислотностью и относительным дефицитом макроэлементов. Особенно мало в них содержится общего азота (3,9 т/га), зато много магния (0,97 т/га), это больше чем во всех прочих типах тропических и субтропических почв. Можно предположить подвижность ряда важнейших элементов в условиях почв керангаса, подвергающихся процессу оподзоливания и выщелачивания. На это, в частности, указывает наличие темно-коричневых (цвета кофе) вод в ручьях и лужах *керангаса* (Sanchez, 1989).

Можно также предположить, что именно дефицит азота в почве лимитирует присутствие растений, чувствительных к его содержанию и за счет снижения конкуренции определяет широкое распространение мирмекофильных и мирмекотрофных растений, которые менее чувствительны к дефициту азота за счет активного формирования консортивных связей с насекомыми. Так, извест-



Рис. 1. Общий вид керангаса Национального парка Бако (Bako), Саравак, о. Борнео

но, что эффективность использования хищными растениями азота из тканей насекомых составляет 29–41% (Hanslin, Karlsson, 1996); а мирмекофильные эпифиты порядка 30% азота получают из продуктов жизнедеятельности муравьев (Treseder et al., 1995). Это подтверждается как обилием насекомых растений в приземном ярусе (в Бако представлены пятью видами), так и обилием облигатных мирмекофильных эпифитов (четыре вида): те и другие доминируют количественно. Эта особенность может влиять на увеличение общего количества азота в ценозе при отмирании мирмекофильных эпифитов и хищных растений. Состав эпифитного сообщества на фоне специфики местообитания в целом (недостаток азота) позволяет поставить вопрос о характере связей эпифитов и форофитов, не укладывающихся в современные представления о нейтральной или даже отрицательной роли эпифитов (Ричардс, 1961; Работнов, 1998; Онипченко, 2013).

Особенностью исследованного нами местообитания является его относительная изученность: флору керангаса и других формаций штата Саравак, в частности Национального парка Бако, неоднократно рассматривали в литературе (Anderson, 1963; Brunig, 1965; Ashton, 1971; Janzen, 1974). Особенно следует выделить работу D.H. Janzen (1974), описавшего эпифитное сообщество керангаса Бако с доминированием мирмекофитов практически в том же месте, что и мы, но 40 годами ранее. Однако флористические списки, позволяющие сравнить керангас и дождевой лес в одной местности, известны только для штата Сабах. В качестве примера можно указать на совместные малазийско-датские аналитические работы, подготовленные в рамках программы по выявлению потенциальных особо охраняемых территорий (IPRA). В рамках этой программы были состав-

лены возможно и неполные, но достаточно информативные флористические списки для соседствующих массивов дождевого леса и керангаса в Набаване (Nabawan), штат Сабах (Ong et al., 1998; Lamb, 1998; Nabawan Final Report [электронный документ]).

Термин «сообщество» (community) в рамках нашей работы применяется в широком смысле, как совокупность однотипных организмов, например птиц, насекомых или в данном случае эпифитов (Онипченко, 2013). Такой подход предполагает единственным пограничным критерием выделения сообщества здравый смысл и цели исследователя, при этом наличие фитоценологических взаимоотношений не является необходимым (Looijen, van Angel, 1999).

Цель настоящей работы – исследование динамики и состава мирмекофитного эпифитного сообщества керангаса, обсуждение его биологической роли и анализ литературных данных о флористическом своеобразии формации керангас в целом.

Материалы и методы

Работа выполнена на о. Борнео в штате Саравак в Национальном парке Бако (Bako), расположенном поблизости от столицы штата г. Кучинга в апреле 2012 г. На территории национального парка четко выделяются три флористическо-экологические зоны: низинный дождевой лес, мангрова и керангас, расположенный на плато из песчаника, высотой около 100–150 м над ур. моря. Материалы собирали по традиционной методике подобных исследований (Алехин, 1938; Вальтер, 1982) с учетом ряда особенностей, предъявляемых спецификой эпифитных сообществ. На всем протяжении маршрута отмечали общий состав и физиономические особенности формации, а также за-

ложили 4 пробные площади размером 0,25 га, на которых провели подробный подсчет числа эпифитов. Учитывали только взрослые экземпляры, стеблевые мирмекофилы подсчитывали при диаметре каудекса от 4 до 5 см. Три пробные площади располагались неподалеку от тропы Lintang, т.е. практически в тех же местах, где собирал свой материал Д.Н. Janzen (1974), с той, однако, разницей, что местом сбора были не заболоченные, а более скальные участки (направление на Pandan Kecil). Одна пробная площадка была расположена в керангасе на уступе Sari. Сумма всех пробных площадей составила 1 га, что соответствует средней величине участка для тропического леса, на котором число видов репрезентативно отображает его видовое богатство. По П. Ричардсу (1961), таковым для большинства типов тропического дождевого леса является участок 1,5 га, а по Г. Вальтеру (1982) – 1 га. Также на протяжении маршрута мы собирали пробы муравьев, обитающих внутри растений четырех доминантных видов мирмекофильных эпифитов. Для этого каудексы (*Hydnophytum formicarium*, *Myrmecodia tuberosa* и *Lecanopteris sinuosa*) или листья (*Dischidia major*) эпифитов разрезали. Муравьев (20–30 штук) брали с трех разных экземпляров одного вида непосредственно из гнезда, расположенного внутри растения, и фиксировали в 70%-м спирте.

В поле выявляли флористический состав самой формации. Эпифиты учитывали визуально, все подряд, не разделяя их на группы по пространственной локализации, так как все эпифиты в подобных условиях произрастания относятся к одной синузии (Еськов, 2013). Участие эпифитов оценивали как число особей на 1 га. Общественность, густота и высота объединены в характеристике экобиоморфы, к которой принадлежит тот или иной вид (Еськов, 2012). Полученные данные использованы нами для индексной оценки сложности эпифитного сообщества формации. За основу оценки видового разнообразия взята формула Шеннона–Уивера, а для видовой выравненности – индекс Пиелу (Шмидт, 1984; Шитиков, Розенберг, 2005).

Для сравнения сходства древесных флор керангаса и смешанного леса была использована формула Стугруна–Радулеску (Шмидт, 1984):

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

где x – число видов, встречающихся в первой флоре, но отсутствующих во второй; y – число видов, встречающихся во второй флоре, но отсутствующих в первой; z – число видов встречающихся

в обеих флорах (т.е. общих видов). Наглядность этого коэффициента заключается в том, что он, в отличие от других, может указывать на характер взаимоотношения флор, изменяясь от -1 до $+1$. В пределах от -1 до 0 он указывает на сходство, а в пределах от 0 до $+1$ на различие (дискриминацию) флор.

Результаты

Керангас представляет собой саванноподобное одноярусное сообщество с высотой деревьев около 5–7 м. Среди древесных пород доминируют мелколиственные растения, например *Dacrydium beccarii* (Podocarpaceae), а также представители Casuarinaceae и Myrtaceae. Среди травянистых растений и полукустарников хорошо представлены насекомоядные виды рода *Nepenthes*: *N. albomarginata*, *N. ampullaria*, *N. gracilis*, *N. rafflesiana*, а также росянка *Drosera spatulata*.

Эпифитное сообщество состоит из 13 видов, включая 4 вида мирмекофилов (табл. 1, рис. 2). Среди остальных экобиоморфологических групп они доминируют по численности. Наиболее распространен *Hydnophytum formicarium* (92 экз./ПП), наименее *Dischidia major* (5 экз./ПП). Общий индекс Пиелу (E) для мирмекофилов показывает крайнюю невыравненность видового участия (0,273). Вместе с тем суммарное значение E (0,685) мало отличается от такового для сообществ саванных эпифитов, установленного нами для о. Фукуок (Еськов, 2013). Суммарный индекс разнообразия Шеннона–Уивера (H) (2,538) также близок к таковому для сукцессионных формаций о. Фукуок, но отдельно для мирмекофилов значение H очень мало (1,092).

Все собранные муравьи (обитатели эпифитов) принадлежали к одному виду *Philidris myrmecodiae* (Emery, 1887).

Обсуждение

Интересно сравнение наших данных с данными Д.Н. Janzen (1974), собранными на 40 лет раньше. Очень велика численность особей сообщества, которую дает Д.Н. Janzen (663 экз. эпифитов на 225 м²), где абсолютно доминирует *Hydnophytum formicarium* (494 экз.). Если экстраполировать эти данные, то на гектар придется без малого 30 000 экз. мирмекофильных эпифитов. Это очень много даже с учетом того, что Д.Н. Janzen отмечал все ювенильные экземпляры мирмекофильных эпифитов, начиная с экземпляров, имеющих толщину каудекса от 1 см, а также то, что оценка других исследователей носит приблизительный характер (как правило,

Т а б л и ц а 1

Сводная таблица сосудистых эпифитов керангаса Национального парка Бако (Вако), Саравак, о. Борнео и информационные индексы сложности эпифитного сообщества

Экобиоморфа	Вид	Численность (экз. на 1 га)	p_i	$-p_i \log_2 p_i$	H	E
Стеблевые мирмеко- филы	<i>Lecanopteris sinuosa</i> (Hook.) Copel. (Polypodiaceae)	19	0,073	0,275	1,092	0,273
	<i>Hydnophytum formicarium</i> Kurz (Rubiaceae)	92	0,353	0,530		
	<i>Myrmecodia tuberosa</i> Jack (Rubiaceae)	10	0,038	0,179		
Лиственные мирмеко- филы	<i>Dischidia major</i> (Vahl) Merr. (Asclepiadaceae)	5	0,019	0,108		
«Гнездовые» гелио- фиты	<i>Pachycentria</i> sp. (Melastomataceae)	40	0,154	0,415	1,446	0,456
	<i>Huperzia</i> sp. (Lycopodiaceae)	2	0,007	0,050		
Эпифитные лианы– гелиофиты	<i>Dischidia nummularia</i> Blume (Asclepiadaceae)	22	0,084	0,300		
Листовые суккулентные гелиофиты	<i>Acriopsis</i> sp. (Orchidaceae)	5	0,019	0,108		
	<i>Dendrobium crumenatum</i> Sw. (Orchidaceae)	17	0,065	0,256		
	<i>Luisia</i> sp. (Orchidaceae)	12	0,046	0,204		
Куртинообразующие гелиофиты	<i>Bulbophyllum</i> sp. sect. <i>Cir- rhopetalum</i> (Orchidaceae)	10	0,038	0,179		
	<i>Bulbophyllum</i> sp. sect. <i>Monan- thes</i> (Orchidaceae)	25	0,096	0,324		
«Скобочные» гелио- фиты	<i>Platyserium coronarium</i> (Mull.) Desv. (Polypodiaceae)	1	0,003	0,025		
Всего:	13	260	–	–	2,538	0,685

О б о з н а ч е н и я: p_i – наблюдаемая встречаемость вида (отношение числа экземпляров вида, к общему числу экземпляров сообщества); индекс Шеннона–Уивера $H = -\sum p_i \log_2 p_i$; индекс Пиелу $E = H/H_{\max}$.

валовой подсчет невозможен без разрушения самих сообществ и зачастую порубок форофитов). Речь идет о тоннах биомассы эпифитов на гектар, ведь *Hydnophytum* – это крупное каудексное растение, достигающее зачастую размера среднего арбуза. Можно только удивляться, что эта оценка прошла малозамеченной в литературе, настолько она расходится с традиционными представлениями о степени участия эпифитов в растительных сообществах.

По одним оценкам, даже масса «гнезд» и «подвешенных почв» (ведь это не биомасса, а гумифицированные остатки жизнедеятельности эпифитов и их консортов) доходит до 277,9 кг/га (Росс,

1976), по другим – может достигать (для Юго-Восточной Азии) даже до 2400 кг/га (Сергеева и др., 1997; Зонн, Ли Чан-Квей, 1962). Наша оценка эпифитного сообщества для низинного дождевого леса Южного Вьетнама (о. Фукуок) дала число порядка 340 экз./га (Еськов, 2013), при этом были выбраны только взрослые куртины, гнезда или розетки.

Для горного сообщества единственного европейского сосудистого эпифита *Polypodium vulgare* отмечается численность 300 экз./га (Zotz, 2002, 2005; Zotz, List, 2003). Биомасса такого средообразующего элемента, как эпифитные мохообразные в низинных тропических ле-

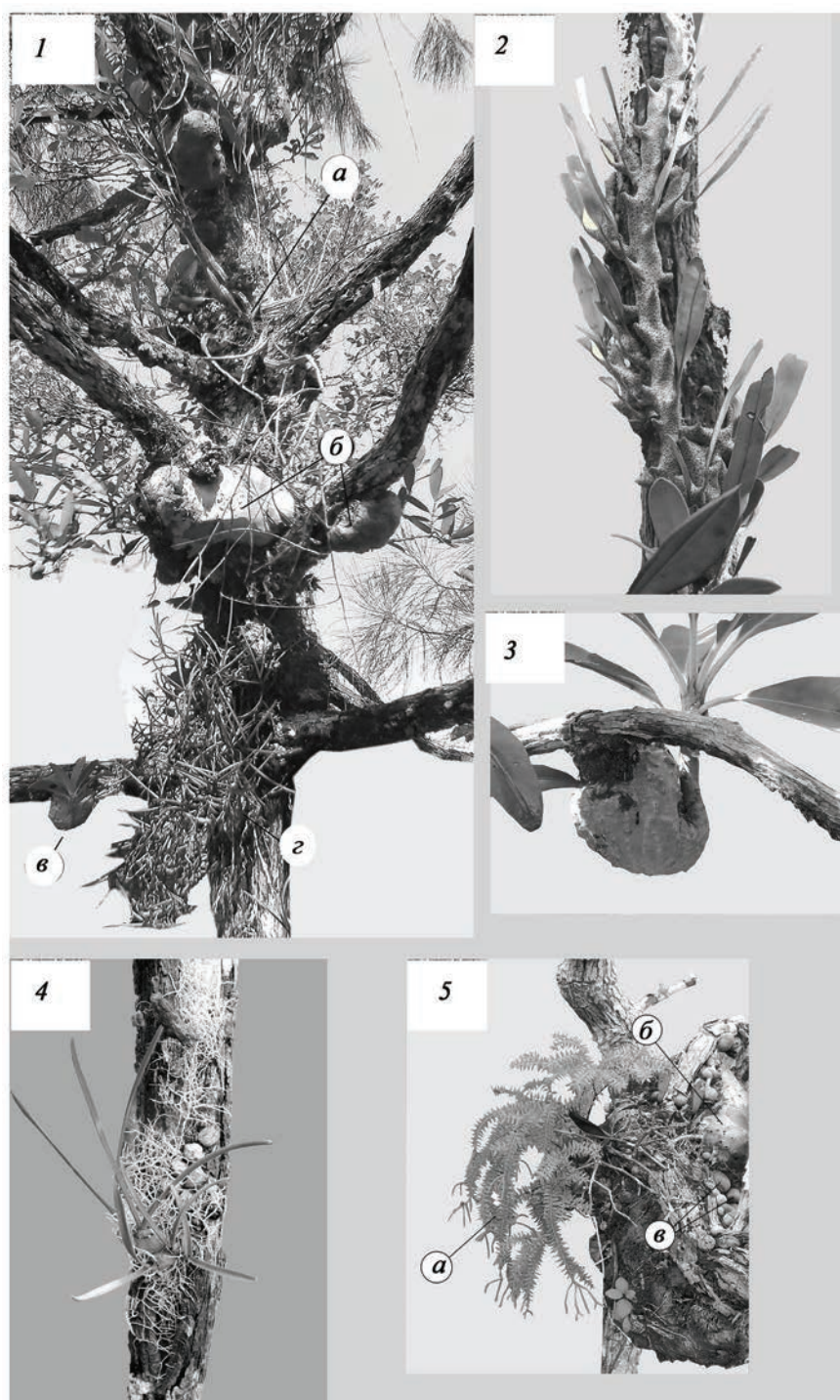


Рис. 2. Эпифиты керангаса Национального Парка Бако (Бако): 1 – эпифитное сообщество на *Gymnostoma nobile* (а – *Dendrobium crumenatum*, б – *Hydnophytum formicarium*, в – *Myrmecodia tuberosa*, г – *Luisia* sp.); 2 – *Lecanopteris sinuosa*; 3 – *Myrmecodia tuberosa*; 4 – *Acriopsis* sp.; 5 – эпифитное сообщество на каудексе *Hydnophytum formicarium* (а – *Huperzia* sp., б – старый каудекс *Hydnophytum formicarium*, в – клубеньки *Pachycentria* sp.)

сах, низкая и оценивается в 1,7 т/га (Gradstein, Pocs, 1989).

Косвенным подтверждением высокой биологической продуктивности эпифитного сообщества в ряде случаев служат оценка опада эпифитов во влажных лесах Коста-Рики, оцениваемая в 50 г/м²

сухой массы в год, т.е. 0,5 т/га (Benzing, 1990). Однако керангас не высокоствольный, хорошо структурированный дождевой лес, а разреженная одноярусная низкорослая формация с обедненным (13 видов) эпифитным сообществом. На основании полученных нами данных можно сделать вывод,

что за истекшие десятилетия эпифитное сообщество керангаса Бако подверглось существенной трансформации. Вероятно, природа этих изменений носит сукцессионный характер, а начало трансформации связано с уничтожением и расчисткой керангаса огнем во время японской оккупации в начале 1940-х годов (Janzen, 1974). Масштабы этой экологической катастрофы неясны. Если имело место тотальное сожжение керангаса на большей части прибрежного плато Бако, то можно сделать предположение о пиропитном характере самой формации.

Число эпифитов должно прямо коррелировать с плотностью форофитов. В настоящее время формация разрежена (рис. 1). Можно предположить, что на начальной стадии восстановления формации произошло резкое увеличение поросли молодых форофитов, обильно заселенных мирмекофильными эпифитами. Причем *Hydnophytum formicarium*, являясь эксплерентом среди эпифитов, выступил в роли основного накопителя азота и элементов минерального питания, позволившего формации восстанавливаться за счет мутуалистических связей с муравьями. Это связано с большой биомассой (до 3 кг) и большим объемом внутренних полостей (до 700 мл) *Hydnophytum formicarium*, в которых поселяются муравьи (Janzen, 1974). Учитывая его экстраполированную плотность, составляющую около 22 000 экз./га, можно смело предполо-

жить, что именно *Hydnophytum formicarium* выполнял функции накопителя азота и поставщика его в активно растущую формацию 40 лет назад. К настоящему времени происходит стабилизация выравненности эпифитного сообщества (рис. 3), а также существенное снижение его численности, прежде всего, за счет разрежения древостоя.

Во всех случаях Janzen (1974) указывает один вид муравьев, обитающих в эпифитах – *Iridomyrmex myrmecodiae* Emery, 1887. В настоящее время этот вид относится к роду *Pholidris* Shattuck, 1992. Этот же вид отмечен и нами во всех случаях. Трофические и мутуалистические связи с муравьями не исчерпываются только эпифитами. Как было отмечено выше, в керангасе обильны насекомоядные растения, представленные пятью видами. Муравьи в их рационе занимают особое место из-за своей высокой численности. Часто содержимое кувшина *Nepenthes* может состоять почти полностью из муравьев (наши наблюдения). Однако многие крупные муравьи (представители родов *Camponotus* Mayr, 1861 и *Polyrhachis* Smith, 1857) способны избегать попадания в кувшины *Nepenthes*. Также для *Nepenthes rafflesiana*, произрастающего в Бако, было показано, что существуют различные альтернативные стратегии, позволяющие приспосабливаться к улавливанию той или иной группы насекомых. Растения исследовали в условиях керангаса, где наиболее распространен-

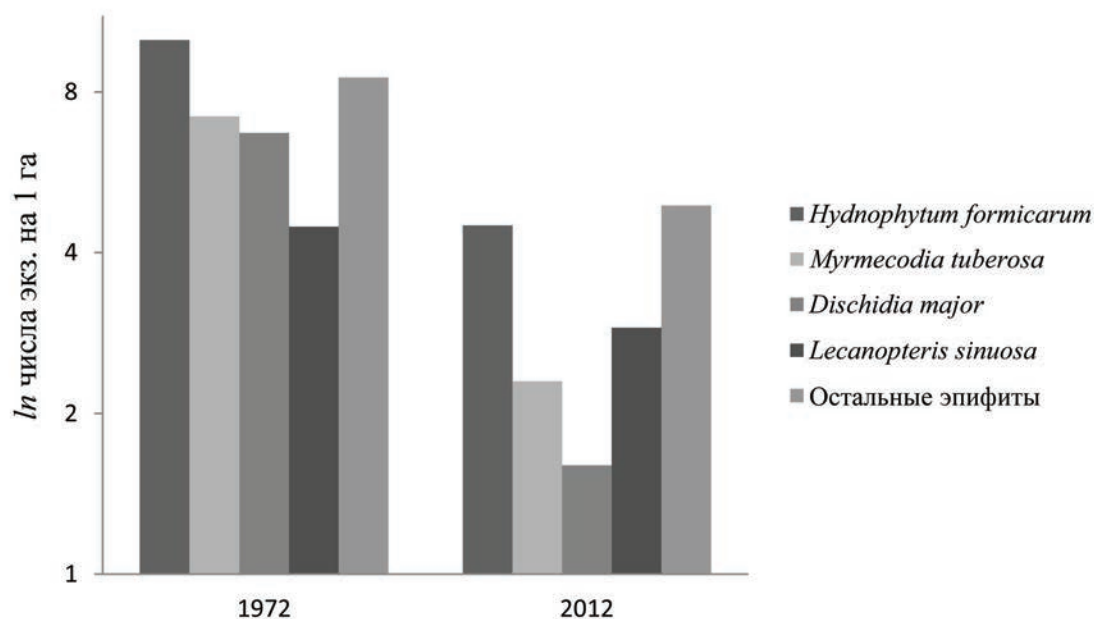


Рис. 3. Численность основных эпифитов керангаса Национального парка Бако (Bako), в 1972 (по данным Janzen, 1974) и в 2012 гг.

ной оказалась типовая форма, кувшины которой выстланы восковыми кристаллами и основным пищевым объектом которой являются именно муравьи (Bauer et al, 2011).

Участие муравьев в жизни эпифитного сообщества определяется не только прямыми мутуалистическими отношениями, но и тем, что они формируют это сообщество, активно распространяя диаспоры (Janzen, 1974). С этим связано наличие постоянных видов – консортов мирмекофилов: *Pachycentria* sp. (Melastomataceae) и *Dischidia nummularia* Blume (Asclepiadaceae), распространение которых Janzen (1974) объясняет привлекательностью их для муравьев, транспортирующих семена в свои «воздушные» муравейники. По поводу второго вида можно не согласиться, так как это обычный рудеральный эпифит, встречающийся в нарушенных местообитаниях по всей Юго-Восточной Азии, в том числе и в городах. Однако *Pachycentria* sp. (Janzen определяет его как *P. tuberosa*, вид, отсутствующий в International Plant Names Index, а также других базах данных ботанической номенклатуры), судя по всему, является настоящим спутником – консортом *Hydnophytum formicarium*, почти всегда присутствуя на взрослых экземплярах. Очевидно, что речь идет все же не о паразитизме, как это понимает Janzen (1974), а о тесном мутуализме, обусловленном мирмекохорией обоих видов. *Pachycentria* sp., поселяясь на крупных каудексах *Hydnophytum formicarium*, образует множество небольших клубеньков размером с голубиное яйцо (рис. 2, 5 в), между которыми легче поселяется мох и накапливаются частицы гумуса. Происходит формирование эпифитного сообщества, организованного по принципу «гнезда». В свою очередь, на такое «гнездо» уже способны поселяться эпифиты, более чувствительные к режиму влажности (рис. 2, 5 а).

После всего вышесказанного уместно задаться вопросом, насколько в целом флора керангаса самобытна и не представляет ли эта формация своего рода сукцессионную «ступеньку» для влажных дождевых лесов Юго-Восточной Азии или хотя бы пациентный «анклав» на границе экологического оптимума. Для Бако сделать подобный анализ трудно ввиду отсутствия флористических списков. Однако они доступны для массивов Набавана (Nabawan), штат Сабах (Ong et al., 1998; Lamb, 1998; Nabawan Final Report [электронный документ]). Анализ доминирующей древесной флоры керангаса и расположенного рядом с ним дождевого леса показал существенные отличия между ними (табл. 2).

Коэффициент сходства (Стугруна–Радулеску) двух древесных флор ($\rho_{sr} = 0,906$) свидетельствует о существенном различии. Фактически можно говорить об их полной самостоятельности. К примеру, такое ключевое для древесных формаций Юго-Восточной Азии семейство как Dipterocarpaceae существенно отличается по своему долевному участию во флорах керангаса (3%) и дождевого леса (27%) и не имеет ни одного общего вида в их составе. Вообще не представлены в керангасе семейства Bomdaceae, Sterculiaceae, Combretaceae, столь характерные для тропических лесов Юго-Восточной Азии, но обильны Myrtaceae (7 видов), Euphorbiaceae (11 видов), Annonaceae (6 видов). Представлены также Podocarpaceae (2 вида), Proteaceae (1 вид), Ericaceae (3 вида). Складывается впечатление, что керангас – это анклав видов Австралонезийской флоры, вклинивающийся из-за линии Уоллеса по местам, малопригодным для широкого развития видов флоры Юго-Восточной Азии. В качестве примера подобной тенденции уместно вспомнить о влажной саванне Южного Вьетнама, где доминирует совершенно не характерный для местного тропического леса вид *Melaleuca leucadendra*, представитель рода австралийского происхождения (Еськов, 2013).

Надо отметить, что вид муравьев-мутуалистов (*Philidris myrmecodiae*), отмеченный для мирмекофильных эпифитов керангаса в условиях тропиков Юго-Восточной Азии (Малезийской флоры), очевидно, является узкоспециализированным обитателем эпифитных сообществ керангаса, что также может рассматриваться как аргумент в пользу самобытного происхождения формации, мало связанной с окружающими ее тропическими лесами.

Таким образом, керангас представляется крайне самостоятельной формацией с большим потенциалом к самовосстановлению и должен рассматриваться как эдафический климакс олиготрофных местообитаний, флористически мало связанный с Малезийской тропической флорой.

Выводы

Мирмекофитное сообщество эпифитов формации керангас может рассматриваться как фактор эндоэкогенеза в ходе сукцессии. В силу олиготрофности местообитаний керангаса именно мирмекофилы (эпифиты) и мирмекотрофы (наземные растения) становятся важным звеном аккумуляции элементов минерального питания, особенно азота. По мере накопления азота в «общем банке» элементов минерального питания биоты численность мирмекофильных эпифитов снижается, скорее всего, из-за растущей конку-

Т а б л и ц а 2

Структура древесных флор керангаса и дождевых лесов Набавана (Nabawan), Сабах, о. Борнео

Семейство	Число видов		Общие виды
	керангас	смешанный лес	
Anacardiaceae	2	3	1
Annonaceae	6	–	–
Apocynaceae	–	1	–
Aquifoliaceae	1	–	–
Burseraceae	1	1	–
Combretaceae	–	1	–
Convolvulaceae	1	–	–
Chrysobalanaceae	1	–	–
Dipterocarpaceae	3	21	–
Ebenaceae	1	–	–
Elaeocarpaceae	1	1	–
Ericaceae	3	–	–
Euphorbiaceae	11	1	–
Fagaceae	1	1	1
Guttiferae	3	1	–
Hypericaceae	1	–	–
Icacinaceae	1	–	–
Laureaceae	2	2	–
Leguminosae	3	2	1
Magnoliaceae	1	–	–
Malvaceae	–	5	–
Melastomataceae	1	–	–
Meliaceae	–	1	–
Moraceae	5	1	–
Myristicaceae	1	–	–
Myrtaceae	7	2	1
Myrsinaceae	2	–	–
Ochnaceae	2	–	–
Oleaceae	1	–	–
Oxalidaceae	2	–	–
Palmae	5	11	2
Podocarpaceae	2	–	–
Polygalaceae	1	1	1
Proteaceae	1	–	–
Rosaceae	1	–	–
Rubiaceae	4	–	–
Sapindaceae	2	–	–
Sapotaceae	2	–	–
Simaroubaceae	1	–	–
Tetrameristaceae	1	–	–
Theaceae	2	–	–
Всего	86	56	7

ренции со стороны других видов за местообитания на форофитах. Таким образом, сообщество мирмекофильных эпифитов за счет снижения олиготрофности играет скорее положительную

роль для формации в целом. Это расходится с традиционным взглядом на эпифиты, который предполагает, что их роль в фитоценозах или нейтральная, или отрицательная.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 15-29-02525)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехин В.В.* Методика полевого изучения растительности и флоры. М., 1938. 207 с.
- Вальтер Г.* Общая геоботаника. М., 1982. 261 с.
- Еськов А.К.* Экофизиологическая классификация сосудистых эпифитов как теоретическая предпосылка формирования коллекций и сообществ эпифитных растений в условиях оранжерейной культуры // Естественные и технические науки. 2012. № 4. С. 93–98.
- Еськов А.К.* Эпифитные сообщества древесных формаций Южного Вьетнама: анализ видового состава и строения синузид в зависимости от степени антропогенного влияния // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 5. С. 386–398.
- Зонн С.В., Ли Чан-Квей.* Некоторые вопросы генезиса и классификации тропических почв Китая // Почвоведение. 1958. № 6. С. 58–69.
- Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П.* Лесная растительность острова Фу-Куок // Мат-лы зоолого-ботанических исследований на о. Фу-Куок, Южный Вьетнам. Сб. работ. М., 2011. 142 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.*, 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М., 134 с
- Онищенко В.Г.*, 2013. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. М., 576 с.
- Работнов Т.А.* Экспериментальная фитоценология. М., 1998. 238 с.
- Ричардс П.В.* Тропический дождевой лес. М., 1961. 447 с.
- Сергеева Т.К., Компанцев А.В., Компанцева Т.В., Второва В.Н.* Разнообразие биоты «подвешенных» почв в тропических лесах Вьетнама (на примере папоротника *Asplenium nidus* L.) // Тропцентр-98, Книга 1. Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Москва, Ханой, 1997. С. 261–279.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С.* Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Структурный анализ экологических систем. Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольятти, 2005. С. 91–129.
- Шмидт В.М.* Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
- Anderson J. A. R.* The flora of the peat swamp forests of Sarawak and Brunei, including a catalogue of all recorded species of flowering plants, ferns and fern allies // Gdns. Bull. Singapore, 1963. N 20. P. 131–228.
- Ashton P. S.* The plants and vegetation of Bako National Park // Malay. Nat. J. 1971. N 24. P. 151–162.
- Bauer U., Grafe U. T., Federie W.* Evidence for alternative trapping strategies in two forms of the pitcher plant, *Nepenthes rafflesiana* // J. of Ex. Bot. 2011. Vol. 62. N 10. P. 3683–3692.
- Benzing D. H.* Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge, 1990. 354 p
- Brunig E. F. W. O.* A guide and introduction to the vegetation of the kerangas forests and the padangs of the Bako National Park // UNESCO Symp. Ecol. Res. Humid Trop. Vegetation. Kuching. 1965. P. 289–313.
- Gradstein, S. R., Pocs T.* Bryophytes // Tropical Rainforest Ecosystems / Amsterdam, 1989. P. 311–325.
- Janzen D.H.*, 1974. Epiphytic Myrmecophytes in Sarawak: Mutualism Through the Feeding of Plants by Ants // Biotropica. Vol. 6. N 4. P. 237–259.
- Hanslin H.M., Karlsson P.S.* Nitrogen uptake from prey and substrate unaffected by prey capture level and plant reproductive status in four carnivorous plant species // Oecologia. 1996. Vol. 106. N 3. P. 370–375.
- Katagiri S., Yamakura T., Lee S.H.*, 1991. Properties of Soils in Kerangas Forest on Sandstone at Bako National Park, Sarawak, East Malaysia // Southeast Asian Studies. Vol. 29. N 1. P. 35–48.
- Lamb A.* The Kerangas Forest Of Nabawan: A Botanical Assessment of the Non-Tree Flora and Recommendations For Conservation // Sabah Biodiversity Conservation Project – Identification of Potential Protected Areas. Sabah. 1998. 37 p.
- Looijen R.C., van Andel J.* Ecological communities conceptual problems and definitions // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 1999. Vol. 2. N 2. P. 210–222.
- Nabawan Final Report [электронный документ] // <http://www.sabah.gov.my/jpas/programs/biodiversity/nabawan.pdf>. (Дата обращения 05.01.2014).
- Ong R. C., Petol G. H., Nilus R., Pereira J. T., Ping L. S.* The Kerangas Forest Of Nabawan: A Botanical Assessment And Recommendations For Conservation // Sabah Biodiversity Conservation Project – Identification of Potential Protected Areas. Sabah. 1998. 22 p.
- Pocs T.* The role of the epiphytic vegetation in the water balance and humus production of the rain forests of the Uluguru Mountains, East. Africa // Boissiera. 1976. Vol. 24. P. 499–505.
- Sanchez P.A.* Soils. In Tropical Rain Forest Ecosystems. Amsterdam, 1989. P. 73–88.
- Treseder K.K., Davidson D.W., Ehleringer J.R.* Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte // Nature. 1995. Vol. 375. N 6527. P. 137–139.
- Zotz G.* Gefäßepiphyten in temperaten Wäldern // Bauhinia. B. 2002. Vol. 16. S. 13–22.

- Zotz G. Vascular epiphytes in the temperate zones – a review // Plant Ecology. 2005. Vol. 176. N 2. P. 173–183.
- Zotz G., List C., Zufallsepiptyten – Pflanzen auf dem Weg nach oben // Bauhinia. B. 2003. Vol. 17. S. 25–37.

Поступила в редакцию 27.11.14

COMMUNITY OF MYRMECOPHILOUS EPIPHYTES OF KERANGAS FORMATION OF BORNEO

A.K. Eskov, D.A. Dubovikoff

Kerangas is sclerophyllous woodland, typical of oligotrophic habitats of Borneo Island. Species composition and community structure of epiphytes growing in kerangas were investigated. Epiphytic community has a quantitative predominance of myrmecophiles. However, over the past 40 years, their number has decreased and community structure has changed. This can be explained by the influence of myrmecophilous epiphytes on changing the content of mineral nutrients in the direction of increasing nitrogen through absorption and accumulation by symbiosis with ants. Over time the number of myrmecophilous plants is reduced, which can be explained by the growth of competition from more dependent on nitrogen plants, as it accumulates, as well as in general changes in the formation. Thus, the community of myrmecophilous epiphytes plays a more positive role for the biota as a whole, acting as the storage of nitrogen. This is at odds with the traditional views on epiphytic communities, which suggests their role as neutral or negative.

Key words: myrmecophilous epiphytes, Kerangas, ants, Borneo.

Сведения об авторах: *Еськов Ален Кямалович* – науч. сотр. отдела тропических и субтропических растений ГБС им Н.В. Цицина РАН (A.K.Eskov@yandex.ru); *Дубовиков Дмитрий Александрович* – ст. преподаватель кафедры прикладной экологии СПбГУ, канд. биол. наук (dubovikoff@gmail.com).