

УДК 574.34:634.0.228:633.878.32:502.478(571.56)
<https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-2-303-312>

Оригинальная статья

Состав, структура и динамика тополевых лесов национального парка «Ленские Столбы»

А. П. Исаев[✉], Л. П. Габышева, А. П. Ефимова

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Российская Федерация
[✉]llp77@yandex.ru

Аннотация

Приведены результаты исследований тополевых лесов национального парка «Ленские Столбы». Детальных работ по изучению тополевых лесов парка до настоящей работы не было, были только представлены общие характеристики и краткие описания типов леса. В статье приведена подробная таксационная характеристика древостоев, проанализирована экологическая структура флоры тополевых лесов, сделан анализ динамики развития пойменной растительности, прослежен сукцессионный ряд на участках пойм рек Буотамы, Куранах и Лабыйа национального парка. На разных возрастных стадиях тополя образуемые им леса представляют собой серийные (временные) типы, закономерно развивающиеся в направлении: топольник редкотравный, разнотравно-хвощовый, разнотравно-вейниково-хвощовый (на стадии молодняка) → топольник разнотравно-кустарниковый (средневозрастной, приспевающий лес) → топольник крупнотравно-кустарниковый с елью и лиственницей (приспевающий, спелый, перестойный лес). По мере выхода из поемного режима развитие топольников неизбежно заканчивается сменой хвойными лесами. С распадом перестойного тополевого древостоя на его месте формируются еловые и лиственнично-еловые с березой леса. Топелевые леса на территории национального парка «Ленские Столбы» характеризуются высокой производительностью, древостои развиваются по нормам III–IV классов бонитета. Лесотаксационные исследования топольников позволили оценить взаимозависимость ряда их морфометрических характеристик. Корреляционный анализ подтвердил наличие достоверных зависимостей между отдельными таксационными показателями. Материалы статьи дополняют информацию о флоре и растительности национального парка «Ленские Столбы», а также всех тополевых лесов Якутии и могут быть основой для оценки дальнейшей динамики растительности тополевых лесов парка.

Ключевые слова: тополь душистый, *Populus suaveolens*, национальный парк «Ленские Столбы», сукцессии, экогенетический ряд лесной растительности

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по проекту «Растительный покров криолитозоны таежной Якутии: биоразнообразие, средообразующие функции, охрана и рациональное использование» (тема № 121012190038-0) и проекту «Причинно-следственные основы динамики почвенного покрова и наземных экосистем криолитозоны на территории распространения легких пород в Центральной Якутии для разработки фундаментальных основ охраны квазиравновесных криоксерогенных территорий» (тема № 0297-2021-0026; ЕГИСУ НИОКТР № АААА-А21-121012190036-6) и с применением оборудования ЦКП ФИЦ «ЯНЦ СО РАН» (грант № 13.ЦКП.21.0016).

Для цитирования: Исаев А.П., Габышева Л.П., Ефимова А.П. Состав, структура и динамика тополевых лесов национального парка «Ленские Столбы». *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2024;29(2):303–312. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-2-303-312>

Original article

Composition, structure and dynamics of poplar forests in the Lena Pillars National Park

Alexander P. Isaev[✉], Lyudmila P. Gabysheva, Aytalina P. Efimova

Institute for Biological Problems of Cryolithozone,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russian Federation
[✉]llp77@yandex.ru

Abstract

This article presents the findings from research conducted on poplar forests within the Lena Pillars National Park. Prior to this study, there had been no detailed research on the poplar forests in the park; only general characteristics

and brief descriptions of forest types were available. The article provides a comprehensive description of tree stands, analyzes the ecological structure of the flora in poplar forests, examines the dynamics of floodplain vegetation, and traces the succession series in the floodplains of the Buotama, Kuranakh, and Labyya rivers within the National Park. At different stages of development, the forests formed by the poplar tree stand are serial (temporary) types, naturally progressing from rare-herb association, mix herb + *Equisetum pretense* + *Calamagrostis langsdorffii* (in young poplar stands) → mix herb + shrubs (middle-aged stands, ripening stands) → tall herb + shrub associations with spruce and larch (in ripening, and overmature forests). As the floodplain emerges, the development of poplar forests inevitably transitions to being replaced by coniferous forests. When the overmature poplar tree stand collapses, spruce and larch-spruce and birch forests form in its place. Poplar forests in the Lena Pillars National Park are characterized by high productivity; forest stands develop according to Bonitat classes 3–4. Research on the taxation of poplar forests has allowed for the evaluation of the interdependence of different morphometric traits of poplar trees. The correlation has verified the existence of consistent relationships between specific tax indicators. The findings from the study will contribute to understanding the plant life and vegetation in Lena Pillars National Park and the poplar forests of Yakutia. This data can be used to evaluate how the vegetation in the park's poplar forests may change in the future.

Keywords: Poplar, *Populus suaveolens*, Lena Pillars National Park, succession, ecogenetic series of forest vegetation

Funding. This study was conducted within the state assignment of the Ministry of Higher Education and Science of the Russian Federation under the projects: “Vegetation of the permafrost zone of the taiga Yakutia: biodiversity, environment-forming functions, protection and rational use” (theme No. FWRS-2021-0023, registration No. AAAA-A21-121012190038-0), “Causal foundations of the dynamics of soil cover and terrestrial ecosystems in the permafrost zone in the territory of distribution of sandy soils in Central Yakutia” (theme No. 0297-2021-0026; registration No. AAAA-A21-121012190036-6) using the equipment provided by Core Shared Research Facilities of the Federal Research Centre “The Yakut Scientific Centre SB RAS” (grant No. 13.CSRF.21.0016).

For citation: Isaev A.P., Gabysheva L.P., Efimova A.P. Composition, structure and dynamics of poplar forests in the Lena Pillars National Park. *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2024;29(2):303–312. (In Russ.); <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-2-303-312>

Введение

Национальный парк «Ленские Столбы» является первой особо охраняемой территорией этой категории в Республике Саха (Якутия). Он организован в 1995 г. как национальный парк республиканского подчинения. В 2012 г. парк включен в Список объектов всемирного наследия ЮНЕСКО. С 2019 г. в целях сохранения природных комплексов и объектов в долине р. Лена на его базе образован одноименный национальный парк федерального значения.

С 60-х годов прошлого столетия проводятся исследования на территории парка, с 80–90-х годов активно ведутся научно-исследовательские работы по изучению геологии, почвенного покрова, растительности, животного мира. Тем не менее, публикаций о лесной растительности парка недостаточно. Ранее были проведены эпизодические исследования и краткие экспедиционные маршруты, которые дали лишь общие представления о лесном покрове парка [1, 2]. При обосновании создания парка было произведено картирование лесной растительности [3]. Результаты исследований опубликованы в виде сборников научных трудов «Национальный природный парк “Ленские Столбы”: геология, почвы, растительность, животный мир, охрана и исполь-

зование» [4] и «Природный парк “Ленские Столбы”: прошлое, настоящее и будущее» [5].

Национальный парк (НП) «Ленские Столбы» занимает площадь 1217,941 тыс. га. Общая площадь лесов парка составляет 428,5 тыс. га. Лесистость весьма высока – по данным учета лесного фонда она составляет 90 %. В лесном покрове преобладает лиственница – 88 %, на сосну приходится 3,5, на ельники и березняки – 8 % [3]. Участие тополевых лесов в покрове совсем незначительно. Они выступают как своеобразный элемент интразональной растительности и в сочетании с ивняками, ельниками, лугами дополняют общую картину природы парка. Топольевые леса являются ценными кормовыми угодьями для диких животных в течение всего года [6]. На территории парка топольники, как и во всей Центральной Якутии, редки и до настоящего времени остаются слабо изученными. С целью исследования их состава, структуры и динамики нами проведены обследования тополевых лесов в национальном парке «Ленские Столбы».

Материалы и методы исследований

В 2000–2003 гг. нами обследованы топольевые леса в устье рек Буотама, Куранах, Лабыйа и Синая на территории НП «Ленские Столбы». Поле-

вые исследования проведены с использованием общепринятых лесоводственно-геоботанических методов [7, 8] с закладкой пробных площадей, с описанием растительности и картированием древостоя. Общие лесоводственно-геоботанические описания лесной растительности выполнялись на площадках 200–400 м². Для понимания пространственной дифференциации лесного покрова изучение проводилось путем закладки эколого-геоботанических профилей по поперечнику пойм. В определении растений использованы «Определитель высших растений Якутии» [9, 10], отдельные тома «Флоры Сибири» [11–13]. В камеральный период проведены обработка собранных полевых материалов, сбор данных по теме исследования в гербарных фондах ИБПК СО РАН и других научных учреждений. Номенклатура высших сосудистых растений дана по «Конспекту флоры Якутии» [14], листостебельных мхов – по монографии «Разнообразие растительного мира Якутии» [15].

Результаты и обсуждение

Территория НП «Ленские Столбы» располагается на Центрально-Якутской аккумулятивной низменной равнине с переходом на юге в невысокую пластовую равнину высотой 100–250 м. Климат резко-континентальный, засушливый, с осадками 190–220 мм в год, характеризуется большой абсолютной амплитудой колебания температур, достигающей рекордных значений 100 °С. Продолжительность вегетационного периода составляет 125 дней. Территория исследований характеризуется распространением многолетней мерзлоты. Мерзлота ограничивает процессы почвообразования, оставляя небольшой деятельный слой. Глубина оттаивания почв составляет 0,3–2,8 м и зависит от механического состава почв, напочвенного покрова, древесной растительности, от крутизны и экспозиции склонов.

Для почв характерны большая пестрота и частое чередование почвенных разностей. Наиболее распространены мерзлотные боровые супесчаные слабооподзоленные и оподзоленные почвы под сосновыми и лиственничными насаждениями сухих мест произрастания; мерзлотные таежные слабо и средне оподзоленные почвы, мерзлотные таежные слабо и средне оподзоленные почвы и мерзлотные таежные палево-слабоосолоделые почвы.

Леса, образованные топодем душистым, в пределах среднетаежной подзоны Якутии редки и

занимают небольшие площади [16]. Несмотря на незначительное распространение, топольники выполняют важные почвозащитные, противоэрозионные и водорегулирующие функции, являются ценными ягодными угодьями и нуждаются в повсеместной охране. Они встречаются в долине Алдана и его притоков, в поймах правобережных притоков р. Лена. На левобережье последней топольники почти отсутствуют, лишь в долине р. Виллой встречаются одиночные деревья или их небольшие группы. Топольные сообщества преимущественно приурочены к низким, средним и высоким поймам рек, что объясняется рядом причин. Во-первых, это связано с особенностями семенного размножения тополя, требующего для прорастания семян и развития самосева почти полуторамесячного переувлажнения поверхности почвы [17], а во-вторых, с особенностями корневой системы — наличием мощного, глубоко проникающего в грунт главного редкостороннего корня, развивающегося лишь в условиях глубокого оттаивания мерзлоты [18].

Возникновение топольников связано с первичным заселением свежих песчано-галечных аллювиев с невысоким содержанием иловатых фракций и со сменой ивняков, чозенников в процессе экогенеза пойменной растительности в долинах горных и горно-равнинных рек Якутии [1, 16]. Тополь душистый как пионерная порода образует насаждения, которые представляют собой первые стадии экогенетического процесса. Он растет медленнее ив и чозений, при этом значительно долговечнее их, поэтому в местах совместного произрастания чозениевые и ивовые леса постепенно замещаются чистыми тополевыми.

В типологическом отношении топольники бедны. Л.Н. Тюлина [19] в среднем течении р. Учур выделяла «топольник с подлеском из свидины», на реках Мая, Юдома – топольники редкотравный, хвощово-свидиновый. У И.П. Щербакова [20] приводится характеристика «топольника с чозенией хвощевого», описанного за пределами среднетаежной подзоны (в Верхнеколымском улусе Республики Саха) и близкого по основным показателям к топольникам среднетаежной подзоны Якутии.

На территории НП «Ленские Столбы» чистые топольники встречаются на высокой пойме р. Буотама в ее среднем и нижнем течении, на устьевых расширениях небольших речек (р. Лабыйа), а также неширокой узкой полосой вдоль береговой линии р. Синяя. Характерно, что круп-

ных лесных массивов тополь не образует, он произрастает, как правило, узкими сообществами вдоль русла или в виде небольших групповых насаждений различных конфигураций у выпуклых меандр. В среднем течении р. Буотама нами был описан зрелый топольник хвощово-крупнотравно-кустарниковый, представляющий собой один из этапов формирования топольников в ходе сукцессионного развития пойменной растительности. Участки этого типа леса встречаются вдоль реки (ленточно-островное размещение) на хорошо дренируемых песчано-галечных отложениях [16].

Для характеристики особенностей структурной организации тополевых древостоев национального парка «Ленские столбы» приведем пример топольника хвощово-крупнотравно-кустарникового, произрастающего на приустьевом участке левобережья р. Лабыйа (61°02'16" с.ш., 127°21'89" в.д., табл. 1). Для рощ этого типа леса характерны чистые (9Т1Е) или с небольшой примесью ели сибирской, нередко – крупных экземпляров ив (и. росистой, и. удской, и. прутьевидной), высокосомкнутые (0,8–1,0) древостои. Пространственная структура древостоя изученного топольника свидетельствует о высокой сомкнутости крон, как в вертикальном профиле (рис. 1, а), так и в горизонтальной проекции – 0,9–1,0 (рис. 1, б). Древостой двухъярусный. Деревья верхнего яруса крупные и стройные, высо-

та в возрасте 80 (120) лет 16,7 (20) м при диаметре стволов 19,4 (40) см, кроны развитые, густые, с хорошим облиствением. Протяженность крон у деревьев верхнего яруса превышает 9 м. Тополевая часть второго яруса представлена поколением 40(60)-летних деревьев высотой 7,5 (9) м, толщиной стволов 7,4 (10) м. В составе древостоя в исследованном лесном массиве в виде примеси и в качестве немногочисленного подроста встречается ель сибирская (рис. 2). В возрасте 40–60 лет ее высота составляет 4 (10,5) м при диаметре ствола 4,8 (11) см. Роль ели в сложении древостоев возрастает лишь по достижении тополем перестойного возраста.

Характерная черта тополя в условиях Якутии – неспособность к самовосстановлению под материнским пологом, т. е. леса, образованные ею, существуют, как правило, лишь одно поколение древостоя. Семена тополя бедны эндоспермом, поэтому для выживания и успешного закрепления всходов необходимы открытые аллювиальные субстраты без живого напочвенного покрова с достаточным освещением. Под материнским пологом такие условия обычно отсутствуют, в результате возобновление тополя становится невозможным. Как исключение из правил, в некоторых случаях может иметь место своеобразное омоложение, обновление тополевых древостоев. Подобное возможно лишь на хорошо освещенных

Таблица 1

Таксационная характеристика древостоя топольника хвощово-крупнотравно-кустарникового на территории НП «Ленские столбы» (устье р. Лабыйа)

Table 1

**Taxation characteristics of the poplar trees
near the mouth of the Labyia River (Lena Pillars National Park)**

Ярусы	Сомкнутость	Число стволов на 1 га	Состав	Господствующая высота, м	Максимальная высота, м	Высота прикрепления кроны, м	Господствующий диаметр, см	Максимальный диаметр, см	Сумма площадей сечения, м ² /га	Запас древесины м ³ /га	Возраст, лет	Бонитет	Средний прирост в высоту, м	Средний прирост в толщину, см	Средний прирост по запасу, м ³ /га
Тополь душистый															
1	0,9	1250	8,5Т	16,7±0,3	20	7,6±0,5	19,4±1,2	40	40,3	272	80 (120)	III-IV	0,21	0,24	3,40
2	0,4	650	0,5Т	7,5±0,3	9	4,2±0,4	7,4±0,5	10	2,9	16	40 (80)	IV	0,19	0,19	0,40
Всего	0,9	1900	9,0Т	16,7±0,3	20	6,5±0,4	19,4	40	43,2	288	80 (120)	IV-V	0,20	0,24	3,60
Ель сибирская															
2	-	650	1,0Е	4,0±0,7	10,5	0,9±0,2	4,8±0,7	11	1,5	34	60 (100)	Va	0,07	0,08	0,57
По всем породам															
Итого	1,0	2550	9Т1Е	16,7	20	5,4±0,4	19,4	40	44,7	322	80	III-IV	0,21	0,24	4,03

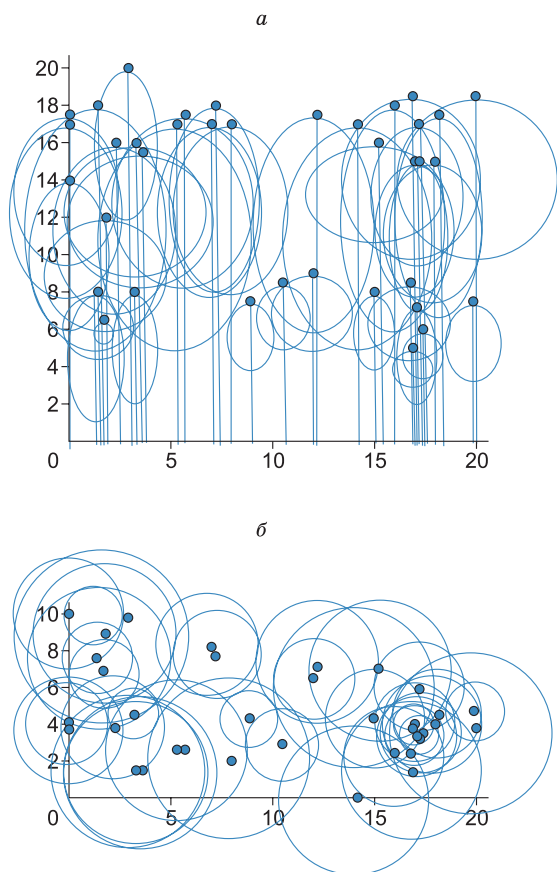


Рис. 1. Вертикальный профиль (а) и горизонтальная проекция крон (б) тополевой части древостоя хвощово-крупнотравно-кустарникового топольника (устье р. Лабыйя)

Fig. 1. Vertical profile (a) and horizontal projection of the crowns (b) of the poplar trees at the mouth of the Labyia River (Lena Pillars National Park)

местах, в полуденное время не попадающих под тень противоположного крутого берега и высоких скал. Суть явления заключается в том, что иногда во время бурных весенних паводков под зрелыми топольниками происходит частичное переотложение илистого, песчаного аллювия, что приводит к появлению нового слоя свежего субстрата. При стечении других благоприятных факторов такие случаи могут способствовать возникновению в прибрежной зоне второго поколения тополя под материнским пологом, причем они всегда имеют групповое расположение, произрастая в границах нанесенного слоя аллювия и в освещенных «окнах», прогалинах. Изредка встречающиеся двухъярусные тополевые древостои (см. рис. 1, а), очевидно, являются следствием подобных случаев. Кроме того, тополь душистый имеет свойство образовывать поросли и корневые отпрыски, соответственно, груп-

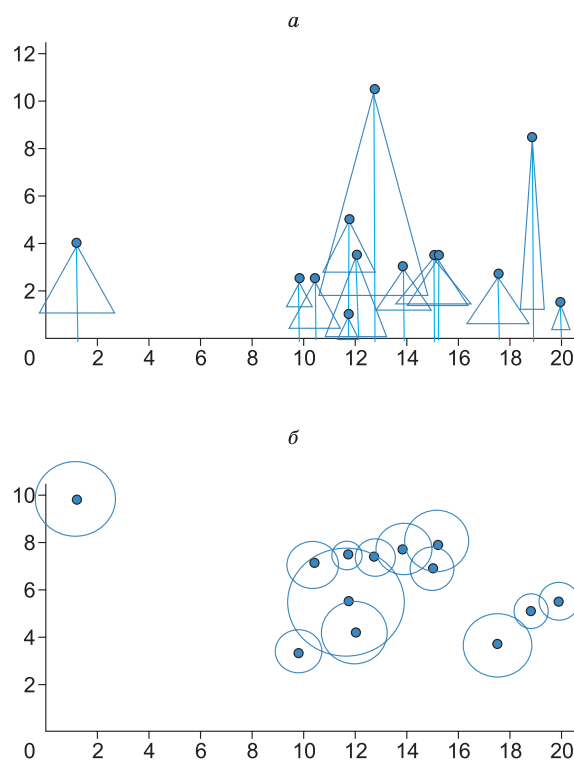


Рис. 2. Вертикальный профиль (а) и горизонтальная проекция крон (б) еловой части древостоя хвощово-крупнотравно-кустарникового топольника (устье р. Лабыйя)

Fig. 2. Vertical profile (a) and horizontal projection of the crowns (b) of the spruce trees at the mouth of the Labyia River (Lena Pillars National Park)

повое расположение также может быть обусловлено вегетативным происхождением деревьев.

Леса высокопроизводительные, древостои развиваются по нормам III–IV классов бонитета. В топольнике в устье р. Лабыйя запас древесины оценивался в 322 м³/га при сумме площадей сечения 43,2 м²/га. Средний прирост в высоту составил 21 см в год, в толщину – 0,24 см, по запасу древесины прирост тополевой части древостоя оценивался в среднем в 3,4 м³/га в год. Как показывает сравнение, на севере Якутии эти показатели ниже, на юге выше. По данным А.М. Бойченко, А.П. Исаева [21], в долине среднего течения р. Колымы запас древесины тополя достигал 160–180 м³/га, леса характеризовались III классом бонитета, высота стволов была до 20 м, диаметр – до 60 см. На устьях притоков р. Учур, по сведениям Л.Н. Тюлиной, тополь характеризовался I классом бонитета и высоким запасом

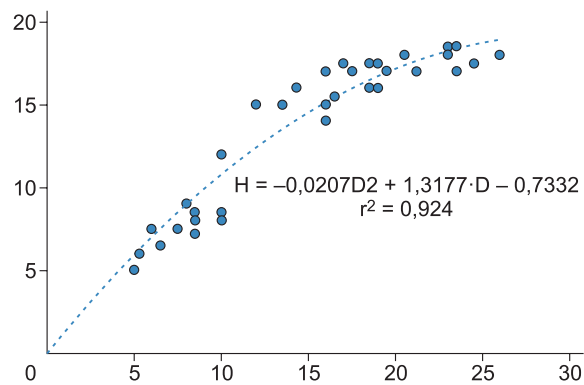


Рис. 3. Зависимость высоты ствола тополя (H, м) от толщины ствола (D, см) в хвощово-крупнотравно-кустарниковом топольнике, НП «Ленские Столбы», устье р. Лабыйя

Fig. 3. Correlation between the height of poplar tree trunks (H, measured in meters) and the diameter of the trunk (D, measured in centimeters) at the mouth of the Labyia River (Lena Pillars National Park)

древесины – 406 м³/га [19]. В поймах рек Мая и Юдома средний годичный прирост древостоя колебался от 2,2 до 3,5 м³/га [22].

Проведенные измерения морфометрических показателей древостоя позволили оценить имеющуюся взаимозависимость ряда таксационных характеристик исследованного топольника (рис. 3). Корреляционный анализ также подтвердил наличие достоверных зависимостей между отдельными таксационными показателями (табл. 2): высокая степень зависимости выявлена между высотой и диаметром ствола ($r = 0,88$), высотой и суммой площадей сечения ($r = 0,72$), суммой площадей сечения и запасом древесины ($r = 0,97$). Коэффициент корреляции остальных пар показателей ниже ($r = 0,51–0,59$).

Небольшие размеры образуемых тополем лесных массивов обуславливают экотонный характер сообществ, что предопределяет проникновение под полог леса различных экологических групп растений. Основу флористического состава растительного покрова зрелых топольников, как правило, составляют типичные луговые виды растений (рис. 4, а). Часто доминирует хвощ луговой, к которому обычно ближе к опушкам примешивается хвощ полевой. В травостое обильно и равномерно произрастают луговые злаки (вейник Лангсдорфа, арктополевица тростниковидная, костер сибирский). Экотонный характер лесного сообщества подчеркивается обилием видов лугового крупнотравья (какалия копьевидная, живокость высокая, аконит Кузнецова, вероника длиннолистная, крестовник дубравный, латук сибирский, крапива узколистная, тысячелистник обыкновенный, кровохлебка аптечная, василистники простой и малый, лилия пенсильванская и др.). Большинство растений светолюбивы, но и доля сциофитов значительна, что указывает на мозаичное освещение при высокой сомкнутости древостоя и подлеска (рис. 4, б). В составе флоры господствует мезофильно-гигрофильная группа видов (рис. 4, в). Роль ксерофитов незначительна, но они все же присутствуют, что указывает на некоторую нестабильность увлажнения – в середине вегетационного периода на приподнятых участках микрорельефа часто происходит иссушение верхних слоев почвы. Мхи не образуют выраженного покрова, редко встречаются *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sanionia uncinata*, *Climacium dendroides*, виды родов *Splachnum* и др. Лишайники, как правило, представлены лишь эпифитными видами.

Таблица 2

Корреляционная связь (r) между таксационными показателями тополевой части древостоя хвощово-крупнотравно-кустарникового топольника. НП «Ленские столбы», устье р. Лабыйя

Table 2

Correlation (r) between taxation characteristics of the poplar trees at the mouth of the Labyia River (Lena Pillars National Park)

Таксационный показатель	H	Hкр	D	ΣSсеч	V
Высота ствола (H)		0,59	0,88	0,72	0,59
Высота прикрепления кроны (Hкр)	0,59		0,57	0,53	0,51
Диаметр ствола (D)	0,88	0,57		–	0,51
Сумма площадей сечения (ΣSсеч)	0,72	0,53	–		0,97
Запас древесины (V)	0,59	0,51	0,51	0,97	

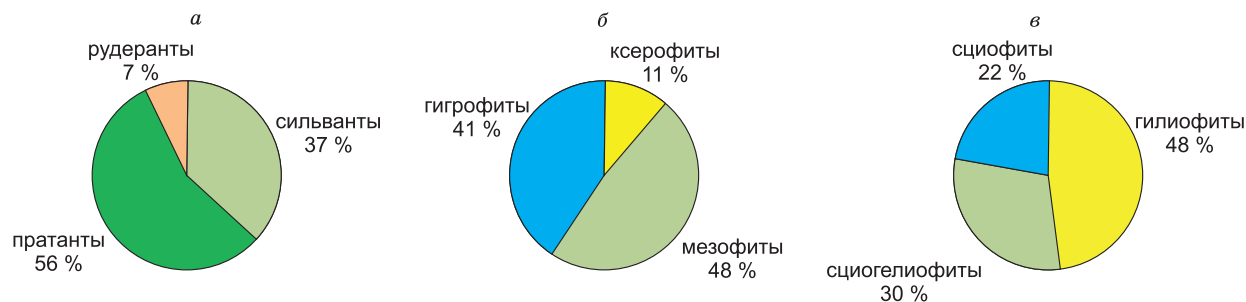


Рис. 4. Экологическая структура (%) флоры топольника: а – состав ценоморфа; б – состав гелиоморфа; в – ксероморфный состав

Fig. 4. Composition of ecological groups of the flora found in the poplar forest within the Lena Pillars National Park: а – composition of plants by coenotic groups; б – composition of plants based on phototropism; в – composition of plants based on ecotop moisture levels

В поймах рек Буотама, Куранах и Лабыйа нами прослежен сукцессионный ряд лесной растительности, где доминирующую роль играет тополь. Семеношение у него происходит ежегодно в начале лета. Лет семян, как правило, совпадает со временем схода полых вод. Сеянцы появляются на свежих илисто-песчано-галечных отложениях низких пойм наряду со всходами ив росистой (*Salix rorida*), прутьевидной (*S. viminalis*), удской и ольхи волосистой (*Alnus hirsuta*). В первые годы травяной покров практически отсутствует, наблюдаются лишь единичные гигрофильные растения. Эта редкотравная стадия сукцессии короткая, протекает лишь несколько лет. Затем начинается активный сингенез корневищного лугового разнотравья, злаков и постепенное накопление мертвого покрова, главным образом, из опада тополя, ольхи и ив. По достижении смешанным молодняком высоты 3–4 м травяной покров еще мозаичен, проективное покрытие – от 5 до 35 %. В нем чаще господствуют *Equisetum arvense*, *Calamagrostis langsdorffii*, встречается с небольшим обилием и высоким постоянством мезофильное луговое разнотравье: *Vicia cracca*, *Artemisia tanacetifolia*, *A. dracunculus*, *A. vulgaris*, *Astragalus* sp., *Valeriana alternifolia*, *V. capitata*, *Astra sibirica*, *Anemone sylvestris*, *Viola biflora*, *Moerhingia lateriflora*, *Castilleja rubra*, *Gallium boreale*, *G. dauricum*, *Lathyrus humilis*, *Campanula glomerata*, *Sanguisorba officinalis*, *Ranunculus* sp., *Veronica longifolia*. Из злаков, кроме вейника, характерны *Bromopsis sibirica*, *Poa pratensis*. В это время уже появляются первые всходы кустарников и хвойных (*Larix cajanderi*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*), а также лиственных (*Betula pendula*, *Padus avium*) деревьев. Быстрый рост, высокое светолюбие, мощное развитие крон и корневых

систем обеспечивают тополию главенство в лесном фитоценозе, поэтому на первых стадиях сукцессий подрост хвойных пород все же единичен, появляющиеся в первые годы сеянцы большей частью погибают. Подобная обстановка складывается на стадии разнотравно-хвощового, разнотравно-вейниково-хвощового топольника.

С течением сукцессионного времени постепенно формируется 2-ярусный подлесок, в котором верхний ярус сложен *Salix rorida*, *S. viminalis*, *S. dasyclados*, *S. pyrolifolia*, *Swida alba*, *Crataegus dahurica*, нижний ярус образуют *Rosa acicularis*, *Spiraea media*, *Rubus matsumuranus*, *Sorbaria sorbifolia*, *Ribes triste*, *S. rhamnifolia*. С появлением кустарников и с развитием подрост хвойных в напочвенном покрове появляется типичный вид из свиты хвойных лесов *Linnaea borealis*. Моховой покров постепенно развивается, в нем характерны пятнистость, неравномерность, проективное покрытие в среднем 5–10 %, иногда достигает 40 %. Чаще доминируют *Sanionia uncinata*, *Pleurosimium shreberii*. Этот период можно охарактеризовать как разнотравно-кустарниковая стадия топольника. К этому времени тополевым древостой достигает среднего возраста, и, как правило, под ним массово появляется благонадежный подрост ели, лиственницы.

Дальнейшее развитие тополевых лесов приводит к господству в травяном покрове крупнотравных видов, что являет собой последнюю стадию тополевых сукцессий – крупнотравно-кустарниковую. Разнотравье так же сохраняет свою позицию, но роль крупнотравья становится выше, что свидетельствует об относительном увеличении плодородия почв за счет многолетнего накопления опада, стабилизации режима увлажнения из-за выхода из сферы ежегодного за-

ливания полыми водами. Кустарники получают еще большее развитие, сомкнутость полога повышается, и в этой ситуации в нижних ярусах травяного покрова выживают лишь относительно теневыносливые виды. В это время молодняк хвойных пород уже выходит в древостой и начинает играть заметную роль. Со временем ель и лиственница, разрастаясь, расширяя свое влияние, в том числе повышая напряженность корневой конкуренции, заглушают тополь, и к моменту перестойности тополевого древостоя начинается распадаться. Лиственница как более светолюбивый вид в этих сообществах находится в сравнительно угнетенном состоянии, кроны узкие, несимметричные и чаще приурочены к «окнам», прогалинам. С течением времени на месте топольников формируются еловые и смешанные лиственнично-еловые с березой леса. Ель сибирская как кальцефил здесь находится в оптимальных условиях для своего роста и развития – почвы здесь часто имеют щелочную реакцию, так как с находящихся вблизи известковых пород активно смыываются карбонаты.

Таким образом, на разных возрастных стадиях тополя душистого образуются им леса представляют собой серийные типы, закономерно развивающиеся в направлении: топольник редкотравный, разнотравно-хвощовый, разнотравно-вейниково-хвощовый (на стадии молодняка) → топольник разнотравно-кустарниковый (средневозрастный, приспевающий лес) → топольник крупнотравно-кустарниковый с елью и лиственницей (приспевающий, спелый, перестойный лес).

Заключение

Леса из тополя душистого (*Populus suaveolens*) являются одними из пионерных формаций на галечных, песчано-галечных аллювиях горных, горно-равнинных рек и играют важную роль в экогенетической динамике долинных лесов. На территории НП «Ленские Столбы» в поймах рек Буотама, Куранах и Лабыя прослежен сукцессионный ряд лесной растительности, где доминирующую роль играет тополь. На разных возрастных стадиях тополя образуются им леса представляют собой серийные типы, закономерно развивающиеся в направлении: топольник редкотравный, разнотравно-хвощовый, разнотравно-вейниково-хвощовый (на стадии молодняка) → топольник разнотравно-кустарниковый (средневозрастный, приспевающий лес) → топольник крупнотравно-кустарниковый с елью и

лиственницей (приспевающий, спелый, перестойный лес). По мере выхода из поемного режима развитие топольников неизбежно заканчивается смешанной хвойными лесами – с распадом перестойного тополевого древостоя на его месте полноценное развитие получают еловые и лиственнично-еловые с березой леса. Топелевые леса на территории НП «Ленские Столбы» характеризуются высокой производительностью, древостой развиваются по нормам III–IV классов бонитета. Морфометрические исследования древостоя позволили оценить взаимозависимость ряда таксационных характеристик топольников. Корреляционный анализ подтвердил наличие достоверных зависимостей между отдельными таксационными показателями.

Список литературы / References

1. Тимофеев П.А. Лесная растительность НПП «Ленские Столбы». В кн.: Соломонов Н.Г. (ред.). *Национальный природный парк «Ленские Столбы»: геология, почвы, растительность, животный мир, охрана и использование: Сб. науч. трудов.* Якутск: Издательство Якутского ун-та; 2001. С. 120–130.

Timofeev P.A. Forest vegetation in the National Nature Park “Lena Pillars”. In: Solomonov N.G. (ed.). *National Nature Park “Lena Pillars”: Geology, soils, vegetation, fauna, protection and use: Collection of scientific papers.* Yakutsk: Yakut University Publishing House; 2001, pp. 120–130. (In Russ.)

2. Ефремов А.А., Чикидов И.И. Изучение сосновых молодняков в устье р. Буотама. В кн.: Соломонов Н.Г. (ред.). *Природный парк «Ленские Столбы»: прошлое, настоящее и будущее.* Якутск: Ин-т биологических проблем криолитозоны СО РАН, Мин-во охраны природы РС(Я); 2007: 177–182.

Efremov A.A., Chikidov I.I. Study of young pine trees at the mouth of the River Buotama. In: Solomonov N.G. (ed.) *Nature Park “Lena Pillars”: Past, present and future: Collection of scientific papers.* Institute of Biological problems of Cryolithozone SB RAS, Ministry of Nature Protection of the Republic of Sakha (Yakutia); 2007, pp. 177–182. (In Russ.)

3. Исаев А.П., Михалева Л.Г., Константинова Л.Д. и др. Карта лесов НПП «Ленские Столбы». В кн.: *Национальный природный парк «Ленские Столбы»: геология, почвы, растительность, животный мир, охрана и использование: Сб. науч. трудов.* Якутск: Издательство Якутского ун-та; 2001. С. 130–136.

Isayev A.P., Mikhaleva L.G., Konstantinova L.D., et al. Map of forests in the National Nature Park “Lena Pillars”. In: Solomonov N.G. (ed.). *National Nature Park “Lena Pillars”: Geology, soils, vegetation, fauna, protection and use: Collection of scientific papers.* Yakutsk: Yakut University Publishing House; 2001, pp. 130–136. (In Russ.)

4. *Национальный природный парк «Ленские Столбы»: геология, почвы, растительность, животный*

мир, охрана и использование: Сб. науч. трудов. Якутск: Издательство Якутского ун-та; 2001. 267 с.

National Nature Park "Lena Pillars": *Geology, soils, vegetation, fauna, protection and use: Collection of scientific papers*. Yakutsk: Yakut University Publishing House; 2001. 267 p. (In Russ.)

5. Природный парк «Ленские Столбы»: прошлое, настоящее и будущее: Сб. науч. трудов. Якутск: Ин-т биологических проблем криолитозоны СО РАН, Мин-во охраны природы РС(Я); 2007. 296 с.

Nature Park "Lena Pillars": *Past, present and future: Collection of scientific papers*. Yakutsk: Institute of Biological problems of Cryolithozone SB RAS, Ministry of Nature Protection of the Republic of Sakha (Yakutia); 2007. 296 p. (In Russ.)

6. Тимофеев П.А. *Леса Якутии: состав, ресурсы, использование и охрана*. Новосибирск: Изд-во СО РАН; 2003. 194 с.

Timofeev P.A. *Forests in Yakutia: composition, resources, use and protection*. Novosibirsk: SB RAS Publishing House; 2003. 194 p. (In Russ.)

7. Сукачев В.Н., Зонн С.В. *Методические указания к изучению типов леса*. М.: Изд-во АН СССР; 1961. 143 с.

Sukachev V.N., Zonn S.V. *Guidelines for studying forest types*. Moscow: Publishing House of the USSR Academy of Sciences; 1961. 143 p. (In Russ.)

8. Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. В кн.: *Полевая геоботаника*. М., Л.: Изд-во АН СССР; 1964. С. 209–299.

Ponyatovskaya V.M. Studying the prevalence and spread of species in natural plant communities. In: *Field geobotany*. Moscow, Leningrad: Publishing House of the USSR Academy of Sciences; 1964, pp. 209–299. (In Russ.)

9. Андреев В.Н., Галактионова Т.Ф., Горовой П.Г. и др. *Определитель высших растений Якутии*. Новосибирск: Наука; 1974. 544 с.

Andreyev V.N., Galaktionova T.F., Gorovoy P.G., et al. *Key to the higher plants in Yakutia*. Novosibirsk: Nauka; 1974. 544 p. (In Russ.)

10. Афанасьева Е.А., Байков К.С., Бобров А.А. и др. *Определитель высших растений Якутии*. Москва: Товарищество научных изданий КМК; Новосибирск: Наука; 2020. 895 с.

Afanas'eva E.A., Baikov K.S., Bobrov A.A., et al. *Key to the higher plants in Yakutia*. Moscow: KMK Scientific Press; Novosibirsk: Nauka; 2020. 895 p. (In Russ.)

11. Красноборов И.М., Ломоносова М.Н., Тупицына Н.Н. и др. *Флора Сибири. Т. 13: Asteraceae (Compositae)*. В 14 т. Новосибирск: Наука. Сиб. предприятие РАН; 1997. 472 с.

Krasnoborov I.M., Lomonosova M.N., Tupitsyna N.N., et al. *Flora Sibiriae. Tomus 13: Asteraceae (Compositae)*. In 14 toms. Novosibirsk: Nauka. Siberian Enterprise RAS; 1997. 472 p. (In Russ.)

12. Тимохина С.А., Фризен Н.В., Власова Н.В. и др. *Флора Сибири. Т. 6: Portulacaceae – Ranunculaceae*. В 14 т. Новосибирск: ВО «Наука»; 1993. 310 с.

Timokhina S.A., Frizen N.V., Vlasova N.V., et al. *Flora Sibiriae. Tomus 6: Portulacaceae-Ranunculaceae*. In 14 toms. Novosibirsk: Nauka; 1993. 310 p. (In Russ.)

13. Положий А.В., Курбатский В.И., Выдрин С.Н. и др. *Флора Сибири. Т. 9: Fabaceae (Leguminosae)*. В 14 т. Новосибирск: ВО «Наука»; 1994. 280 с.

Polozhii A.V., Kurbatskii V.I., Vydrina, et al. *Flora Sibiriae. T. 9: Fabaceae (Leguminosae)*. In 14 toms. Novosibirsk: Nauka; 1994. 280 p. (In Russ.)

14. Кузнецова Л.В., Захарова В.И. *Конспект флоры Якутии: сосудистые растения*. Новосибирск: Наука; 2012. 265 с.

Kuznetsova L.V., Zakharova V.I. *Overview of the flora in Yakutia: vascular plants*. Novosibirsk: Nauka; 2012. 272 p. (In Russ.)

15. Захарова В.И., Кузнецова Л.В., Иванова Е.И. *Разнообразие растительного мира Якутии*. Новосибирск: Изд-во СО РАН; 2005. 326 с.

Zakharova V.I., Kuznetsova L.V., Ivanova E.I. *Variety of flora in Yakutia*. Novosibirsk: SB RAS Publishing House; 2005. 328 p. (In Russ.)

16. Тимофеев П.А., Исаев А.П., Щербаков И.П. и др. *Леса среднетаежной подзоны Якутии*. Якутск: ЯНЦ СО РАН; 1994. 140 с.

Timofeyev P.A., Isayev A.P., Shcherbakov I.P., et al. *Forests in the central taiga region of Yakutia*. Yakutsk: FRC YaSC SB RAS; 1994. 140 p. (In Russ.)

17. Зархина Е.С. *Тополевые леса. Леса Дальнего Востока*. М.: Лесная промышленность; 1969. 392 с.

Zarkhina E.S. *Poplar forests. Forests in the Far East*. Moscow: Lesnaya Promyshlennost' Publ.; 1969. 392 p. (In Russ.)

18. Стариков Г.Ф. *Леса Магаданской области*. Магадан: Кн. изд-во; 1958. 223 с.

Starikov G.F. *Forests in the Magadan region*. Magadan: Knizhnoe izdatel'stvo Publ.; 1958. 223 p. (In Russ.)

19. Тюлина Л.Н. *Лесная растительность средней и нижней части бассейна Учкура*. М.; Л.: Изд-во АН СССР; 1962. 150 с.

Tyulina L.N. *The forest flora in the central and lower regions of the Uchura basin*. Moscow, Leningrad: Publishing House of the USSR Academy of Sciences; 1962. 149 p. (In Russ.)

20. Щербаков И.П. *Лесной покров Северо-Востока СССР*. Новосибирск: Наука; 1975. 344 с.

Shcherbakov I.P. *Forest cover in the northeastern region of the USSR*. Novosibirsk: Nauka; 1975. 344 c. (In Russ.)

21. Бойченко А.М., Исаев А.П. *Леса долины реки Колымы в среднем течении*. В кн.: *Проблемы экологии Якутии. Вып. 1. Биогеографические исследования*: Сб. науч. тр. Якутск: Изд-во Якутского госуниверситета; 1996. С. 95–101.

Boychenko A.M., Isaev A.P. *Forests in the middle reaches of the Kolyma River valley*. In: *The ecological issues of Yakutia. Issue 1. Biogeographical research*:

Collection of scientific papers. Yakutsk: Yakut State University Publishing House; 1996, pp. 95–101. (In Russ.)

22. Тюлина Л.Н. *Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юдомы и низовьев р. Май.* М.: Изд-во АН СССР; 1959. 222 с.

Tyulina L.N. *Forest vegetation along the middle and lower sections of the Yudoma River and the lower parts of the Mai River.* Moscow: Publishing House of the USSR Academy of Sciences; 1959. 222 p. (In Russ.).

Об авторах

ИСАЕВ Александр Петрович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0002-4488-0228>, ResearcherID: E-9570-2016, Scopus Author ID: 7101845572, SPIN: 2977-2322, e-mail: alex_isaev@mail.ru

ГАБЫШЕВА Людмила Петровна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0002-0537-2466>, ResearcherID: Q-4246-2016, Scopus Author ID: 57392856500, SPIN: 3705-0179, e-mail: llp77@yandex.ru

ЕФИМОВА Айталипа Павловна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0003-3684-3432>, Scopus Author ID: 57209230022, SPIN: 7078-3894, e-mail: aytaef@yandex.ru

Вклад авторов

Исаев А.П. – разработка концепции, методологии исследования, получение финансирования, проведение исследования, редактирование рукописи

Габышева Л.П. – разработка методологии, проведение исследования, создание черновика рукописи

Ефимова А.П. – проведение исследования, визуализация, создание черновика рукописи

Конфликт интересов

Один из авторов – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Исаев А.П. является членом редакционной коллегии журнала «Природные ресурсы Арктики и Субарктики». Авторам неизвестно о каком-либо другом потенциальном конфликте интересов, связанном с этой статьей.

About the authors

ISAEV, Alexander Petrovich, Dr. Sc. (Biol.), Leading Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-4488-0228>, ResearcherID: E-9570-2016, Scopus Author ID: 7101845572, SPIN: 2977-2322, e-mail: alex_isaev@mail.ru

GABYSHEVA, Lyudmila Petrovna, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-0537-2466>, ResearcherID: Q-4246-2016, Scopus Author ID: 57392856500, SPIN: 3705-0179, e-mail: llp77@yandex.ru

EFIMOVA, Aytalina Pavlovna, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, <https://orcid.org/0000-0003-3684-3432>, ResearcherID: Scopus Author ID: 57209230022, SPIN: 7078-3894, e-mail: aytaef@yandex.ru

Authors' contribution

Isaev A.P. – conceptualization, methodology, funding acquisition, investigation, review & editing

Gabysheva L.P. – methodology, investigation, original draft

Efimova A.P. – investigation, visualization, original draft

Conflict of interest

One of the authors, Isaev A.P., Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher is a member of the editorial board for the journal “Arctic and Subarctic Natural Resources”. The authors are not aware of any other potential conflict of interest relating to this article.

Поступила в редакцию / Submitted 10.04.2024

Поступила после рецензирования / Revised 15.05.2024

Принята к публикации / Accepted 28.05.2024