

УДК 581.55 (571.642)
doi: 10.25221/kl.65.4

ПОЙМЕННЫЕ ЛЕСА ОСТРОВА САХАЛИН: ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ

К.А. Корзников

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

Пойменные леса Сахалина остаются малоизученными, хотя эти растительные сообщества важны как элемент наземных экосистем острова и интересны как объект исследований на местном и межрегиональном уровнях. В статье обобщены сведения из литературных источников по вопросам состава и классификации пойменных лесов острова Сахалин (1), их динамики (2) и экологических особенностей (3). По каждому из трех направлений дан обзор основных итогов исследований, проведенных на острове и в соседних регионах, обсуждаются перспективы дальнейшего изучения.

Ключевые слова: пойма, приречные леса, долинные леса, пойменная растительность, *Salicetea sachalinensis*, Сахалин

FLOODPLAIN FORESTS OF SAKHALIN ISLAND: SOME RESULTS AND PROSPECTS OF NEXT STUDIES

K.A. Korznikov

Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok

Floodplain forests of Sakhalin Island are not well investigated. Although these plant communities are important as an element of terrestrial ecosystems and interesting as an object of study in the local and inter-regional levels. The article summarizes information about different directions and results of riparian forest studies in Sakhalin Island. Species composition and classification (1), dynamics (2) and some ecological features (3) of floodplain forests of Sakhalin Island and adjacent regions were reviewed.

Keywords: floodplain, riparian forests, valley-bottom forests, floodplain vegetation, *Salicetea sachalinensis*, Sakhalin Island

Остров Сахалин расположен в таежной зоне. В северной трети острова господствуют светлохвойные леса из *Larix cajanderii*, в центральной и южной частях – темнохвойная тайга из *Abies sachalinensis* и *Picea ajanensis*. Особенности рельефа и климатического ре-

жима Сахалина обусловили формирование разветвленной речной сети. Густота ее меняется от 0,6 км/км² на равнинном севере острова до 2,3 км/км² в горных центральных и южных районах. Реки Сахалина имеют смешанное питание. Доля снегового питания составляет около 60 % у рек севера Сахалина и 30 % у рек центра и юга острова. Характерны два максимума расхода воды – весной, после таяния снега, и в летне-осенний период, после обильных осадков. На водотоках южного Сахалина годовые максимумы расхода совпадают со временем прохождения тайфунов, регулярно вызывающих паводки (Бродский, Ножкина, 1967). В поймах сахалинских рек развиваются азональные приречные леса, общая площадь которых по оценке А.А. Смирнова и А.П. Добрынина (2014) составляет около 800 км², то есть немного более 1 % от территории острова или около 1,5 % от его лесопокрытой площади. По данным С.Т. Власова (1959) на долю древостоев с господством ольхи, тополя и ивы приходилось около 1,3 % территории занятой лесами, при этом в них было сосредоточено лишь около 0,8 % от общего запаса древесины.

Масштабное изучение лесной растительности Сахалина началось после объединения северной и южной частей острова под юрисдикцией СССР в 1945 г. (Цымек, Соловьев, 1948). Советские лесоведы не рассматривали приречные леса как ценные в лесопромышленном отношении. За пойменными лесами оставляли роль водоохраных и берегозащитных насаждений, источника сырья для кустарного производства и места сбора недревесных лесных ресурсов населением. Низкая хозяйственная востребованность пойменных лесов стала причиной того, что в отличие от зональных темнохвойных лесов, исследователи не уделяли им особого внимания. В многотомной сводке «Леса СССР», пойменные леса Сахалина упоминаются лишь вскользь (Агеенко и др., 1969), мало информации приводится и в издании «Леса Дальнего Востока» (1969). М.Х. Ахтямов (2001) справедливо замечает, что прирусловые леса продолжают оставаться наиболее слабо изученными в геоботаническом отношении лесными растительными сообществами на территории российского Дальнего Востока.

Целью настоящего сообщения является попытка емкого обобщения имеющихся в научной литературе сведений о составе, пространственной структуре, динамике, классификации и экологии пойменных лесов Сахалина, то есть спектра вопросов, которые рассматривает геоботаника в широком понимании этой научной дис-

циплины. Выполнение такого обобщения позволит очертить круг вопросов интересных для дальнейшего изучения пойменных лесов.

Поскольку в работе цитируются источники разных лет и авторов, в том числе и зарубежных, то неминуемо возникли сложности с синонимикой таксонов. Для удобства латинские названия растений приведены по сводке С.К. Черепанова (1995) без указания авторов таксонов и синонимов. Понимание объема видов широкое. Например, вслед за А.К. Скворцовым и Н.Б. Беяниной (2006) *Populus taximowiczii* рассматривается как синоним *P. suaveolens*. При цитировании названий синтаксонов растительности изменение их названий не допускается согласно кодексу фитосоциологической номенклатуры (Вебер, 2005). Поэтому, например, название класса растительности *Salicetea sachalinensis* Ohba 1973 должно оставаться неизменным, хотя *Salix sachalinensis* рассматривается как синоним *S. udensis*.

Состав, структура и классификация

Наиболее яркой физиономической чертой пойменных лесов Сахалина, и шире – островного сектора российского Дальнего Востока, является наличие яруса крупных трав, высота которого нередко достигает 2 м и более (Морозов, 1994). В группу сахалинского крупнотравья входит более десяти видов растений. Явление травяного гигантизма отмечают почти все ботаники, которым удалось побывать в пойменных лесах Сахалина.

Общие сведения о пойменных лесах острова даны в ставших классическими трудах середины прошлого века за авторством А.И. Толмачева (1955, 1956) и М.Г. Попова (1969). А.И. Толмачев (1955) перечисляет основные типы пойменных лесов: «Высокоствольные леса из тополя, козенин, тополевидных ив (*Salix cardiophylla* s.l.), более низкорослые леса ивово-ольховые леса, с участием крупнотравья и *Calamagrostis langsdorffii*». Им отмечено, что чистые ивняки часто растут по берегам рек и проток, являя начальные стадии сукцессии в поймах. Для всего остального пространства речных пойм южного присуще наличие *Alnus hirsuta* (Толмачев, 1956). В монографии М.Г. Попова (1969) для пойменных лесов, помимо упоминания господства крупнотравья, отдельно указано на постоянное присутствие *Mateuccia struthiopteris*, наличие на отдельных участках зарослей из *Padus avium*, групп из ясеня (*Fraxinus mandshurica*) и вяза (*Ulmus laciniata*, *U. japonica*), незначительное в целом участие в древостоях таких видов как *S. cardiophylla* и

S. rorida по сравнению с *S. udensis* и *S. schwerinii*.

В очерке растительности долины р. Тыми в центральной части Сахалина (Моторина, 1956), приведено более подробное описание приречных лесов. Описаны высокоствольные тополево-ивовые лесные сообщества из *Populus suaveolens* и *Salix rorida*. В местах близкого залегания к поверхности гальки в первом подъярусе встречается *Chosenia arbutifolia*. Второй древесный подъярус сложен *S. udensis*, *S. schwerinii* и *Alnus hirsuta*, к которым примешиваются иногда *Fraxinus mandshurica* и *Ulmus japonica*. Среди кустарников наиболее обычны *Rosa amblyotis* и *Swida alba*. Подъярус крупных трав образован *Artemisia montana*, *Cacalia hastata*, *Senecio cannabifolus*. Остальные травяные подъярусы сложены *Calamagrostis langsdorffii*, *Cardamine leucantha*, *Fimbripetalum radians*, *Mateuccia struthiopteris*, *Thalictrum minus*, *Urtica platyphylla* и другими видами. По «небольшим речкам», притокам Тыми, описаны вейниково-крупнотравные ольхово-ивовые леса с высотой древостоя до 10 м. В них подъярус крупных трав сложен *Aconitum sczukinii*, *Filipendula camtschatica*, *Petasites amplus*, *S. cannabifolus*, *U. platyphylla*. Автор отмечает, что физиономически такие леса непохожи на пойменные крупнотравные леса юга Сахалина, и сближает их с крупнотравными лесами Камчатки. Для северной половины долины Тыми указан иной тип ольхово-ивовых лесов, с густым подлеском из *R. amblyotis*, *S. alba* и *Padus avium*.

Монография Н.Е. Кабанова (1940), посвященная растительности северного Сахалина, ценна тем, что в ней приведены таблицы геоботанических описаний конкретных растительных сообществ и разработана типология растительности. Автор выделяет группу формаций ивовых и тополевых лесов (*Saliceto-Populeta*). В нее включены сообщества лесов с доминированием *Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens*, *Salix udensis* и *S. cardiophylla*. Выделены 3 типа леса (ассоциации): *Populeto-Salicetum herbosum*, *Saliceto-Populetum herbosum*, *Populeto-Salicetum altoherbosum* (доминирующая порода в названиях упоминается первой). Н.Е. Кабанов отмечает, что растительные сообщества, принадлежащие группе формаций *Saliceto-Populeta* в большей мере характерны для южного Сахалина: «В северной части они известны лишь для немногих горных рек и заметной роли в ландшафте не имеют». В целом, это не вполне так. Согласно данным С.Т. Власова (1959) на долю насаждений тополя и ивы от общей лесопокрытой территории северной половины острова приходится около 0,3 %, а южной половины около 0,6 %.

Сообщества первого типа указаны как частые для невысоких дренированных террас и приподнятых берегов рек. Древостой образован *Salix* spp. и *Populus suaveolens*, во втором подъярусе находится *Alnus hirsuta*. В кустарниковом ярусе обычны *Rosa amblyotis*, *Sambucus racemosa*, *Spiraea salicifolia*, *Swida alba*. Травяной покров густой, часто доминирует какой-либо один вид. Наиболее характерные виды: *Calamagrostis langsdorffii*, *Filipendula camtschatica*, *Mateuccia struthiopteris*, *Urtica platyphylla*. Лишайниково-моховой ярус не выражен. Лесное сообщество такого типа описано в верховьях р. Набиль на невысокой террасе между протоками реки.

Сообщества второго типа, тополево-ивовые разнотравные леса, располагаются на более высоких пойменных уровнях и потому реже затапливаются. *Populus suaveolens* преобладает над *Chosenia arbutifolia*, во втором древесном подъярусе доминирует *Alnus hirsuta*. Кустарниковый ярус сложен *Crataegus chlorosarca*, *Rosa acicularis*, *Salix udensis*. В травяном ярусе обычны *Cacalia hastata*, *Impatiens noli-tangere*, *Filipendula camtschatica*, *Mateuccia struthiopteris*, *Petasites amplus*, *Urtica platyphylla*. Сообщество описано в среднем течении р. Набиль на пойменной террасе.

Сообщества третьего типа – тополево-ивовые высокотравные леса регулярно затапливаемых пойм горных рек. Для них отмечено, что «из-за сильных подъемов воды, наблюдающихся в течение лета ни один раз, участки описываемого леса нередко засыпаются мелкоземом и обломками горных пород, древостой обычно не сомкнут, отчего ландшафт напоминает парковый». Доминанты и структура древесного яруса те же. В кустарниковом ярусе встречаются *Crataegus chlorosarca*, *Padus avium*, *Sorbaria sorbifolia*. В травяном ярусе преобладают виды из группы крупнотравья.

Главным критерием для отнесения растительного сообщества к тому или иному типу послужило соотношение между доминантами древесного яруса. Исходя из геоботанических описаний и текстовых пояснений, можно заключить, что флористический состав описанных типов лесов не имеет существенных различий.

Сообщества с доминированием *Alnus hirsuta* рассмотрены в составе формации *Alneta*. Тип *Hirsutae-alnetum herbosum* объединяет сообщества переувлажненных местообитаний, заболоченных берегов, зарастающих речных стариц и подножий склонов в тыловой части поймы. Травяной ярус образуют *Carex rhynorhisa*, *Lysichiton camtschaticense* и *Phragmites australis*. Описание выполнено на пойме р. Агнево. Растительные сообщества типа *Hirsutae-alnetum*

calamagrostosum занимают лучше дренированные участки. В травяном ярусе этих сообществ господствует *Calamagrostis langsdorffii*, присутствует ряд видов из группы крупнотравья. Такое сообщество описано на крайнем севере Сахалина, близ г. Оха.

Разнообразие пойменных лесов северного Сахалина не исчерпывается указанными выше типами. Н.Е. Кабанов (1940) упоминает о чистых древостоях из *Chosenia arbutifolia* (формация *Chosenieta*) на галечных субстратах, зарослях *Salix schwerinii* (формации *Saliceta fruticosa*), приведенных без развернутых описаний.

Классификация и очерк растительности южной половины Сахалина содержатся в работе В.Д. Лопатина (1958). Пойменные леса рассмотрены в составе нескольких формаций. Классификация построена путем последовательного применения доминантного критерия, вследствие чего ассоциации получили малый фито-социологический «объем». Например, формация *Alneta hirsuteae* (волосистоольховая) включает класс ассоциаций *Alneta hirsuteae herbosae* (травянные) с подклассом *Alneta hirsutae herbosae fontinale* (приречные), в который объединены ассоциации: смородино-крупноразнотравная, крупноразнотравная, бамбуково-разнотравная. Аналогично все пойменные леса из *S. udensis* объединены в формацию *Saliceta sachalinensis*, класс ассоциаций *Saliceta sachalinensis herbosa*, подкласс *Saliceta sachalinensis herbosa fontinale* с пятью ассоциациями. Растительные сообщества с доминированием *Chosenia arbutifolia* (3 асс.), *Populus suaveolens* (4 асс.), *Salix cardiophylla* (1 асс.), *S. schwerinii* (2 асс.), и *Ulmus japonica* (1 асс. пойменных лесов) рассматриваются в составе соответствующих формаций и подчиненных им синтаксонов. Таким образом, лесная пойменная растительность южного Сахалина включает сообщества, принадлежащие 7 формациям и 19 ассоциациям.

Классификация В.Д. Лопатина (1958) основана на обширном полевом материале, но таблицы геоботанических описаний в работе не приведены и не были опубликованы позднее. Учитывая, что для целей геоботанического картографирования и вообще для практики, классификация с малым фито-социологическим объемом ассоциаций вряд ли применима, В.Д. Лопатин выделил несколько типов пойменных лесов и дал им развернутую характеристику.

Сообщества типа ивово-волосистоольховых крупнотравных пойменных лесов «почти исключительно приурочены к пойменным террасам горных рек в их нижней трети течения, где имеют-

ся более или менее ясно выраженные поймы и только в редких случаях встречаются на делювиальных шлейфах коренных берегов реки в узких долинах или на крутых склонах обильно снабжаемых верховодкой». В древостое доминируют *Salix udensis* и *Alnus hirsuta*. В кустарниковом ярусе встречается, иногда в большом количестве, *Ribes latifolia* и *Sambucus racemosa*. Травяной покров, как правило, полностью сомкнут. В нем господствует крупнотравье, представители которого порой достигают высоты 4-х метров. Обычны также *Cardamine macrophylla*, *Impatiens noli-tangere*, *Urtica platyphylla*. Из злаков встречается *Calamagrostis langsdorffii*, иногда *Phalaroides arundinacea*. Растительные сообщества такого типа распространены на юге Сахалина довольно широко, характерны для несколько повышенных частях пойм почти всех рек, особенно горных.

В отдельный тип выделены леса с облигатным доминированием *Salix udensis*. Древостои по большей части чистые, реже с более или менее значительной примесью *Alnus hirsuta*, другие породы примешиваются редко. Кустарниковый ярус разрежен. Травяной ярус обычно не сомкнут, а иногда, при очень сильном аллювиальном процессе, очень редкий. Состав травостоя аналогичен таковому сообществу предыдущего типа. На повышенных местах иногда единично встречаются растения темнохвойных лесов. Сообщества занимают исключительно прирусловую часть поймы. Это самый первый от тальвега реки тип леса, который формируется на аллювиальных слоистых незадернованных почвах или аллювиальных слоистых грубогумусных почвах. Распространение лесов этого типа существенно в южных районах острова, севернее они замещаются пионерными сообществами из *Chosenia arbutifolia*.

Чозениевый тип леса отсутствует на крайнем юге острова, указан для Поронайского административного района. По нашим сведениям, древостои из *Chosenia arbutifolia* на западном побережье острова появляются, начиная от широты 47°53', пойма р. Черемшанки, Томаринский район, чуть южнее перешейка Поясок. На восточном побережье граница распространения *C. arbutifolia* пролегает несколько севернее, в Макаровском районе. Леса из *C. arbutifolia* занимают прирусловую зону поймы. Древостой почти чистый, в качестве примеси встречается *Populus suaveolens*, реже *Alnus hirsuta*, *Salix udensis*, иногда *Betula platyphylla*. В редком кустарниковом ярусе обычны *Ribes latifolia*, *Rosa acicularis*, *Rubus sa-*

chalinensis, *Swida alba*. Травяной покров разреженный и состоит из *Carex* spp., *Cacalia hastata*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Cardamine macrophylla*, *Impatiens noli-tangere*, *Filipendula camtschatica*, *Urtica platyphylla*, *Equisetum* spp. Моховой покров отсутствует. Почвы аллювиальные слоистые незадернованные или грубогумусные, иногда на погребенном профиле, часто маломощно песчаные, среднескелетные с галькой.

Сообщества тополевого травяного типа занимают прирусловую зону, а нередко и всю пойму, в северных районах южного Сахалина. Южнее перешейка Поясок *Populus suaveolens* лесов, как правило, не образует. Топольевые леса отличаются большой мощностью деревьев, достигающих высот 30–35 м и диаметра более 1 м. В древостое обычно примесь *Chosenia arbutifolia*, во втором подъярусе – *Alnus hirsuta*, иногда *Picea ajanensis*. В более южных районах почти всегда имеется примесь тополевидных ив (*Salix cardiophylla* s.l., порой преобладает) и вязов (*Ulmus japonica*, *U. laciniata*). Кустарниковый ярус развит сравнительно хорошо, сомкнутость достигает 50 %. Его образуют: *Ribes latifolia*, *R. procumbens*, *R. sachalinensis*, *Sambucus racemosa*, *Swida alba*, иногда встречается *Sorbaria sorbifolia*. Травяной ярус различной сомкнутости (от 30 до 100%), в нем преобладает *Calamagrostis langsdorffii*, существенно участие разных видов из группы крупнотравья, также встречаются *Impatiens noli-tangere*, *Equisetum* spp. Мхи отсутствуют. Развитию травостоя и мхов препятствует аллювиальный процесс, в особенности обильный наилок, образующийся во время летних и осенних паводков. Почвы аллювиальные, незадернованные, иногда слаборазвитые.

В самостоятельный тип выделены сообщества ольховых лесов с травяным покровом из *Carex* spp. и *Lysichiton camtschaticense*, формирующиеся на низких террасах рек, на участках, примыкающих к коренному берегу или притеррасных частях речных пойм, а также в других местообитаниях с обильным застойным увлажнением.

Отмечено, что пойменные леса на юге острова сведены на значительной площади. Частично превращены в пашни или в сеянные луга, используемые в качестве сенокосов. Часть лесов возобновляется. Особо сильным изменениям подверглись леса в долинах рек Сууи, Найбы и на правобережной части р. Поронай.

К сожалению, в работе В.Д. Лопатина (1958) выделенные синтаксоны и типы растительности не соотнесены с приведенными

для северного Сахалина Н.Е. Кабановым (1940). Такая задача, впрочем, и не стояла перед автором. Однако она не была решена и в дальнейшем, последующими поколениями работавших на Сахалине геоботаников, ни в отношении пойменных лесов, ни в отношении других типов растительных сообществ. Лесная типология, ориентированная в первую очередь на практические лесохозяйственные нужды, приведена в книге С.Т. Власова (1959), где фактически воспроизведены названия ранее выделенных типов леса.

Сведения о составе и структуре пойменных лесов даны в монографии А.А. Тарана (2003), обследовавшего обширные участки по маршруту прокладки магистрального трубопровода. В этой работе леса речных пойм объединены в формации по доминирующей породе деревьев: ольховую, ивовую и т.д. Растительные ассоциации не выделены. Несколько геоботанических описаний участков пойменных лесов двух небольших горных рек восточного Сахалина приведены Р.Н. Сабировым (2008). Растительные сообщества объединены по топологическому принципу в группу «долинные леса». Названия им даны по доминирующим видам, без отнесения к ранее выделенным типам или ассоциациям: тополево-разнотравное, ивово-тополево-крупнотравное, тополево-чозениевое травяное, тополево-чозениевое крупнопапоротниковое, ольховое вейниково-осоковое. На сегодняшний день последней публикацией, затрагивающей вопросы изучения пойменных лесов Сахалина, является статья А.А. Смирнова и Д.А. Добрынина (2014). В ней на примере нескольких рек центрального Сахалина рассмотрена производительность приречных древостоев.

Работы последних лет хотя и содержит ценную информацию о пойменных лесах конкретных географических пунктов, однако не внесли вклада в отношении их классификации или типологии. Приходится признавать, что со времен выхода монографии Н.Е. Кабанова (1940) и чрезвычайно ценного, но незаслуженно забытого труда В.Д. Лопатина (1958), классификация растительности Сахалина в целом и пойменных лесов в частности существенного развития не получила.

Хорошо заметно и не раз подчеркнуто сходство пойменных лесов Сахалина и Камчатки. Для Западной Камчатки Л.Н. Тюлина (1936, 2001) описала пойменные леса из *Salix udensis* и *Alnus hirsuta* с крупнотравьем (*Angelica genuiflexa*, *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Urtica platyphylla*) и *Calamagrostis langsdorffii*. Судя по приведенным таблицам геоботанических описаний это

типичные хотя и менее флористически богатые сообщества по сравнению с сахалинскими. То же относится и к описанным крупнотравным пойменным лесам из *Chosenia arbutifolia* и *Populus suaveolens*. Охарактеризованные В.Д. Лопатиным (1958) и Н.Е. Кабановым (1940) леса из *Alnus hirsuta* с *Lysichiton camtschatcense* описаны Л.Н. Тюлиной (1936; 2001), а затем В.Ю. Нешатаевой совместно с Г.М. Кукуручкиным (2003). Эти растительные сообщества схожи и физиономически и флористически, правда на Камчатке занимают несколько иные местообитания – у подножия склонов высоких древних террас или холмов, на месте выхода ключевых вод («ключевые ольховники»).

В связи с подобием сахалинских и камчатских пойменных представляет интерес классификация пойменных лесов Камчатки, которую разработала В.Ю. Нешатаева (2009) на основе эколого-фитоценологического подхода. Сообщества пойменных лесов Камчатского полуострова объединены две группы формаций. Группа формаций *Chosenietosum arbutifoliae* содержит формацию чозении (*Chosenieta arbutifoliae*) и формацию ивы удской (*Saliceta udensis*). Группа формаций *Populetosum suaveolentis*, включает формации тополя (*Populetosum suaveolentis*), ольхи (*Alnetum hirsutae*) и черемухи (*Padeta avi*). Внутри формаций растительные ассоциации объединяют в себе редкотравные (пионерные), крапивные, вейниковые и шеломайниковые растительные сообщества, образующие динамический ряд развития пойменных лесов.

В равной степени интересно сравнение пойменной лесной растительности Сахалина и самого северного из японских островов – Хоккайдо. На островах японского архипелага в рамках классификационного подхода школы Браун-Бланке выделен класс *Salicetea sachalinensis* Ohba 1973. Класс объединяет в себе растительные сообщества из *Salix* spp. и *Populus suaveolens* в азональных пойменных регулярно затопляемых местообитаниях, является дальневосточным викариантом евро-сибирского класса *Salicetea purpurea* Moog 1958. Принадлежащие этому классу сообщества помимо японских островов (Ohba, 1973; Ohba, 1974; Vegetation..., 1988), описаны на Корейском полуострове (Jarolimek, Kolbek, 2006; Kolbek, Jarolimek, 2013) и в восточном Китае (Nakamura et al., 2004). В сводке растительности Дальнего Востока (Kolbek et al., 2003) для территории России класс *Salicetea sachalinensis* не указан.

Остановливаясь на эколого-флористической классификации пойменных лесов российской части Дальнего Востока, надо заме-

тить, что для поймы Амура описан класс *Salicetea schwerinii* Achtyamov 2001 (Ахтямов, 2001). Сообщества этого класса занимают то же экологическое пространство, что и сообщества, объединенные классом *Salicetea sachalinensis*, имеют сходную комбинацию диагностических видов и характеризуются доминированием видов Salicaceae. При этом М.Х. Ахтямов (2001) упоминает класс *Salicetea sachalinensis* Ohba 1973, но замечает, что «отсутствие подробной информации об этом классе не позволяет пока провести детальный анализ его синтаксономии, соотнести его с представленной ценотаксономией лесов поймы Амура». Очевидно, что главным препятствием для осуществления такого анализа является языковой барьер и труднодоступность японской научной литературы. На основании исследований пойменных лесов Магаданской области Н.В. Синельникова (1995, 2009, 2013) выделила союз *Chosenion arbutifoliae* Sinelnikova 1995. Синтаксон рассматривается как объединяющий пойменные лесные и кустарниковые сообщества из чозении, тополя и ив в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Н.В. Синельникова относит союз к порядку *Populetales laurifolio-suaveolentis* Hilbig 2000, но классу *Salicetea purpurea* Moog 1958, а не классу восточносибирских-северокитайских пойменных лесов *Populetales laurifolio-suaveolentis* Mirkin et al. 1986 em. Hilbig 2000 (Hilbig, 2000).

Положение пойменных лесов Сахалина в системе синтаксонов эколого-флористической классификации на сегодняшний день остается неясным. Таким образом, первой и важнейшей целью исследований пойменных лесов является построение классификации, которая бы позволяла встроить эти растительные сообщества в межрегиональную систему растительности Дальнего Востока, сделать их ее логичной и неотъемлемой частью. Это, в свою очередь, потребует наличия репрезентативного массива геоботанических описаний.

Предварительно можно сказать, что, по всей видимости, пойменные леса острова Сахалин должны рассматриваться в рамках приоритетного класса *Salicetea sachalinensis* Ohba 1973, порядка *Toisuso-Populetales maximowiczii* Ohba 1973, союза *Populion maximowiczii* Ohba 1974 (Ohba, 1973, 1974). Леса из *Fraxinus mandshurica*, *Ulmus japonica*, *U. laciniata* и могут быть отнесены к порядку долинных лесов *Fraxino-Ulmetalia* Suz.-Tok. 1967 класса *Fagetea crenatae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964 (Ohno, 2008). В составе пойменных сообществ велика роль крупных трав, представляю-

щих диагностические блоки видов класса *Filipendulo-Artemisietea montanae* Ohba 1973 и подчиненных ему синтаксонов.

Динамика

Растительный покров пойм испытывает периодические и порой катастрофические нарушения естественного природного характера, выражающиеся в эрозии берегов, затоплении полами и паводковыми водами, отложении аллювия, механическом повреждении растений. Все без исключения исследователи, работавшие в приречных лесах Сахалина, подмечали отдельные черты их динамики. Например, А.А. Смирнова и А.П. Добрынин (2014) пишут: «Топольники, чозенники и ивняки имеют пионерный генезис и появляются лишь после катастрофических половодий, сопровождающихся появлением речных отложений в виде постепенно зарастающих галечниковых и песчаных кос». Тем не менее, в научной литературе не удалось обнаружить результатов каких-либо специальных исследований, посвященных изучению динамики пойменных лесов острова. В связи с этим для характеристики динамических процессов остается использовать экстраполяцию наблюдений и результатов исследований, выполненных в соседних регионах.

Геоморфологическая неоднородность пойм обуславливает наличие разнокачественных условий обитания и, как правило, поддерживает растительные комплексы различного возраста, флористического состава и пространственной структуры. Так, анализ аэрофотоснимков долины Рекифуне-гава (Rekifune River) на юге Хоккайдо показал, что участки галечникового бара за 50 лет трансформировались в высокую пойму. И напротив, участки поймы за это время успели побывать руслом реки и стать галечниковой косой (Nakamura et al., 2007).

Л.Н. Тюлина (1936, 2001) и В.Ю. Нешатаева (2009) сообщают, что развитие пойменных лесов Камчатки не укладывается в одну общую схему, а идет различными путями и разными темпами, в зависимости от особенностей режима полых вод на конкретном участке. Конечным итогом развития пойменной растительности на Камчатке является формирование «фонового» пойменного сообщества из *Salix udensis* и *Alnus hirsuta* с мощным травяным ярусом из *Filipendula camtschatica*. *Salix schwerinii* активно участвует в более молодых древостоях, является пионером при зарастании отмелей. В районах, где значительно распространены *Chosenia*

arbutifolia и *Populus suaveolens*, происходит более сложная смена пород: *Chosenia* → *Populus* → *Salix* + *Alnus*. Смена травяного покрова идет от редкотравья с *Calamagrostis langsdorffii* и *Phalaroides arundinaceae* к преобладанию *Urtica platyphylla*, а затем к появлению и господству *Filipendula camtschatica*. Доминирование *F. camtschatica* связано с началом выхода поймы из зоны ежегодного затопления.

Исследования приречных лесов реки Токачи-гава (Tokachi River) в центральной части Хоккайдо (Nakamura et al., 1997) показали, что состав и структура растительного покрова, гранулометрический состав грунтов, частота затопления зависят от высоты участка поймы над уровнем водотока и расстояния от рукаводящего русла. Состав древостоя определяется, прежде всего, частотой нарушений. Переходные сообщества, в одинаковой мере сочетающие в себя признаки как раннесукцессионных так и позднесукцессионных растительных сообществ встречаются редко. Это связано с определяющим влиянием на растительный покров разовых событий катастрофического характера, например, особо сильных паводков (Nakamura et al., 1997).

Постоянный режим нарушений способствует и поддерживает участие видов *Salicaceae*. Выход участка поймы из режима периодического нарушения приводит к постепенной смене состава сообщества, появлению *Ulmus japonica* и *Fraxinus mandshurica*. Средняя продолжительность жизни деревьев в поймах более высока у видов, тяготеющих к террасам (65 лет у *F. mandshurica*, свыше 80 лет у *U. japonica*). Около 50 лет составляет средняя продолжительность жизни *Populus suaveolens* и около 35 лет *Salix* spp. и *Alnus hirsuta*. Самая низкая средняя продолжительность жизни отмечена для пионерного вида *S. schwerinii* (20 лет). Сроки наступления генеративного периода у ранне- и среднесукцессионных видов, в целом соответствуют продолжительности периода между катастрофическими нарушениями в пойме (Nakamura et al., 2007).

Деревья разных видов занимают различные экологические ниши в пределах поймы, причем отбор идет еще на стадиях проростков (Nakamura et al., 2007). *Chosenia arbutifolia*, в отличие от *Salix* spp. и *Populus suaveolens*, неспособна возобновляться в условиях ограниченного увлажнения. Всходы и подрост *Chosenia arbutifolia* отмечены исключительно на галечниках. Участие этого вида становится меньшим на низкой пойме и почти выравнивается с участием других видов на высокой пойме. В то же время *C. arbutifolia* почти не участвуют в зарастании стариц и загложших рукавов,

полностью отсутствует на пойменных террасах. Возобновление *Fraxinus mandshurica* и *Ulmus japonica* идет на участках низкой и высокой поймы, генеративные особи этих видов доминируют на террасах. Таким образом, участки доминирования растений генеративной и прегенеративных стадий у перечисленных видов не совпадают. В то же время различные возрастные стадии ив (*Salix cardiophylla*, *S. schwerinii*, *S. udensis*) в целом разделяют один и тот же тип местообитаний в пределах низкой и высокой поймы.

Исследование пойм малых горных рек в центральной Японии (Kamisako et al., 2007) показали, что флористическая насыщенность, видовая структура и типы жизненных форм растений не только деревьев, но и растений подчиненных ярусов находятся в прямой зависимости от условий поемного режима.

Состав и динамика пойменной растительности в горных и равнинных частях течения реки различны. Тип реки (горный, полугорный, равнинный) зависит от интегральной характеристики – уклона реки, который определяет характер русловых процессов, степень развития аллювиальных форм, выработанности речной долины (Чалова, Чалов, 2014). Приречные леса из *Populus suaveolens* и *Salix cardiophylla* в долинах рек Китаками-гава (Kitakami River, Хонсю) и Исикари-гава (Ishikari River, Хоккайдо) приурочены к их верховьям, где уклоны выше 100 ‰. *S. rorida* занимает участки в среднем и верхнем течениях рек (с уклонами от 10 до 100‰). Древостои из *S. schwerinii* и *S. udensis* распространены по всему продольному профилю реки, а *S. subfragilis* формирует сообщества только на равнинных участках (Ishikawa, 1983).

Изучение динамики приречных лесов, закономерностей временных и пространственных смен растительных сообществ в поймах является важным научно-практическим направлением. Понимание динамики пойменной растительности необходимо для правильной организации хозяйственной деятельности, разработки методов рекультивации техногенных ландшафтов в речных долинах, конструированию растительных сообществ для организации мест отдыха и рекреации, а также поможет проведению исследований в смежных дисциплинах. Изучение динамики растительного покрова пойм требует длительных постоянных наблюдений, тщательно продуманного плана исследования и участия в нем специалистов разных дисциплин.

Экология

Выше показано, что русловые и пойменные процессы влияют на состав, структуру и динамику приречных лесов. Взаимодействие среды и растительного покрова не носит однонаправленный характер, имеет место обратное воздействие. Хорошо известна водорегулирующая роль лесных массивов речных бассейнов (Клинцов, 1969; Клинцов, 1973), но влияние приречных лесов на речные системы не ограничивается одной только водорегулирующей функцией.

Растительный покров речных берегов экранирует русло от прямых солнечных лучей, препятствуя таким образом нагреву воды, предотвращает эрозию берегов; поставляет в речные экосистемы большое количество растительного материала – от стволов и бревен, до небольших ветвей и листьев, играющих ключевую роль в формировании биотопов русел; сохраняет качество придонных органических отложений и тем самым создает и поддерживает оптимальные экологические условия для гидробионтов (Upstream..., 1996; Naiman et al., 2002a). Многолетние исследования на реках Камчатки позволили сделать вывод о том, что древесные заломы играют важную роль в экосистемах рек (Леман, Есин, 2014) и являются основными местообитаниями молоди рыб на участках с быстрым течением (Чалов и др., 2010). Во многих водотоках, где происходит нагул молоди рыб, зоны замедленного течения формируются исключительно на участках с древесными заломами, что определяет возможность укрытия для гидробионтов.

Реки Сахалина являются местами анадромных миграций и нереста тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) Миллионы рыб ежегодно поднимаются в верховья водотоков, погибая сразу после нереста или до него. Туши погибших особей выбрасываются на пойму в ходе паводков, затем растаскиваются животными или разлагаются – так азот и фосфор морского происхождения попадают в наземные экосистемы. Поглощение биогенных элементов растениями может идти и непосредственно из речной воды, поскольку основная масса погибшей рыбы остается в руслах (Halfield, Naiman, 2001). Речные системы, таким образом, являются своеобразными «артериями», по которым вместе с тихоокеанскими лососям поступает «кровь» растительного покрова – биогенные элементы.

Сделать более или менее приблизительную оценку вклада биогенов морского происхождения в функционировании экосистем

Сахалина пока невозможно, но, по-видимому, он весьма существенен. Исследования с определением стабильных изотопов азота (^{14}N и ^{15}N), проведенные в юго-восточной Аляске, регионе, в реках которого также происходит массовый нерест *Oncorhynchus* spp., показали, что в листьях растений пойм нерестовых водотоков содержится в среднем до 25 % азота морского происхождения. При этом отношение C:N в листьях приречных растений меньше, чем у растений с контрольных участков. Сделан вывод о большем содержании доступного для растений азота в местах нереста лососей (Halfield, Naiman, 2001; Halfield, Naiman, 2002).

Виды *Alnus* spp. симбиотически ассоциированы с азотфиксирующими актиномицетами рода *Frankia* (Huss-Dannel, 1997). Высокое участие ольхи в приречных лесах обуславливает более высокое содержание азота в почве. Контролируя цикл азота, ольха является одним из ключевых видов экосистем речных бассейнов (Compton et al., 2003). В листьях приречных растений *Alnus* spp. не выявлено существенного накопления азота морского происхождения, его доля составляла <1 %. Соотношение C:N для листьев *Alnus* spp. в местах нереста и на контрольном участке отличаются статистически незначимо (Halfield, Naiman, 2001). Таким образом, роль тихоокеанских лососей, как поставщиков азота, оказывается ниже в местах массового произрастания *Alnus* spp. Тем не менее, тихоокеанские лососи остаются важными поставщиками других элементов минерального питания, в первую очередь фосфора (Halfield, Naiman, 2002). По всей видимости, схожие выводы можно сделать в отношении пойменных лесов Сахалина, поскольку *A. hirsuta* также образуют актиноризу (Tobita et al., 2013).

Результаты, свидетельствующие о существенной роли азота морского происхождения в минеральном питании растений пойм, получены в ходе исследований, проведенных на Хоккайдо и Итурупe, одном из южных островов Большой Курильской гряды. Оказалось, что содержание азота морского происхождения в *Salix* spp. зависит от числа туш лососей, выброшенных на поймы, т.е. от количества зашедшей на нерест рыбы (Nagasaka et al., 2006). Аналогичные выводы о важности азота морского получены при изучении соотношения изотопов азота в разных компонентах экосистем нерестовых рек Камчатки (Леман и др., 2014).

Morris & Stanford (2011), изучив динамику пойменной растительности реки Коль (западная Камчатка), пришли к выводу об особой важности поступления морского азота на первых этапах

сукцессии, при заселении растениями песчаных и галечниковых кос. Если субстрат свежего аллювия содержит около 200 кг/га азота (общий растворимый азот в слое грунта толщиной 10 см), то на стадии 20 летнего жердняка из *Salix* spp. и *Chosenia arbutifolia* его содержание достигает величины 1600 кг/га. В ходе дальнейшей сукцессии в древостое возрастает участие *Alnus hirsuta* и, соответственно, роль этого вида, как поставщика азота вместе с растительным опадом.

Тихоокеанские лососи являются агентами процесса перемещения биогенных элементов и энергии между морскими и наземными экосистемами. В качестве площадки, на которой происходит первичный «обмен», выступают природные комплексы речных пойм. Наличие достаточного количества зашедших в реки на нерест рыб является важным источником не только пищи для рыбообразных организмов, но и доступных элементов минерального питания для растений. Между растительным покровом и речными экосистемами, их отдельными компонентами, установлены тесные функциональные связи. Растения в приречной зоне получают значительное количество элементов минерального питания, в частности азота и фосфора морского происхождения, что влияет, в том числе на скорость роста и успешность развития растений. Поскольку растения и сами являются поставщиками биогенных элементов в водотоки и оказывают положительное влияние на речные биотопы, то их взаимосвязи с *Oncorhynchus* spp. носит характер положительной обратной связи (Naiman et al., 2002b).

Изучение функциональной структуры и экологических взаимосвязей пойменных лесов на Сахалине чрезвычайно интересны с научной точки зрения и важны для понимания баланса природных процессов в экосистемах острова, а в перспективе должны помочь недопущению их разбалансировки. Это, безусловно, наиболее сложное направление в изучении пойменных лесов, которое, тем не менее, необходимо развивать, ориентируясь на подходы экосистемной парадигмы природопользования и природообустройства.

Благодарности

Благодарю В.Ю. Нешатаеву за возможность ознакомления с рукописным отчетом В.Д. Лопатина (1958), представляющего немалую ценность для любого геоботаника, связывающего фронт своих интересов с растительностью Сахалина и Дальнего Востока.

ЛИТЕРАТУРА

- Агеенко А.С., Клинцов А.П., Попов Н.А., Розенберг В.А., Васильев Н.Г., Манько Ю.И.** Леса Сахалинской области // Леса СССР. Т. IV. М.: Наука, 1969. С. 663–700.
- Ахтямов М.Х.** Ценотаксономия прирусловых ивовых, ивово-тополевых и уремных лесов поймы реки Амур. Владивосток: Дальнаука, 2001. 138 с.
- Бродский А.С., Ножкина Л.Б.** Поверхностные воды // Атлас Сахалинской области. М.: ГУГиК СМ СССР, 1967. С. 84.
- Вебер Х.Э., Моравец Я., Терийя Ж.-П.** Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 3-е издание // Растительность России. 2005. № 7. С. 3–38.
- Власов С.Т.** Леса Сахалина. Южно-Сахалинск: Сахалинское книжное издательство, 1959. 107 с.
- Кабанов Н.Е.** Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток: Горнотаежная станция АН СССР, 1940. 210 с.
- Клинцов А.П.** Защитная роль лесов Сахалина. Южно-Сахалинск: Сахалинское отделение Дальневосточного книжного издательства, 1973. 234 с.
- Клинцов А.П.** Микроклиматическая и гидрологическая роль лесов Сахалина. Южно-Сахалинск: Сахалинское отделение Дальневосточного книжного издательства, 1969. 180 с.
- Леман В.Н., Есин В.Н.** Характеристика среды обитания лососевых рыб // Опасные русловые процессы и среда обитания лососевых рыб на Камчатке / Под ред. С.Р. Чалова, В.Н. Лемана, А.С. Чаловой. М.: Издательство ВНИРО, 2014. С. 64–75.
- Леман В.Н., Есин В.Н., Чалов. С.Р.** Влияние лососевых рыб на среду нерестовых рек // Опасные русловые процессы и среда обитания лососевых рыб на Камчатке / Под ред. С.Р. Чалова, В.Н. Лемана, А.С. Чаловой. М.: Издательство ВНИРО, 2014. С. 76–82.
- Леса** Дальнего Востока. Отв. ред. А.С. Агеенко. М.: Лесная промышленность, 1969. 391 с.
- Лопатин В.Д.** Объяснительная записка к геоботанической карте южной части Сахалина. Рукопись. Ново-Александровск, 1958. 118 с.
- Морозов В.Л.** Феномен природы – сахалинское крупнотравье. М.: Наука, 1994. 228 с.
- Моторина Л.В.** О растительности Тымьской низменности Сахалина // Географический сборник. Т. VIII. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 49–63.
- Нешатаева В.Ю.** Растительность полуострова Камчатки. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 537 с.
- Нешатаева В.Ю., Кукуричкин Г.М.** Редкие сообщества *Alnus hirsuta* (Betulaceae) в бассейне реки Кихчик (Западная Камчатка) // Ботанический журнал. 2003. Т.88, № 10. С. 90–99.

- Синельникова Н.В.** Синтаксономия растительности бореальной зоны крайнего северо-востока России (теоритические и прикладные аспекты) // Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Уфа, 2013. 36 с.
- Синельникова Н.В.** Эколого-флористическая классификация пойменных лесов Магаданской области // Сибирский экологический журнал. 1995. № 4. С. 383–389.
- Синельникова Н.В.** Эколого-флористическая классификация растительных сообществ верховий Колымы. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. 214 с.
- Скворцов А.К., Беянина Н.Б.** О бальзамических тополях (*Populus section Tacamahaca*, Salicaceae) на востоке азиатской России // Ботанический журнал, 2006. Т. 91, № 8. С. 1244–1252.
- Смирнов А.А., Добрынин А.П.** Производительность пойменных лесных сообществ острова Сахалин // Лесной журнал. 2014. № 2 (338). С. 144–149.
- Таран А.А.** Флора и растительность районов, примыкающих к трассе магистрального трубопровода на острове Сахалин. Южно-Сахалинск, 2003. 186 с.
- Толмачев А.И.** Вертикальное распределение растительности на Сахалине // Растительный покров Сахалина. Географический сборник. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. VIII. С. 15–48.
- Толмачев А.И.** Геоботаническое районирование острова Сахалина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 80 с.
- Тюлина Л.Н.** Растительность западного побережья Камчатки. Ч. I. Леса // Камчатская экспедиция СОПС РАН. Л., 1936. Рукопись // Архив БИН им. В. Л. Комарова РАН. Р. I. Оп. 1, № 770. 280 с.
- Тюлина Л.Н.** Растительность западного побережья Камчатки. Труды Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, Книжное издательство, 2001. 304 с.
- Цымек А.А., Соловьев К.П.** Лесное хозяйство Южного Сахалина // Лесное хозяйство. 1948. № 1. С. 81–84.
- Чалов С.Р., Ермакова Е.С., Есин С.В.** Речные заломы: руслоформирующая и экологическая роль // Вестник Московского университета. Серия 5: География. 2010. № 6. С. 25–31.
- Чалова А.С., Чалов С.Р.** Общая характеристика русловых процессов // Опасные русловые процессы и среда обитания лососевых рыб на Камчатке / Под ред. С.Р. Чалова, В.Н. Лемана, А.С. Чаловой. М.: Издательство ВНИРО, 2014. С. 32–42.
- Compton J.E., Church M.R., Larned S.T., Hogsett W.E.** Nitrogen export from forested watersheds in the Oregon Coast Range: the role of N_2 -fixing red alder // Ecosystems. 2003. Vol. 6, № 8. P. 773–785.

- Helfield J.M., Naiman R.J.** Effects of salmon-derived nitrogen on riparian forest growth and implications for stream productivity // Ecology. 2001. Vol. 82, № 9. P. 2403–2409.
- Helfield J.M., Naiman R.J.** Salmon and alder as nitrogen sources to riparian forests in a boreal Alaskan watershed // Oecologia. 2002. Vol. 133, № 4. P. 573–582.
- Hilbig W.** Kommentierte Übersicht über die Pflanzengesellschaften und ihre höheren Syntaxa in der Mongolei // Feddes Repertorium. 2000. Vol. 111, № 1–2. P. 75–120.
- Huss-Dannel K.** Actinorhizal symbioses and their N₂ fixation // New Phytologist. 1997. Vol. 136, № 3. P. 375–405.
- Ishikawa S.** Ecological studies on the floodplain vegetation in the Tohoku and Hokkaido districts, Japan // Ecological review. 2003. Vol. 20. P. 73–114.
- Jarolimek I., Kolbek J.** Plant communities dominated by *Salix gracilistyla* in Korean Peninsula and Japan // Biologia. 2006. Vol. 61, № 1. P. 63–70.
- Kamisako M., Sannoh K., Kamitani T.** Does understory vegetation reflect the history of fluvial disturbance in a riparian forest? // Ecological Research. 2007. Vol. 22, № 1. P. 67–74.
- Kolbek J., Jarolimek I.** Vegetation of the northern Korean Peninsula: classification, ecology and distribution // Phytocoenologia. 2013. Vol. 43, № 3–4. P. 234–327.
- Kolbek J., Valachovic M., Ermakov N., Neuhauslova Z.** Comparison of forest syntaxa and types in Northeast Asia // Forest Vegetation of Northeast Asia. Eds. J. Kolbek, M. Srutek, E.O. Box. Springer Netherlands, 2003. P. 409–423.
- Morris M.R., Stanford J.A.** Floodplain succession and soil nitrogen accumulation on a salmon river in southwestern Kamchatka // Ecological Monographs. 2011. Vol. 81, № 1. P. 43–61.
- Nagasaka A., Nagasaka Yu., Ito K., Mano T., Yamanaka M., Katayama A., Sato Yo., Grankin A.L., Zdorikov A.I., Boronov G.A.** Contributions of salmon-derived nitrogen to riparian vegetation in the northwest Pacific region // Journal of Forest Research. 2006. Vol. 11, № 5. P. 377–382.
- Naiman R.J., Balian E.V., Bartz K.K., Bilby R.E., Latterell J.J.** Dead wood dynamics in stream ecosystems. General technical report PSW-GTR-181, USDA, Forest Service, Pacific Southwest Research Station, Albany, California. 2002a. P. 23–48.
- Naiman R.J., Bilby R.E., Schindler D.E., Helfield J.M.** Pacific salmon, nutrients, and the dynamics of freshwater and riparian ecosystems // Ecosystems. 2002b. Vol. 5, № 4. P. 399–417.
- Nakamura F., Shin N., Inahara S.** Shifting mosaic in maintaining diversity of floodplain tree species in the northern temperate zone of Japan // Forest Ecology and Management. 2007. Vol. 241, № 1–3. P. 28–38.
- Nakamura F., Yajima T., Kikuchi S.** Structure and composition of riparian fo-

rests with special reference to geomorphic site conditions along the Tokachi River, northern Japan // *Plant Ecology*. 1997. Vol. 133, № 2. P. 209–219.

Nakamura Yu., Murakami Yu., Song Yo.-C, Kawano K., Wang X., Suzuki S. Syntaxonomical study of river bank vegetation in Eastern China // *Eco-Habitat*. 2004. Vol. 11, № 1. P. 69–72.

Ohba T. Über die Vegetation des Kiyotsu-Tales, Zentral-Japan // Scientific report of the conservation in Kiyotsu river dam planning. Tokio: Nature Conservation Society of Japan, 1973. P. 57–102.

Ohba T. Vegetationskundliche Untersuchungen im Flussgebiet des Kakkonga // Reports of Nature Conservation Society of Japan. 1974. № 48. P. 150–196.

Ohno K. Vegetation-geographic evaluation of the syntaxonomic system of valley-bottom forests occurring in the cooltemperate zone of the Japanese Archipelago // *Ecology of Riparian Forests in Japan*. Eds. H. Sakio, T. Tamura. Springer Japan, 2008. P. 49–72.

Tobita H., Hasegawa S.F., Yazaki K., Komatsu M., Kitao M. Growth and N₂ fixation in an *Alnus hirsuta* (Turcz.) var. *sibirica* stand in Japan // *Journal of Biosciences*. 2013. Vol. 38, № 4. P. 761–776.

Upstream: Salmon and Society in the Pacific Northwest. Washington, D.C.: National Academy Press, 1996. 472 p.

Vegetation of Japan. Vol. 9 Hokkaido. Ed. A. Miyawaki A. Tokio: Shibundo, 1988. 563 p.

