

УДК 574:582.475.2(571.642–13)

АНАЛИЗ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ В СТАРЫХ ПОСАДКАХ ЛИСТВЕННИЦЫ (*LARIX LEPTOLEPIS*) С ЯРУСОМ БАМБУКА САХАЛИНСКОГО (*SASA KURILENSIS*) НА ЮГЕ САХАЛИНА

А. В. Галанин, Н. А. Василенко, В. А. Галанин, А. В. Недолужко

*Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток
E-mail: algalanin1@yandex.ru*

Приводятся результаты анализа структуры лиственничника с густым подлеском из бамбука на юге о. Сахалин, сформировавшегося из посадки лиственницы более чем полувекового возраста. Рассмотрена дифференциация особей лиственницы по толщине ствола, анализируется распределение их по ярусам древостоя и размещение в пределах постоянной пробной площади, рассчитаны межвидовые сопряженности лиственницы, некоторых видов трав и папоротников. Установлено, что синузия бамбука сильно угнетает все виды фитоценоза и препятствует возобновлению здесь древесных пород. Древостой на пробной площади одновозрастной, и в результате внутривидовой конкуренции в нем сформировалось несколько дискретных групп деревьев по толщине ствола. Анализ размещения совокупностей деревьев разных видов и разной толщины ствола показал, что в фитоценозе по мере его развития формируется более оптимальная структура и происходят негэнтропийные процессы.

Ключевые слова: растительность, эколого-ценотическая структура, лиственничный бамбуковый лес, бамбук курильский, южный Сахалин.

ВВЕДЕНИЕ

Леса о. Сахалин, несмотря на большое количество публикаций по флоре и растительности острова (Шмидт, 1874; Семягин, 1911; Ивашкевич, 1933; Kudo, 1924; Криштофович, 1930; Miyabe, Kudo, 1931; Кабанов, 1937, 1940; Sugawara, 1937–1940; Павлов, 1948; Толмачев, 1950, 1952, 1955, 1956, 1959; Власов, 1959; Попов, 1969, 1970; Агеенко и др., 1969; Агеенко, Клинцов, 1969; Дуплищев, 1970; Клинцов, 1970; Егорова, 1968, 1970; Пробатова, 1970; Черняева, 1970; Определитель..., 1974; Карташов, 1980; и др.), в эколого-ценотическом отношении исследованы недостаточно (Попов, 1969). Вообще прекрасный генетический и ботанико-географический анализ флоры Сахалина, выполненный М. Г. Поповым и А. И. Толмачевым, резко контрастирует со слабой эколого-ценотической изученностью растительного покрова острова. Исключением, пожалуй, являются только луга, весьма детально исследованные К. Д. Степановой (1955, 1961). Лесную растительность она подразделяла на шесть главных формаций: прирусловые пойменные леса, ольшаники, лиственничные и еловые леса на заболоченных участках долин, пихтово-еловые леса, каменисто-березовые леса, пихтово-еловые леса с примесью широколиственных по-

род. А. С. Агеенко с соавторами (1969) для Сахалина выделяют следующие основные группы лесов: елово-пихтовые зеленомошные, елово-пихтовые травяные, елово-пихтовые черничные, елово-пихтовые бамбуковые, лиственничные лишайниковые, лиственничные багульниковые, лиственничные сфагновые. Однако никаких детальных исследований в этих лесах не проводилось.

В частности, не вполне ясна ценотическая роль синузии бамбука. М. Г. Попов, например, отрицал существенную ценотическую активность бамбука по отношению к другим видам флоры южного Сахалина. Тем не менее даже самое поверхностное наблюдение в природе показывает, что там, где бамбук обилен, другие виды либо отсутствуют, либо находятся в подавленном состоянии. Практически нет никаких данных о роли бамбука в лиственничниках, отсутствуют достаточно надежные данные о распределении бамбука по типам местообитаний и растительным сообществам в пределах ландшафта. Исключением, пожалуй, является статья А. Н. Лашкова (1965), посвященная изучению противозрозионных свойств бамбука. Он считает, что этот вид «спасает» склоны сахалинских гор от эрозии во время сильных тайфунов.

Все ботаники, работавшие на острове, отмечают уникальность этого вида во флоре острова и обязательное присутствие его в растительном покрове, но редко кто уделяет бамбуку более одного-двух абзацев в своих публикациях. Действитель-

но, бамбук на Дальнем Востоке России является экзотическим растением, а его жизненная форма сильно отличается от жизненных форм всех других эдификаторов растительного покрова России. М. Г. Попов (1969) отмечал, что курильский бамбук саза первоначально был распространен на юго-западном побережье Сахалина, но вследствие разрушения лесной растительности человеком в XX столетии широко распространился по югу острова. А. Н. Лашков (1965) указывал, что на Сахалине бамбук принимает заметное участие на территории более 2,5 млн га.

Цель нашего исследования – изучение структуры древостоя посаженного лиственничного леса с хорошо развитым покровом из бамбука, закладка и описание постоянной пробной площади в лиственничнике бамбуковом на восточном макросклоне Западного хребта в южной части Сахалина для дальнейшего наблюдения за развитием этой эколого-фитоценотической системы.

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

М. Г. Попов (1969) относил бамбук курильский к низкорослым вечнозеленым злаковым кустарникам высотой до 2 м. Заросли курильского бамбука на юге Сахалина местами столь густы, что почти непроходимы. М. Г. Попов пишет: «Вовсе саза представляет истинное бедствие в южных районах Сахалина; на склонах она вытесняет луговые злаки, а сама не имеет ни пастбищного, ни сенокосного значения; на ровных широких речных террасах со щелюстными дренированными почвами, например на р. Лютоге, раскорчевка ее зарослей для получения пахотных земель требует огромного труда – так крепки и густы ее корневища» (1969. С. 66). Основной способ размножения бамбука – вегетативный: из спящих почек корневищ в их узлах образуются побеги, которые в короткий срок достигают высоты заросли и полного развития (Лашков, 1965).

Для о. Сахалин А. И. Толмачев (1959) и С. Сугавара (Sugawara, 1937) приводят шесть основных видов и форм бамбука: курильский бамбук обыкновенный (*Sasa kurilensis* (Rupr.) Mak. et Schib.), курильский бамбук Сугавары (*Sasa sugawarae* Nakai), курильский бамбук метельчатый (*Sasa paniculata* (Fr. Schm.) Mak. et Schib.), курильский бамбук волосистый (*Sasa pilosa* Nakai) и курильский бамбук тесийский (*Sasa tesionensis* Tatew.) Но В. Ю. Баркалов и А. А. Таран для Сахалина приводят 15 самостоятельных видов бамбука: *Sasa depauperata* (Takeda) Nakai, *S. hirta* (Koidz.) Tzvel., *S. kurilensis* (Rupr.) Makino, *S. makinoi* Nakai, *S. matsudae* Nakai, *S. megalophylla* Makino et Uchida, *S. nijimae* Tatew. et Nakai, *S. oseana* (Makino) Uchida, *S. palmata* (Marl. et Burb.) E. G. Camus, *S. rivularis* Nakai, *S. senanensis* (Franch. et Savat.) Rechd., *S. septentrionalis* Makino, *S. speculosa* (Fr. Schmidt) Makino, *S. tatewakiana* Makino, *S. tyuhgo-*

kensis Makino. Биология и экология этих видов довольно сходны, по всей вероятности, большая часть этих таксонов являются не более чем экотипами. Их видовой статус некоторыми систематиками подвергается сомнению.

Бамбучники накапливают большое количество сухого материала, поэтому легко загораются, но корневища сазы при пожаре не повреждаются. Выгорают все другие растения, а саза сохраняется. М. Г. Попов считал, что именно благодаря стойкости к пожарам и способности к интенсивному вегетативному размножению саза способна теснить все другие виды растений. Сухой бамбук горит, как порох, и огонь быстро распространяется по склону. Крутизна склонов, где распространены особенно густые заросли бамбука, осложняет применение техники, поэтому урон от лесных пожаров в бамбучниках огромен. А. П. Клинов (1970) отмечал, что лесные пожары на юге Сахалина убивают подрост и сильно тормозят возобновление лесной растительности. Цветение и плодоношение у бамбука не обильное, его цветы похожи на скудные метелки овса. Важнейшую роль в распространении этого вида играет вегетативное размножение.

В свежих ростках бамбука содержится 92,4% воды, 0,2 жиров, 1,9 белков, 0,7 углеводов, 4 клетчатки, 0,7% неорганических веществ. Калорийность 100 г молодых побегов около 12 ккал. В пищу можно использовать молодые побеги. Плотную многослойную оболочку с них снимают, а зелено-белую массу едят как в сыром, так и в вареном виде. Молодые побеги нарезают и жарят с мясом. Из них делают маринады. В походных условиях побеги бамбука отваривают в подсоленной воде и едят. Если же нет возможности развести огонь, то можно есть очищенные побеги сырыми.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Вдоль берегов в южной части о. Сахалин протягиваются средневысотные Западно-Сахалинские горы (г. Омор высотой 1330 м н. у. м.) и Восточно-Сахалинские горы (г. Лопатина, 1609 м н. у. м.), разделенные Тымь-Поронайским и Сусунайским долами. Гора Краснова, самая высокая вершина Приморской цепи Западно-Сахалинских гор на о. Сахалин высотой 1093 м н. у. м., представляет собой правильный куполовидный конус, образованный дацитовыми лавами.

Климат острова умеренно муссонный. Наиболее теплый месяц – август, наиболее холодный – январь (Агеев и др., 1969). Средняя температура января на юге острова от -6 до -10°C, августа – от +19 до +21°C. Среднегодовая температура +2,2°C. В горах выпадает до 1200 мм осадков в год, на равнинах – около 600 мм. Длительность вегетационного периода в окрестностях г. Южно-Сахалинск 170–180 дней, сумма температур выше +5°C за вегетационный период около 2300°C. Средняя продолжительность безморозного пери-

ода около 150–160 дней (Федоров, Юдина, 1970). Взаимодействие континентальных и морских (япономорских относительно теплых и охотоморских относительно холодных) воздушных масс, северных и южных воздушных потоков, сложный рельеф, в котором сочетаются горы и низменности, замкнутые котловины, – все это в совокупности приводит к разнообразию растительного покрова юга Сахалина, к присутствию в его составе северных и южных видов.

Перемешиванию южных и северных флор способствовала и бурная геологическая история Сахалина в плиоцен-плейстоценовое время (Крестов и др., 2004). Остров то соединялся с материком и о. Хоккайдо, то снова становился островом. Эти процессы, несомненно, стимулировали автохтонное видообразование.

Процессы почвообразования на Сахалине протекают в кислой среде. Почвы довольно богаты гумусом (Агеенко и др., 1969), на равнинах острова торфяно-подзолистые суглинистые, средне- и слабоподзолистые супесчаные, аллювиальные лугово-дерновые и лугово-глеевые; в горах – буротажные неоподзоленные и слабооподзоленные. Встречаются и горные подзолистые почвы.

По мере движения в горах сверху вниз заросли бамбука сменяются березняком из каменной березы, затем появляются хвойный лес и, наконец, заросли гигантских трав. У подножья гор развиты елово-пихтовые леса с примесью широколиственных древесных пород. На юго-западе Сахалина под пологом темнохвойного леса имеется ярус из курильского бамбука в виде подлеска. На склонах гор часто встречаются каменноберезовые леса из березы шерстистой (*Betula lanata*), а возле вершины – заросли кедрового стланика (*Pinus pumila*). Редкое сочетание темнохвойных деревьев с зарослями курильского бамбука типично для юга Сахалина, Южных Курил, Хоккайдо и Корейского полуострова и не повторяется более нигде на земном шаре.

В южной гористой части Сахалина господствует темнохвойная тайга из ели (*Picea jezoensis*) и пихты сахалинской (*Abies sachalinensis*). Лиственница и сосна обыкновенная на юге острова находятся вне зоны своего эколого-ценотического оптимума и встречаются в основном только в посадках, созданных в XX в. В средней части Сахалина в елово-пихтовых лесах на почве хорошо развит моховой покров, в древостое преобладает ель над пихтой. Особенностью темнохвойных лесов на юге острова является заметная примесь широколиственных деревьев: бархата сахалинского (*Phellodendron sachalinense*), ореха Зибольда (*Juglans ailanthifolia*), диморфанта (*Kalopanax septemlobum*), тиса остроконечного (*Taxus cuspidata*) и лиан: актинидии (*Actinidia kolomicta*, *A. arguta*), лимонника (*Schizandra chinensis*) и винограда (*Vitis coignetiae*). Под пологом лесов часто фор-

мируется растительный покров из папоротников. Буйные заросли высокотравья в долинных пойменных лесах, южные теплолюбивые травянистые растения и лианы, оплетающие стволы и ветви хвойных деревьев, вечнозеленые кустарники, густые заросли курильского бамбука (*Sasa kurilensis* s.l.) придают тайге острова особый колорит.

А. И. Толмачев (1959) считал, что растительность Сахалина имеет ярко выраженные черты охотского типа и ее следует определять как «южно-охотскую». В системе геоботанического районирования Сахалина, выполненного А. И. Толмачевым (1955), наша пробная площадь расположена в пределах Центрального (Южносахалинского) горного геоботанического района в подзоне темнохвойных лесов с примесью широколиственных пород.

В исследовании в равной степени участвовали все авторы данной статьи, а также Д. А. Галанин, обеспечивший полевой отряд автотранспортом и участвовавший в выборе участка для закладки пробной площади. Работа выполнена благодаря гранту Президиума ДВО РАН на проведение ботанической экспедиции на о. Сахалин.

МЕТОДЫ

После серии рекогносцировочных поездок по окрестностям г. Южно-Сахалинска нами был выбран участок посаженного в конце 30-х гг. лиственничного леса с мощным покровом из бамбука. Этот участок (фото 1, 2, рис. 1) легко доступен

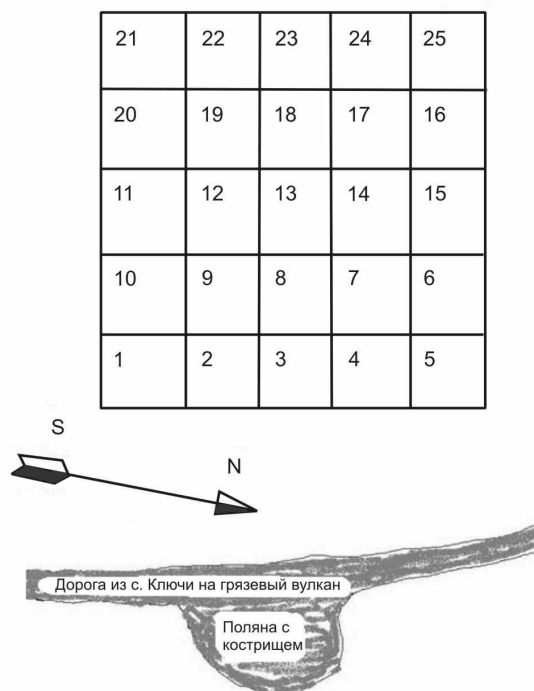


Рис. 1. Лесной массив из лиственницы с подлеском из бамбука

Fig. 1. Larch stand with bamboo undergrowth over the study area



Фото 1. Лиственничник бамбуковый

Photo 1. Larch bamboo forest



Фото 2. Леса в окрестностях с. Ключи

Photo 2. Forests in vicinities of Klyuchi town

для последующих ревизий, пробная площадь надежно маркирована на местности угловыми столбиками и кольями, разграничивающими квадраты размерами 10×10 м, на которые разбита площадь. Все квадраты пронумерованы. Каждому дереву присвоен номер, который белой краской нанесен на кору на высоте 1,3 м. Все деревья, а также особи возобновления и подроста нанесены на план. Каждое дерево отнесено к определенному виду и ярусу древостоя. В перечетной ведомости указана толщина деревьев на высоте 1,3 м от поверхности земли, охарактеризовано состояние (сухое, полусухое, обломанное, нормальной жизнеспособности). Толщину деревьев измеряли с помо-

щью мерной ленты, при этом определяли длину окружности ствола на высоте 1,3 м в миллиметрах; диаметр ствола рассчитывали по соответствующей формуле, связывающей диаметр с длиной окружности. Выполнен перечень всех видов сосудистых растений на каждом квадрате, при этом визуальное по 5-балльной шкале оценивалось обилие видов на квадратах. На каждом квадрате визуальное оценивалось проективное покрытие основных растительных синуз (см. таблицу). При этом к одной синузе мы относили все особи растений со сходной жизненной формой. Результаты заносились в базу данных, построенную с помощью программы Excel. Все расчеты выполнены с помощью этой программы. Более детально методика полевых работ по закладке постоянных пробных площадей изложена в наших публикациях (Галанин и др., 2002; Галанин, 2003; Галанин, Беликович, 2004).

Возраст деревьев измерялся на спилах, для чего было взято 9 стволов в непосредственной близости от пробной площади, растущих в той же ассоциации. Эти деревья были спилены местными жителями и не вывезены.

МАТЕРИАЛЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры постоянной пробной площади (пп-сах 1) 50×50 м. Тип леса – лиственничник бамбуковый (см. фото 1). Лес саженный, посадки лиственницы были проведены здесь японцами в конце

30-х гг. на месте сплошных рубок. Коренным типом леса на месте посадок является пихтово-еловый разнотравно-кустарниковый с примесью широколиственных пород и подлеском из курильского бамбука. Дата закладки площади 14–17 сентября 2005 г. Авторы: Н. А. Василенко, А. В. Галанин, В. А. Галанин, А. В. Недолужко.

Площадь расположена в окрестностях с. Ключи, примерно в 2 км на северо-запад от села по дороге на Грязевой вулкан и в 8 км от вулкана, в 40 м к югу от дороги (см. рис. 1). Высота над уровнем моря составляет 258 м. Координаты центра площади, определенные с помощью спутниковой навигации: 47°05'13,2" с. ш. и 142°37'26,5" в. д.

Распределение видов и характеристика ценопопуляций по квадратам на пп-сах1 в 2005 г.

Distribution of species and quadrat-based description of coenotic populations over the constant sample plot, southern Sakhalin, 2005

Названия видов, параметры	Номера квадратов 10 × 10 м в пределах пробной площади пп-сах1																								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Полнота древостоя по Дитерлиху	15	10	13	18	12	19	15	14	17	16	15	15	16	19	12	14	16	13	18	14	11	12	16	12	11
<i>Larix leptolepis</i> Cjrd.	5	4	5	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5	4	4	5	4	4
<i>Picea jezoensis</i> (Siebold et Zucc.) Carr.		1		1											1	2	1	1		1	1	1	1	2	1
<i>Betula lanata</i> (Regel) V. Vassil.	1		1	1	1	1	1					1			1	1	1	1	1	1		1	1		1
<i>Pinus</i> sp. (сухостой)											1							1					1		
<i>Sorbus aucuparia</i> L. (= <i>S. sibirica</i> Hedl.)												1		1	1			1	1		1	1			
<i>Acer ukurunduense</i> Trautv. et Mey. sp.															1										
<i>Actinidia kolomikta</i> (Maxim.) Maxim.		2	1	1	1	1	1				1	1		1					1		2	1			
<i>Ribes</i> sp.	1																								
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.			1																						
<i>Eleuterococcus senticosus</i> (Rupr. et Maxim.) Maxim.					1																				
<i>Sambucus racemosa</i> L. ssp. <i>sieboldiana</i> (Miq.) Hara											1														
<i>Sasa kurilensis</i> (Rupr.) Maxino et Schibata	4	4	5	5	5	5	5	5	5	3	3	5	5	6	6	6	6	6	6	7	6	7	6	6	7
<i>Chamaeperyclimenum canadense</i> (L.) Aschers. et Graebn.	4	3				1		1	1	3	2	2			1		1		1	1	2			1	
<i>Lycopodium juniperoideum</i> Sw.																							1		
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	3	1	1					1	1	3	3	3							1	1					
<i>Athyrium spinulosum</i> (Maxim.) Milde	3	4							4	5	5	2								2					
<i>Dryopteris phegopteris</i> (L.) C. Chr.										1	1														
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn		2	1		2			1					1						1		1				1
<i>Matteucia orientalis</i> (Yook.) Trev.	1																				1				
<i>Majanthemum dilatatum</i> (Woord.) Nels. et Macbr.	2	3	2	1			1	1	2	2	2	1	1			1									
<i>Cimicifuga simplex</i> Wormsk.	2	1		1						1											1				
<i>Cacalia hastata</i> L.	1	1										1													
<i>Paris verticillata</i> Bieb.	1		1						1	1															
<i>Carex nervata</i> Franch. et Sav.	2	1		1			1	2	2	2	2	2	1					1	2	2	1				
<i>Calamagrostis</i> sp.			1	1	1	1																			
<i>Trillium smallii</i> Maxim.	1												1						1						
<i>Asarum heterotropoides</i> F. Schm.	1	1	1	1	1	1	1	2	2		1	1						1	1		1	1	1	1	
<i>Sonchus arenicola</i> Worosch.		1	1						1			1	1					1							
<i>Anemone debilis</i> Fisch. ex Turcz.				1							1											1			
<i>Artemisia koidzumii</i> Nakai							1	1	1			1	1	1							1				
<i>Epipactis papillosa</i> Franch. et Sav.								1		1															
<i>Solidago decurrens</i> Lour.								1		1									1						1
<i>Lilium medeoloides</i> A. Gray										1		1													
<i>Heracleum dulce</i> Fisch.										1															
<i>Senecio cannabifolius</i> Less.																					1				

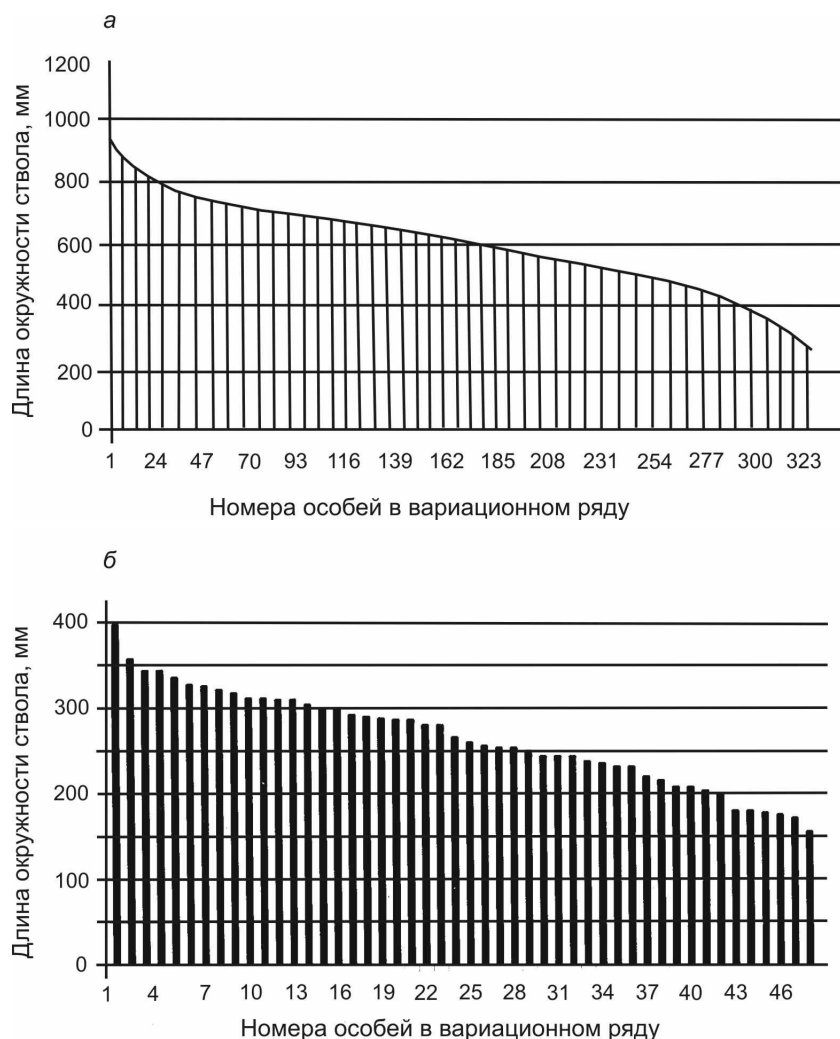


Рис. 2. Вариационные ряды деревьев на пп-сах 1 в 2005 г.: а – живых особей лиственницы, б – сухих. Пояснения в тексте

Fig. 2. Static tree series over the constant sample plot, 2005: (a) are the sets of living trees varying values; (б) are the sets of dead trees varying values. Explanations are given in the text

Положение в рельефе: верхняя выположенная часть невысокого отрога горного хребта, уклон 4–5°, экспозиция юго-юго-восточная. В микрорельефе ярко выражена бугорковатость, высота бугров примерно 50–100 см и поперечник 1,5–3,0 м, они часто несколько вытянуты вдоль по склону. Там, где склон круче, бугры выше и западины между ними глубже. Западины до 100 см шириной. Почва супесчаная с мелким щебнем слабогумусированная (бурозем), не оподзоленная. Горизонт A_0 состоит из мертвой хвои, полуразложившихся листьев и веточек, его мощность на вершинах бугров до 2–3 см, а в западинах до 5–7 см. Горизонт A_1 темный, интенсивно гумусированный, мощностью 2–4 см на буграх и 3–7 см в западинах. Горизонт B_1 – суглинок светлого желтовато-коричневого цвета, не содержит гумуса. Прослеживается на глубину более 50 см, насыщен корнями. Увлажнение нормальное атмосферное и

за счет таяния снега весной. Микрорельеф образован за счет смыва почвы тальными и дождевыми водами, которые, стекая по склону, огибают деревья. Таким образом, все деревья оказываются на вершинах бугров, а в понижениях деревьев нет. На более крутых участках склона смыв почвы более интенсивен, поэтому бугры выше и сильнее вытянуты. К такому же выводу в свое время пришел А. Н. Лашков (1965), изучавший защитную роль зарослей бамбука в южной части Сахалина.

Древостой практически одноярусный, деревья второго яруса по высоте нечетко отличаются от деревьев первого яруса, деревья третьего яруса большей частью либо усохшие, либо усыхающие. Формула древостоя – $10Л+Бш+П$. Высота деревьев первого яруса 12–18 м, второго – 8–12 м, третьего – 3–12 м. Третий ярус выражен плохо или совсем не выражен. Сомкнутость крон первого и второго ярусов вместе более 70%, сквозистость полога соответственно около 30%. Древостой лиственницы одновозрастной. Кроны лиственниц начинаются на высоте 10–12 м от поверхности земли, кроны пихт – 1–4 м. На площади и рядом с ней имеется 9 пней лиственницы,

возможно, спиленных местными жителями для хозяйственных нужд, их стволы оставлены на площади. Возраст древостоя, определенный по этим спилам, составляет 65–70 лет.

Лиственница в возобновлении и подросте отсутствует. В подросте встречается небольшое количество особей пихты, но возобновления пихты нами не обнаружено. Береза на площади также сейчас не возобновляется. По всей вероятности, возобновления лиственницы в результате самосева не происходило. Возраст тонких и толстых деревьев лиственницы на площади почти одинаковый. Это подтвердил подсчет годичного прироста у 9 особей разной толщины по спилам. Возобновление березы самосевом очень слабое. Кроме лиственницы, березы и пихты, на площади имеется несколько усохших сосен, возраст которых примерно такой же, как и у лиственниц. Сосны были выса-



Рис. 3. Частотные распределения деревьев в зависимости от длины окружности ствола на пп-сах 1 в 2005 г.: а – живые особи лиственницы; б – живые и мертвые. Обозначения и пояснения в тексте

Fig. 3. Tree frequency versus the trunk circuit over the constant sample plot, 2005: (a) are the living larch trees; (b) are both the living and dead larch trees. Explanations are given in the text

жены при посадке лиственниц, но они отстали в росте от лиственниц и, не выдержав конкуренции с ними, усохли примерно 8–10 лет назад. Массив посаженной в те же годы сосны расположен примерно в 500 м от пробной площади, там сосна не усохла, хотя ее жизнеспособность далеко не лучшая.

Синузиальное сложение растительности охарактеризовано в таблице, где приведены характеристики всех основных ценопопуляций на каждом из 25 квадратов. Квадраты размерами 10×10 м являются постоянными, на местности они размечены обтесанными кольями. На рис. 1 показано положение пп-сах 1 относительно дороги и приведена нумерация квадратов. На площади отчетливо выражены следующие синузии, выделенные по характеру жизненных форм растений, составляющих синузию: 1 – лиственницы (сомкнутость крон 70–80%); 2 – бамбука (проективное покрытие 70–90(100)%); 3а – мелких папоротников (проективное покрытие в среднем 10%); 3б – осики (проективное покрытие в среднем 10%); 4 – мелкого раз-

нотравья (дерен канадский, майник, копытень), проективное покрытие менее 5%; 5 – лишайников-эпифитов (проективное покрытие стволов деревьев лишайниками в среднем 3–5%). Синузии крупнотравья, крупных папоротников и зеленых мхов на площади не выражены, хотя отдельные особи этих жизненных форм здесь встречаются.

На рис. 2 приведены вариационные ряды деревьев и их частотные распределения в зависимости от толщины ствола. Вариационные ряды живых и мертвых деревьев изображены в виде столбчатых диаграмм, форма которых является одной из характеристик древостоя. Так, например, вогнутый характер вариационного ряда живых особей говорит о прогрессирующем характере ценопопуляции, о том, что она интенсивно пополняется молодыми особями из возобновления и подроста. Среди многочисленных тонких особей в этом случае имеет место жесткая конкуренция за ресурсы местообитания, из-за чего только малая часть тонких особей имеет шанс стать лидерами. Если же вариационный ряд живых деревьев на пробной площади выпуклый, то это значит,

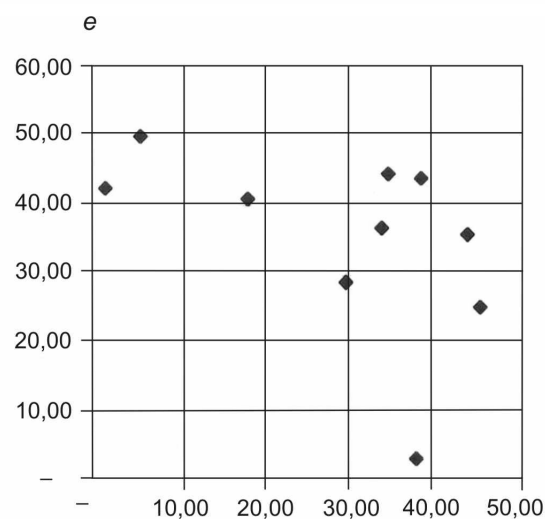
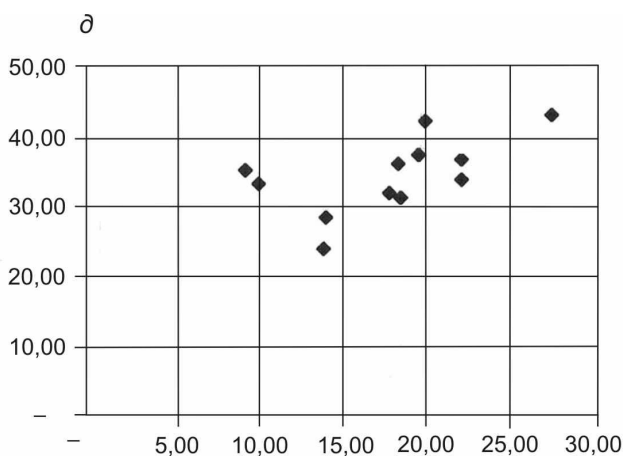
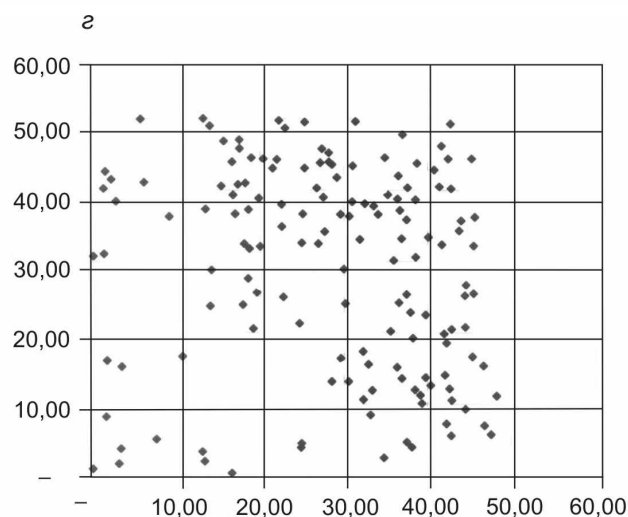
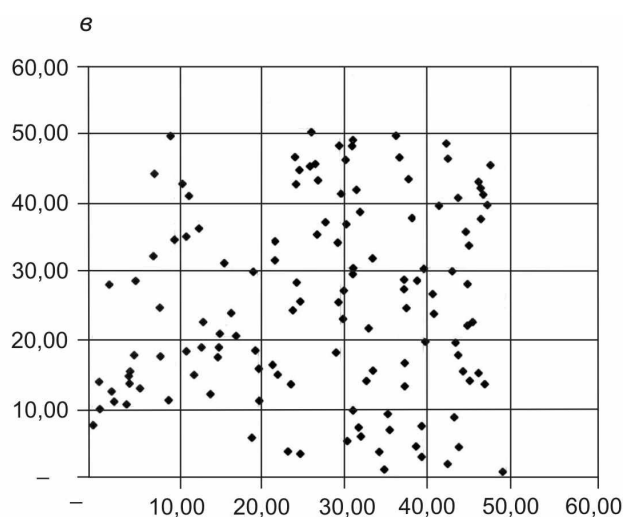
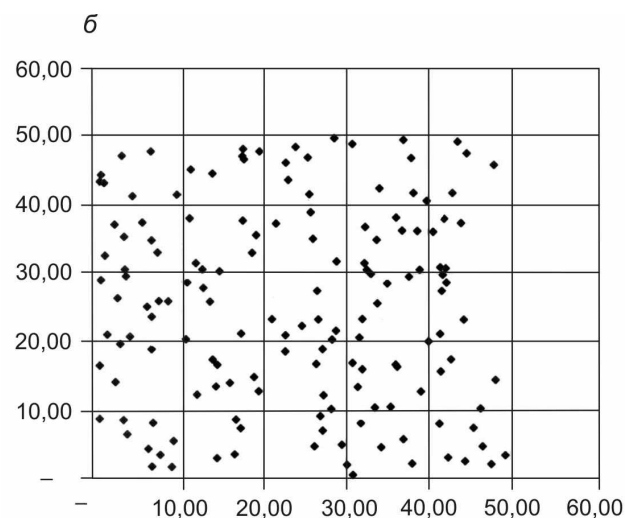
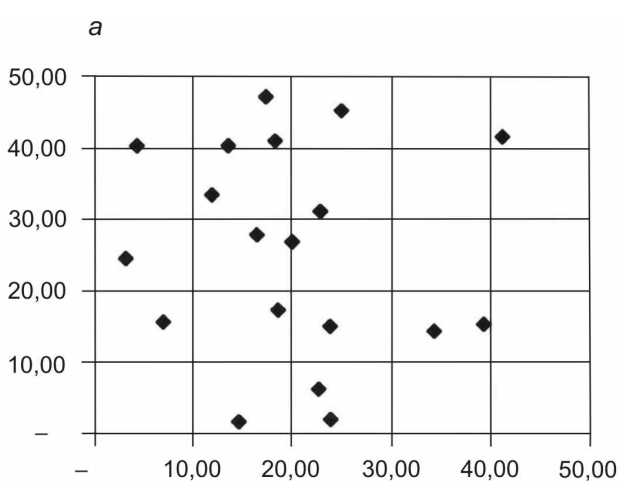
что тонкие особи здесь в дефиците и по мере выпадения толстых особей лидеров их место порой занять просто некому. В результате такая ценопопуляция со временем деградирует.

На рис. 2 мы видим, что вариационный ряд живых особей лиственницы на пп-сах 1 имеет сложную форму. В правой части он выпуклый, а в левой вогнутый. Это значит, что данная ценопопуляция испытывает заметный дефицит в тонкомерной части. В толстомерной же части пока все обстоит нормально. Особей средней толщины вполне достаточно, чтобы в случае выпадения толстых особей лидеров заменить их. Однако пройдет 2–3 десятилетия, и сегодняшний дефицит подроста лиственницы скажется на левой части вариационного ряда деревьев. Этот ряд со временем станет более выпуклым.

Анализ вариационного ряда сухих особей лиственницы (см. рис. 2) показывает, что на площади усыхают особи тонкомера, сильно отставшие в росте в результате внутривидовой конкуренции.

Напомним, что на данной площади все особи, независимо от их толщины, имеют примерно равный возраст. На слабую корреляцию между толщиной деревьев и их возрастом в лесах юга Сахалина указывают, в частности, А. С. Агеенко и А. П. Клинцов (1969). В диапазоне значений длины окружности ствола сухих особей от 150 до 350 мм вариационный ряд аппроксимируется прямой линией – не вогнутый, но и не выпуклый.

Частотные распределения деревьев на пп-сах I в зависимости от их толщины (рис. 3) имеют форму деформированных кривых практически биномиального статистического распределения. Теоретические сглаженные кривые распределений, полученные путем обработки эмпирических данных в программе Excel, изображены на рис. 3 тонкими линиями, а эмпирические (наблюдаемые) – толстыми. Планки доверительных интервалов на



эмпирических кривых распределений, построенные при вероятности ошибки менее 0,5, показывают, что деформации эмпирических кривых достоверны. На рис. 3 видно, что планки пяти деформаций кривой эмпирического распределения не касаются сглаженной кривой, моделирующей это распределение.

Деформированный характер кривой статистического распределения одновозрастных особей лиственницы на пп-сах I говорит о том, что в результате внутривидовой конкуренции произошло разделение особей на три достоверно дискретные группы по толщине ствола. Одна группа – это суперлидеры с длиной окружности ствола более 850 мм. Таких особей в ценопопуляции мало, на рис. 4 показано их распределение по пробной площади. Следующая группа – особи-лидеры с длиной окружности ствола более 600 мм, но менее 750 мм. В ценопопуляции это самая многочисленная группа. Распределение особей этой группы также приведено на рис. 4. К третьей группе относятся особи с длиной окружности ствола более 450 мм, но менее 550 мм. Это – особи, заметно отставшие в росте настолько, что часть из них принадлежит не первому, а второму ярусу древостоя. Отставших в росте особей в ценопопуляции много, но все же меньше, чем особей-лидеров. Четвертую группу образовали тонкомерные особи с длиной окружности ствола более 300 мм, но менее 400 мм. Этих особей в ценопопуляции мало.

Объединив живые и мертвые особи лиственницы, мы получаем статистическое распределение (см. рис. 3), еще более деформированное, чем распределение только одних живых деревьев. Усыхание и отмирание особей тонкомера несколько сгладило деформации кривой статистического распределения живых деревьев в зависимости от толщины ствола. Можно предположить, что по мере роста особей лиственницы на пп-сах I ценопопуляция ее сначала разделилась на две группы – лидеров и отстающих. Затем среди лидеров про-

изошло разделение на суперлидеров и лидеров, а среди отстающих начался процесс отпада, и эта группа разделилась на отстающих и отмирающих.

Анализ вариационного ряда деревьев на пп-сах I показал, что ценопопуляция лиственницы здесь неустойчива и по мере старения особей должна прекратить свое существование. Подроста и возобновления лиственницы, чтобы поддерживать данную ценопопуляцию, здесь совсем нет, хотя лиственница на площади уже давно дает семена. Анализ кривой статистического распределения особей в зависимости от толщины ствола также говорит о том, что ценопопуляция лиственницы на пп-сах I не имеет перспективы на будущее. В одновозрастных древостоях при жесткой внутривидовой конкуренции происходит закономерная дифференциация особей на дискретные группы по их ценотической мощности, выраженной в нашем случае толщиной ствола. Этот процесс мы обнаружили и при анализе древостоев кедра корейского, пихты белокорой и ели аянской на постоянных пробных площадях в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике (Галанин и др., 2002; Галанин, 2003; Галанин, Беликович, 2004). По всей вероятности, разделение ценопопуляции доминанта и эдификатора на дискретные группы по эколого-ценотической мощности можно рассматривать как процесс самоорганизации фитоценоза. В этом случае увеличивается биоразнообразие сообщества, а каждая группа деревьев «уходит» в свою экологическую нишу.

Анализ распределения видов с учетом их обилия по квадратам на пп-сах I показал, что площадь ценотически неоднородна, несмотря на визуальную одинаковость растительности на всех 25 квадратах. Корреляции между массовыми видами по их обилию на квадратах в ряде случаев достоверны. Так, высокие отрицательные корреляции ($r = -0,7$) связывают бамбук с дереном канадским, папоротником гимнокарпиумом и цимицифугой. Слабыми ($r = -0,2$), но отрицательными связями

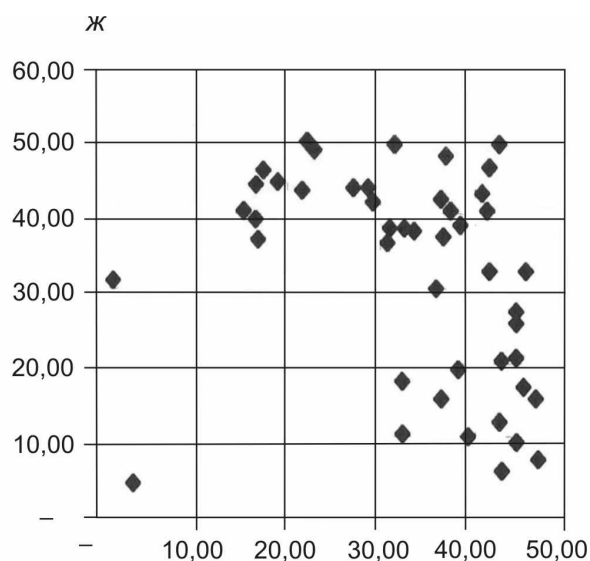


Рис. 4. Размещение деревьев разных видов и лиственниц разной толщины в пределах пп-сах в 2005 г.: а – суперлидеры (лиственница); б – лидеры (лиственница); в – отставшие в росте лиственницы; г – угнетенные лиственницы; д – сосна; е – ель; ж – береза

Fig. 4. Distribution of different tree species and larch trees over the constant sample plot, 2005: (a) superleader trees; (b) leader trees; (c) trees retarded in their growth; (d) depressed trees; (e) Scotch pine trees; (e) fir trees; (ж) birch trees

бамбук связан с осокой, копытнем и цимицифугой. Довольно высокая положительная ($r = +0,5$) корреляция связывает синюзию лиственницы с гимнокарпиумом и копытнем. С дереном, майником и кочедыжником синюзия лиственницы связана слабой отрицательной корреляцией ($r = 0,2$). Высокая ($r = +0,7$) положительная корреляция имеет место между дереном и орляком, дереном и майником, дереном и актинидией, а слабая отрицательная ($r = -0,2$) – между дереном и осокой, дереном и копытнем. Гимнокарпиум слабо положительно ($r = +0,3$) скоррелирован с осокой и кочедыжником, но слабо отрицательно с копытнем и майником ($r = -0,2$). При повторности $n = 25$ достоверными являются коэффициенты корреляции, имеющие значения ($-0,4 > r < +0,4$). Корреляционный анализ позволяет сделать вывод о несовместимости в данном фитоценозе синюзии бамбука и всех остальных видов данного фитоценоза, включая и ценопопуляцию основного доминанта – лиственницы даурской.

Анализ попарного сходства растительности квадратов в пределах пп-сах1, выполненный методом графов (рис. 5), показал, что только на квадратах с номерами 1, 2, 10 и 11 растительность существенно отличается от растительности на остальных квадратах. Все остальные квадраты по

набору видов с учетом их обилий на квадратах оказались весьма сходны между собой, они объединились в один кластер с двумя слабообособленными ядрами. Такая структура графа подтверждается и визуальными наблюдениями. Ведь квадраты 1, 2, 10 и 11 примыкают друг к другу и образуют пятно в начальном углу пробной площади. Только здесь на этих квадратах ценопопуляции дерена, папоротников и осоки более или менее выражены, на остальных квадратах абсолютно господствует бамбук. Квадраты 8 и 9 также несколько выделяются на фоне основного кластера. Это говорит о некотором своеобразии растительности на этих квадратах, однако это своеобразие меньше, чем у растительности на квадратах 1, 2, 10 и 11.

Анализ распределения особей деревьев в пределах пробной площади (см. рис. 4) также говорит о некоторой эколого-ценотической неоднородности этой площади. Так, особи-суперлидеры лиственницы расположены в основном в «задней» стороне площади, а отстающих и тонкомера больше в «передней». Неравномерно по площади распределены и отмершие особи сосны обыкновенной, березы каменной и пихты. По всей вероятности, это связано с чуть большей крутизной склона в «задней» части площади, несколько большим скоплением снега и большей глубиной промоин. Хотя следует отметить, что и роль случайности в возникновении ценотических флуктуаций снимать со счета не следует.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Наше исследование предполагает длительное слежение за ценотическими эффектами и эколого-ценотическими процессами в растительном покрове южного Сахалина. В будущем мы намерены заложить постоянные пробные площади и в других лесных формациях, создав, таким образом, на юге острова систему для длительного ботанического мониторинга. Эта первая публикация показывает, насколько информативным является метод постоянных пробных площадей для анализа не только структуры растительности, но и ее динамики.

Лиственница на юге о. Сахалин находится южнее границы распространения лиственничников. Наша пробная площадь пп-сах1 заложена в старых довоенных посадках (Власов, 1959), сделанных на месте сплошных рубок и пожара. Через некоторое время после посадки лиственницы этот участок, вероятно, был захвачен агрессивной популяцией бамбука, которая в настоящее время ценотически полностью контролирует данную экосистему. Относительно сквозистый полог лиственницы пропускает света вполне достаточно для буйного роста бамбука. В подземной сфере лиственница также оставляет бамбуку достаточ-

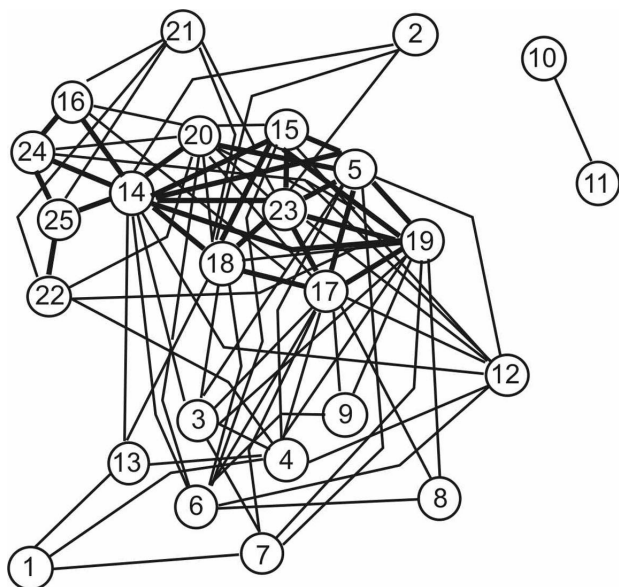


Рис. 5. Граф сходства квадратов пп-сах1. Кругами с номерами обозначены квадраты в пределах пробной площади. Толщина линий, связывающих квадраты, пропорциональна величине их флористического сходства. Остальные пояснения в тексте

Fig. 5. The similarity graph for constant sample plot squares. The numbered circles designate squares within the sample area. Square-connecting lines are proportional to their floristic similarity. Other explanations are given in the text

но воды и минеральных веществ для его роста и развития. О том, что бамбук очень хорошо развивается под пологом культур лиственницы, указывал и А. Н. Лашков (1965).

В будущем возможны два сценария развития данной экосистемы. Первый – бамбук накапливает большое количество сухого горючего вещества, затем случается сильный пожар, в результате которого гибнет лиственница. На пожарище возобновляются береза, пихта и ель. Бамбук после пожара также восстанавливает свою популяцию, но постепенно под пологом растущих темнохвойных пород позиции его ослабевают. В результате через 100–150 лет на месте существующего сегодня лиственничника возникает пихтово-еловый с бамбуком устойчивый фитоценоз. Второй сценарий таков – пожара не происходит, но пихта медленно и постепенно внедряется под полог лиственницы. По мере роста она все более успешно конкурирует с бамбуком, ослабляя его позиции и тем самым способствуя возобновлению пихты и ели. Результат развития по этому сценарию тот же самый, но на его реализацию потребуется времени значительно больше – 200–250 лет.

ЛИТЕРАТУРА

- Агеев А. С., Клинов А. П. Леса о. Сахалин и Курилы // Леса Дальнего Востока. – М. : Лесн. пром-сть, 1969. – С. 228–263.
- Агеев А. С., Клинов А. П., Попов Н. А. и др. Леса Сахалинской области // Леса СССР. – М. : Наука, 1969. – С. 668–700.
- Власов С. Т. Леса Сахалина. – Южно-Сахалинск : Кн. изд-во, 1959. – 108 с.
- Галанин А. В. Мониторинг растительного покрова: состояние проблемы, основные понятия, элементы теории и некоторые результаты // Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий российского Дальнего Востока. – Владивосток : БСИ ДВО РАН, 2003. – С. 5–15.
- Галанин А. В., Беликович А. В. Постоянные геоботанические пробные площади Сохондинского биосферного заповедника. – Чита : Поиск, 2004. – 228 с.
- Галанин А. В., Беликович А. В., Галанина И. А. Анализ растительности лиственнично-березового леса в долине р. Агуца // Растительный и животный мир Сохондинского биосферного заповедника. – Чита ; Владивосток : БПИ ДВО РАН; БСИ ДВО РАН; СГБЗ, 2002. – С. 34–52.
- Дуплищев И. Д. Изученность лесов Сахалинской области и основные направления дальнейших лесоводственных исследований // Биологические ресурсы острова Сахалин и Курильских островов. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1970. – С. 41–46.
- Егорова Е. М. К характеристике эндемиков флоры Сахалина // Тр. Сахалин. комплекс. науч.-исслед. инта. – 1968. – Вып. 19. – С. 160–168.
- Егорова Е. М. К эколого-географической характеристике скальной флоры Сахалина и Курильских островов // Биологические ресурсы острова Сахалин и Курильских островов. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1970. – С. 77–83.
- Ивашикевич Б. А. Дальневосточные леса и их промышленная будущность. – Владивосток : Дальгиз, 1933. – 168 с.
- Кабанов Н. Е. Материалы к флоре Советского Сахалина // Тр. Дальневост. филиала АН СССР. Сер. ботан. – 1937. – Т. 2. – С. 801–877.
- Кабанов Н. Е. Лесная растительность Советского Сахалина. – Владивосток, 1940. – 212 с.
- Карташов Ю. Г. К классификации сахалинских лесов на типологической основе // Изучение и использование растительных ресурсов Сахалина и юга Приморья. – Южно-Сахалинск : ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 110–120.
- Клинов А. П. Пути рационального использования лесных ресурсов Сахалинской области // Биол. ресурсы острова Сахалин и Курильских островов. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1970. – С. 47–51.
- Крестов П. В., Баркалов В. Ю., Таран А. А. Ботанико-географическое районирование острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин : Материалы междунар. сахалин. проекта. – Владивосток : Дальнаука, 2004. – Ч. 1. – С. 67–92.
- Криштофович А. Н. Находка *Hymenophyllum wrightii* на острове Сахалин // Изв. Главн. ботан. сада. – 1930. – 29. – С. 3–4.
- Лашков А. Н. Защитная роль зарослей курильского бамбука // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1965. – № 6. – С. 97–106.
- Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. – Л. : Наука, 1974. – 370 с.
- Павлов Н. В. Ботаническая география СССР. – Алма-Ата : Изд-во АН Казахской ССР, 1948. – 704 с.
- Попов М. Г. Растительный мир Сахалина. – М. : Наука, 1969. – 136 с.
- Попов М. Г. Осоки Сахалина и Курильских островов. – М. : Наука, 1970. – 138 с.
- Пробатова Н. С. Итоги изучения мятликов (*Poa* L.) Сахалина и Курильских островов // Биологические ресурсы острова Сахалин и Курильских островов. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1970. – С. 91–95.
- Семягин М. Е. Описание растительности Охотского побережья о-ва Сахалина // Материалы к исслед. колонизации Азиатской России. – СПб., 1911. – Вып. 3.
- Степанова К. Д. Луга южной части Сахалина. – М. ; Л. : АН СССР, 1955. – 133 с.
- Степанова К. Д. Луга острова Сахалина и вопросы их улучшения. – М. ; Л. : АН СССР, 1961. – 99 с.
- Толмачев А. И. О высокогорной флоре горы Лопатина (о. Сахалин) // Ботан. журн. – 1950. – Т. 35, № 4. – С. 343–354.
- Толмачев А. И. О высокогорной флоре Поронайской цепи на Сахалине // Ботан. журн. – 1952. – Т. 37, № 4. – С. 488–495.
- Толмачев А. И. Геоботаническое районирование острова Сахалин. – М. ; Л. : АН СССР, 1955. – 79 с.
- Толмачев А. И. Деревья, кустарники и деревянистые лианы Сахалина. – М. ; Л. : АН СССР, 1956. – 172 с.
- Толмачев А. И. О флоре острова Сахалин // Комаровские чтения. – М. ; Л. : АН СССР, 1959. – Вып. 22. – 102 с.

Федоров И. С., Юдина Т. П. Термические ресурсы и особенности теплового режима вегетационного периода юга Сахалина // Биол. ресурсы острова Сахалин и Курильских островов. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1970. – С. 23–38.

Черняева А. М. Полезные растения Сахалина и Курильских островов // Там же. – С. 115–125.

Шмидт Ф. Б. Сахалинская флора // Тр. Сиб. экспедиции Рус. Географ. о-ва. Физ. отд. Т. 2. Ботаническая часть. – 1874. – С. 85–236.

Kudo Y. A contribution to our knowledge on the flora of Northern Saghalien // J. Coll. Agric. Hokkaido Univ. – 1924. – Vol. 12, No. 1. – P. 1–68.

Miyabe K., Kudo Y. Flora of Hokkaido and Saghalien. 2 // J. Fac. Agric. Hokkaido Univ. – 1931. – Vol. 26. – P. 81–278.

Sugawara Sh. Illustrated Flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. – 1937–1940. – Vol. 2. – P. 505–970; Vol. 3, p. 971–1438; Vol. 4, p. 1439–1957. – (In Japanese).

Поступила в редакцию 20.03.2006 г.

THE ENVIRONMENTAL AND COENOTIC CHARACTERISTICS OF BAMBOO LARCH FOREST (*LARIX LEPTOLEPIS* + *SASA KURILENSIS*) IN SOUTHERN SAKHALIN

A. V. Galanin, N. A. Vasilenko, V. A. Galanin, A. V. Nedoluzhko

This paper presents the results of structure analysis of a larch stand with a dense bamboo undergrowth, that was planted in the south of Sakhalin Island in the mid-1950ies. The individual larch trees were examined in terms of their trunk thickness, stand layer distribution and availability within the same study area. Besides this, the interspecies relationships were established for larch, some herbs and ferns. Through these studies, bamboo was shown to have intensely suppressed all other species and prevented tree forms from renewal. Throughout the study area, the tree stand is of the same age, and, due to the intraspecies competition, a few discrete groups have formed featured by different tree thickness. Tree communities differing by their tree species and thickness of tree trunks were examined; according to the obtained results, the phytocoenosis structure tends to its optimum and is associated with negentropic processes.

Key words: vegetation, coenotic structure, larch bamboo forest, Kuril bamboo, southern Sakhalin.