

Information about authors

Bespalenko Oleg Nikolaevich – Associate Professor of the Department of Forestry, forest inventory and forest devices Federal State Budget Education Institution of Higher Education «Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov», PhD in Biology, Associate Professor, Voronezh, Russian Federation; e-mail: 2291605@mail.ru.

Kotelnikov Dmitry Sergeevich – Engineer reforestation Tambov regional state autonomous institution «Morshansky forestry - Tambov regional state autonomous institution», Morshansk, Russian Federation; e-mail: leshozmorshansk@rambler.ru.

Poryvaev Michael Vitalyevich – State forest inspector Tambov regional state autonomous institution «Morshansky forestry - Tambov regional state autonomous institution», Morshansk, Russian Federation; e-mail: leshozmorshansk@rambler.ru.

DOI:

УДК 582.682.81:574.32

ФОРМИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ИВ НА ПОЙМЕННОМ ОСТРОВЕ В НИЗОВЬЯХ Р. СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ

кандидат биологических наук **Т. Ю. Браславская**¹

А. С. Пахов²

1 – ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, г. Москва, Российская Федерация;

2 – ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН,
г. Архангельск, Российская Федерация

Для изучения популяционных механизмов первичной сукцессии древесной растительности проведены онтогенетические учеты популяций ив (*Salix triandra*, *S. viminalis*, *S. acutifolia*) на молодых участках поймы (2-й год сукцессии – стадия заселения). Проанализированы связи между характеристиками местообитаний и популяционной плотностью различных групп, выделенных в составе популяций по критериям онтогенетического состояния и уровня жизненности. Выявлена разногодичная изменчивость в распределении видов по местоположениям и в количественном соотношении между разными видами, а также пространственная изменчивость популяционной плотности у каждого вида. Это лучше всего можно объяснить изменчивостью сроков половодья, а также особенностями диссеминации видов (сроками, локальной интенсивностью). Для *Salix acutifolia* (вида с ранними сроками диссеминации и низкой продукцией семян) выявлена наиболее тесная связь популяционной плотности с относительной высотой местоположения и наименее выраженная разногодичная изменчивость пространственного распределения, то есть узкая экологическая амплитуда по отношению к заливанню субстрата. Для *Salix triandra* (вида с наиболее поздними сроками диссеминации) выявлены тесные связи популяционной плотности с покрытием наилка, травянистых растений и мхов на субстрате в год поселения и слабая изменчивость пространственного распределения – косвенные признаки высокой толерантности к продолжительному заливанию субстрата. Для *Salix viminalis* (вида с промежуточными сроками диссеминации) выявлена наиболее резко выраженная изменчивость пространственного распределения при слабо выраженной в каждом участке разногодичной изменчивости популяционной плотности; это может отражать изменчивость семенного дождя, поступающего на разные участки.

Ключевые слова: пойма, зарастание аллювия, ивы (*Salix* L.), популяции.

FORMATION OF WILLOW POPULATIONS ON THE BOTTOMLAND ISLAND IN LOWER REACH OF THE NORTHERN DVINA RIVER

PhD in Biology **T.Yu. Braslavskaya**¹

A.S. Pakhov²

1 – Federal State Budget Institution of Science «Centre for Problems of Forest Ecology and Productivity in Russian Academy of Science», Moscow, Russian Federation;

2 – Federal State Budget Institution of Science «Federal Research Centre for Complex Study of the Arctic in Russian Academy of Science», Arkhangelsk, Russian Federation

Abstract

To study primary succession of floodplain woody vegetation data were collected on recently appeared places of coast in the 2nd year after willow establishment. Invading willow species are *Salix triandra*, *S. viminalis*, *S. acutifolia*; all plants of these species were counted on sample plots, also ontogenetic stage and vitality of the specimens were registered as well as environment

conditions on the plots (such as relative elevation, cover of silt, herbs and mosses). Analysis of correlations between population density and environment conditions reveals few significant relationships; it could be explained through severe inter-annual fluctuations of spring-flow regime which determine establishment processes of each year. Among the studied species, distribution of *Salix acutifolia* (species of the earliest dissemination time) demonstrates the strongest relationship with plot elevation and sharp spatial heterogeneity, the last may be influenced by distance from its seed sources. Distribution of *S. triandra* (species of the latest dissemination time) demonstrates relationships with cover of silt and other plant species on the plots; this indirectly indicates high tolerance to long inundation. Distribution of *S. viminalis* is spatially varying, that can reflect heterogeneity of seed rain.

Keywords: floodplain, alluvium afforestation, willows (*Salix* L.), populations.

Аллювиальные виды семейства Salicaceae играют большую роль в закреплении и аккумуляции речных наносов, формировании пойм равнинных рек, поэтому для рационального планирования природопользования в поймах необходимо изучение биологии и экологии этих пионерных видов. В ряде публикаций содержится обзор исследований биологии и экологии рода *Salix* L. на организменном уровне, в том числе аллювиальных видов [2, 4, 6, 10, 21, 27]. Популяционные исследования аллювиальных видов Salicaceae были с разной степенью детальности проведены в речных поймах ряда регионов умеренного климата [2, 5, 11, 16, 18, 20, 22, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 30]. Анализ этих работ показывает, что в каждом регионе динамика популяций и определяемый ею ход первичной сукцессии прирусловой растительности имеют специфику, обусловленную гидрологическим режимом в конкретной пойме и местным набором пионерных аллювиальных древесных видов с их сходством/различием организменных и популяционных свойств. В связи с большим разнообразием режимов рек и сочетаний пионерных видов популяционные исследования аллювиальных видов семейства Salicaceae в их природных местообитаниях в разных географических регионах остаются актуальными до настоящего времени. В подзоне северной тайги Европейской России таких исследований до сих пор не было. Специфика же этой территории, по сравнению с регионами Европейской России и Западной Сибири, где исследования проводились, заключается в том, что в местной флоре отсутствуют такие аллювиальные лесообразователи как ива белая (*Salix alba* L.), ива ломкая (*S. fragilis* L.) и виды рода тополь (*Populus* L.); пионерные аллювиальные виды представлены здесь ивой корзиночной (*S. viminalis* L.), ивой остролистной (*S. acutifolia* Willd.), ивой трехтычинковой (*Salix triandra* L.) и ивой шерстистопобеговой (*S. dasyclados* Wimm.). Мы поставили перед собой цель: на

примере поймы Северной Двины в нижнем течении уточнить представления о популяционных процессах, лежащих в основе формирования прирусловой древесной растительности этими видами. Для этого мы решали следующие задачи: 1) выявить плотность и онтогенетический состав популяций всех видов на начальной стадии первичной сукцессии, 2) проанализировать варьирование популяционных параметров у разных видов совместно с условиями местообитаний. Ряд исследователей подчеркивают, что наибольшее значение для поселения видов Salicaceae на пойме имеет соотношение сроков их диссеминации со сроками освобождения от воды разных высотных уровней и скорость иссушения грунта (связанная с его гранулометрическим составом) [2, 3, 11, 18, 20, 25, 26, 28, 30]. На основе этих представлений мы определили набор факторов, которые необходимо учесть в исследовании.

Исследования проведены в приустьевом отрезке течения Северной Двины на пойменном острове Краснофлотский (южная окраина г. Архангельска; 64°29'59,90" с.ш., 40°36'57,65" в.д.). Северная Двина – река I порядка, ее сток составляет в среднем 109 км³/год, суммарный сток наносов равен в среднем 4,5 млн. т/год. Продолжительность весеннего половодья на Северной Двине – более месяца (конец апреля – май) [7]. Период вегетации наземной растительности длится в районе исследований с мая по сентябрь. Среднегодовое максимальное количество осадков составляет 321 мм относительно нуля водомерного поста, наибольший максимальный уровень – 507 см, а наименьший максимальный – 181 см [9]. В приустьевой части Северной Двины (как и других рек, впадающих в Белое море) выражены приливные явления, поэтому даже в период межени уровень воды ежедневно колеблется с амплитудой 0,6–0,8 м [8]. В среднем и нижнем течении Северной Двины свойственна русловая многорукавность, в русле активно формиру-

ются пойменные острова-осередки (одним из них является о. Краснофлотский). К берегам островов периодически причленяются побочни (русловые гряды) различной величины; после их причленения к берегу, усиливается аккумуляция новых аллювиальных наносов на их поверхности [7], в результате чего верхушки гряд начинают освобождаться от воды в период межени и становится возможным поселение на них наземной растительности. Многолетняя пионерная растительность поймы представлена здесь сформировавшимися на слабо развитых аллювиальных слоистых песчаных почвах ивняками ассоциации *Salicetum triandroviminalis* Lohm. 1952, которые можно отнести к фациям *typicum* и *Salix viminalis* в малопокровной фазе их динамики [13].

Для исследований был выбран не затронутый хозяйственной деятельностью и наименее посещаемый северо-западный берег в устье (нижней оконечности) острова Краснофлотский, где на приуловом побочне представлена стадия заселения аллювия [2, 5, 14]: несомкнутые микрогруппировки трав и молодых ив высотой не более 1,2 м. Исследование было проведено в августе 2014 г. на 3-х участках приулового побочня. Для учетов популяций ив закладывали площадки величиной 4 м², располагая их одиночно таким образом, чтобы отразить разнообразие наблюдаемых условий экотопа и структуры растительности; было заложено в общей сложности 12 площадок. Помимо учетов ив, на площадках были выполнены геоботанические описания по общепринятым методикам. При их выполнении характеризовали условия экотопов: местоположение площадок в мезорельефе, высотные отметки их поверхности относительно максимального уровня прилива (измеренные при помощи гидроуровня) и покрытие наилка на поверхности. Регистрировали проективное покрытие следов пешеходов и транспорта на площадках и вокруг них.

В учетах популяций всех видов ив в качестве счетной единицы служил один ствол. Для всех стволов регистрировали онтогенетическое состояние и уровень жизненности [15]. Применяли следующие критерии онтогенетических состояний. Проросток (р) – одноосное растение с семядольными листьями, успешнее сформировать на главном побеге не более 1-2 укороченных междоузлий с очень мелкими листьями. Ювенильное состояние (j) – одноосное растение, уже

утратившее семядольные листья и развившее несколько листьев на главном побеге; при нормальной жизненности – находящееся на 1-м году жизни (далее – сеголетнее [14]), при пониженной жизненности – на 2-м году жизни (далее мы называем ивы на 2-м году жизни не годовальными [14], а 2-летними – исходя из структуры их побеговых систем). Имматурное состояние (im) – разветвленное 2-летнее растение, сформировавшее одну 2-летнюю побеговую систему, состоящую из главной оси (стволика) и боковых побегов на ней; у особой нормальной жизненности эта 2-летняя побеговая система относится к ростовому типу [1], у особой пониженной жизненности – к осваивающему типу (там же).

В ходе статистической обработки результатов учетов рассчитали для каждого участка, на котором были выполнены учеты, показатели варьирования характеристик местообитаний и популяционной плотности ив (раздельно по онтогенетическим состояниям и уровням жизненности), а также парные корреляции (непараметрический коэффициент Кэндалла, $p < 0,05$) между характеристиками местообитаний и плотностью разных онтогенетических групп ив. Статистическая обработка данных популяционных учетов выполнена в программе PAST 3.1 [19].

Все ивы, отмеченные в учетах популяций, внедряются на приуловую побочень при помощи семян. Самые многочисленные виды – *Salix triandra* и *S. viminalis*. Им значительно уступает по популяционной плотности *S. acutifolia* (табл. 1). *S. dasyclados* не была отмечена в наших учетах. Для *S. acutifolia* и *S. dasyclados* характерны более ранние сроки цветения, чем у *S. triandra* и *S. viminalis* [2, 4] и, соответственно, более ранние сроки диссеминации. А так как семена ив не могут закрепиться и прорасти на субстрате, покрытом водой, из-за чего поселение ив на аллювии происходит только после его освобождения от вод половодья [2, 4, 11, 17, 25], то слабая активность внедрения *S. acutifolia* и *S. dasyclados* на участки 1-3, вероятно, обусловлена небольшой высотой обследованного приулового побочня и слишком длительным половодьем на нем, охватывающим почти весь период диссеминации этих видов. На более старых высоких гривах острова Краснофлотский эти два вида нередко произрастают – на тех участках, где появлялся незадернованный грунт в результате антропогенных нарушений растительности.

Онтогенетическая структура популяций ив и их плотность (число растений на 4 м²) на стадии заселения аллювия

№ участка (число площадок)			1 (3)			2 (3)			3 (6)		
Количественный показатель выборки			Min*	Max	Med	Min	Max	Med	Min	Max	Med
Относительная высота местоположения, см			40	40	40	-10	40	0	15	30	20
Покрытие наилка, %			0	100	100	0	100	100	5	100	35
Покрытие следов, %			7	15	10	3	12	4	2	40	10
Покрытие трав, %			5	15	5	1	5	1	6	38	9
Покрытие мхов и низкорослых водорослей, %			1	40	1	0	40	40	0	90	5
S. acutifolia	сеголетние	р пониж.**	0	4	3	0	0	0	0	0	0
		j норм.	7	15	7	0	11	2	0	0	0
	2-летние	j пониж.	0	5	0	0	32	3	0	0	0
		im норм.	0	1	1	0	1	0	0	0	0
		im пониж.	0	7	1	0	11	5	0	0	0
S. triandra	сеголетние	р пониж.	6	25	16	0	16	14	0	183	6
		j норм.	17	20	18	1	27	5	5	396	106
	2-летние	j пониж.	1	15	4	6	81	43	0	13	1
		im норм.	9	25	24	16	66	55	0	3	0
		im пониж.	3	32	18	13	30	25	0	16	2
S. viminalis	сеголетние	р пониж.	30	87	83	0	33	11	0	3	1
		j норм.	205	317	294	0	51	29	1	77	9
	2-летние	j пониж.	2	39	3	2	136	44	0	11	0
		im норм.	14	27	22	7	40	27	0	1	0
		im пониж.	9	64	18	15	121	24	0	4	0

Примечания. *Min – минимум для участка, Max – максимум для участка, Med – медиана выборки участка (рассчитана вместо среднего значения в связи с небольшим числом учетных площадок). **Условные обозначения онтогенетических состояний см. в разделе «Материалы и методы»; обозначения жизнеспособности: норм. – нормальная, пониж. – пониженная.

Но на невысоких молодых формах рельефа прирусловой поймы *S. acutifolia* и *S. dasyclados* могут поселиться только в нерегулярно случающиеся годы с ранним окончанием половодья.

На стадии заселения аллювия популяции ив включают растения в онтогенетических состояниях р, j, im (табл. 1). Известно, что в 1-й год развития ив после прорастания семян на подходящем субстрате идет быстро, а не попавшие сразу в подходящие условия семена быстро теряют всхожесть [2, 3, 11, 25]. Поскольку в период наших исследований (август) у всех аллювиальных ив уже закончился период диссеминации, то мы заключили, что сеголетние растения, перешедшие к этому времени в ювенильное состояние, характеризуются нормальной жизнеспособностью, а оставшиеся в состоянии проростков – пониженной.

Обычно в составе микрогруппировок вместе произрастают сеголетние и 2-летние растения, но один из возрастов преобладает. Популяционная плотность сеголетних *S. triandra* и *S. viminalis* очень вариабельна

на разных участках, причем в пределах учетной площадки обычно только у одного из этих видов бывает высокой (табл. 1). Разница между участками выражена также в том, что на одном из них (участок 3) совсем отсутствует *Salix acutifolia*. Двулетние растения *S. triandra* и *S. viminalis* нередко произрастают совместно, причем в этих случаях каждый – с достаточно высокой плотностью; и на тех же площадках участков 1 и 2 сопоставимой с ними плотности достигают 2-летние растения *S. acutifolia*. Значимых корреляций между популяционной плотностью разных онтогенетических групп ив и характеристиками местообитаний было выявлено мало (табл. 2).

В целом, корреляционный анализ варьирования плотности ив показал, что сеголетние *S. viminalis* и *S. acutifolia*, в отличие от *S. triandra*, больше приурочены к микрогруппировкам 2-летних ив, причем *S. acutifolia* – к тем, которые сформировались на более высоких местоположениях (табл. 2).

У *S. triandra* популяционная плотность пророст-

Парные корреляции (коэффициент Кэндалла) между плотностью онтогенетических групп ив и характеристиками местообитаний

Характеристики местообитаний		Относительная высота местоположения	Покрытие наилка	Покрытие следов	Покрытие трав	Покрытие мхов и водорослей	Суммарная плотность 2-летних ив
Вид, состояние							
<i>S. triandra</i>	р пониж.	.*	57,3**	47,6**	-	48,8**	-
	ј норм.	-	-	-	-	-	-
	ј пониж.	-	-	-	-47,9	-	х****
	ім норм.	-	-	-	-58,3***	-	х
	ім пониж.	-	-	-	-	-	х,
<i>S. viminalis</i>	р пониж.	-	45,6**	-	-	-	47,2**
	ј норм.	-	-	-	-	-	-
	ј пониж.	-	-	-	-	-	х
	ім норм.	-	-	-	-	-	х
	ім пониж.	-	-	-	-	-	х
<i>S. acutifolia</i>	р пониж.	46,7**	-	-	-	-	-
	ј норм.	-	-	-	-	-	56,5**
	ј пониж.	-	-	-	-	-	х
	ім норм.	61,7***	-	-	-	-	х
	ім пониж.	-	-	-	-	-	х

Примечания. * $p > 0,05$. ** $p < 0,05$. *** $p < 0,01$. ****корреляция не рассматривается, т.к. одна из величин входит в состав другой как слагаемое. Условные обозначения онтогенетических состояний см. в разделе «Материалы и методы», уровней жизненности – в табл. 1.

ков, имеющих пониженную жизненность, наиболее высокая на площадках с заиленным грунтом, на котором уже развился сплошной покров мхов и нитчатых водорослей, а плотность 2-летних (ювенильных пониженной жизненности, иматурных нормальной жизненности) – на площадках с малым покрытием травянистых растений.

В литературе можно встретить сведения как о заметных различиях между аллювиальными ивами в приуроченности к местоположениям с разным субстратом и разной продолжительностью заливания [5, 11, 12, 17, 25, 26], так и о нередком совместном произрастании нескольких видов [2, 14]. Поселение разных видов ив на разные высотные уровни объясняют частичным несовпадением сроков их диссеминации, очень высокой требовательностью прорастающих семян к влажности грунта и очень быстрой потере всхожести их семенами [2, 3, 11, 25]. Эти причины снижают вероятность совместного поселения, если грунт, освободившись от воды, быстро высыхает. Указывают, что к самым низким (поздно освобождающимся от воды) и заиленным местоположениям приурочены только всходы *S. triandra* – вида с наиболее поздними, среди

аллювиальных ив, сроками диссеминации [2, 4, 25, 26]. В наших данных это тоже отчасти прослеживается.

Совместное произрастание аллювиальных ив с разными сроками диссеминации отмечают в тех случаях, когда после раннего окончания половодья влажность грунта долго сохраняется. Например, это наблюдается на молодых местоположениях низких уровней [2]; в сходных условиях (на низком ухвостье острова) были проведены и наши исследования. Кроме того, специфика нашего объекта в приустьевом отрезке течения Северной Двины, заключается в том, что невысокие приустьевые местоположения ежедневно дважды заливаются приливом, в результате чего даже после раннего окончания половодья влажность грунта на них поддерживается; это может способствовать совместному поселению разных видов и формированию ивняков смешанного состава. Таким образом, совместное произрастание 2-летних растений разных видов на приустьевом побочке могло быть обусловлено ранним окончанием половодья в 2013 г., благоприятным для поселения некоторых особей *S. viminalis* и *S. acutifolia* на местоположениях, которые в обычных условиях заселила бы только *S. triandra*. В 2014 г., видимо, низ-

кие местоположения освободились от воды не так рано, поэтому *S. viminalis* и *S. acutifolia* могли поселяться только на более высоких, уже довольно плотно заселенных в предыдущий год. Также на популяционную плотность видов может влиять удаленность источни-

ков семян: например, этим может быть обусловлено отсутствие *S. acutifolia* на участке 3.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (14-34-50640).

Библиографический список

1. Антонова, И.С. Мультимасштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразие, классификация, терминология) [Текст] / И.С. Антонова, И.В. Фатьянова, Ю.В. Зайцева, А.А. Гниловская // Актуальные проблемы современной биоморфологии. – Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 390-402.
2. Бокк, Э.Н. Ивняки поймы Верхней Оби. [Текст]: дисс. ... канд. биол. наук. / Э.Н. Бокк. – Новосибирск: ЦСБС, 1968. – 195 с.
3. Бокк, Э.Н. Географические и гидрологические аспекты возобновления ветлы в Обь-Иртышской пойме [Текст] / Э.Н. Бокк // География и природные ресурсы. – 1993. – № 1. – С. 94-100.
4. Валягина-Малюткина, Е.Т. Ивы европейской части России. [Текст] / Е.Т. Валягина-Малюткина. – М.: Товарищество научных изд. КМК, 2004. – 217 с.
5. Васильев, С.В. Лесообразование в пойме Средней Оби. [Текст]: дисс. ... канд. биол. наук. / С.В. Васильев. – Красноярск: ИЛ СО РАН, 1988. – 211 с.
6. Гетманец, И.А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала. [Текст]: дисс. ... д.б.н. / И.А. Гетманец. – Омск: ОГПУ, 2011. – 330 с.
7. Залогин, Б.С. Устьевые области рек СССР. [Текст] / Б.С. Залогин, Н.А. Родионов. – М.: Мысль, 1969. – 312 с.
8. Ильина, Л.Л. Реки Севера. [Текст] / Л.Л. Ильина, А.Н. Грахов – Л.: Гидрометеиздат, 1987. – 128 с.
9. Климат Архангельска (плакат) [Текст] / под редакцией А.С. Егоровой, Я.М. Гольника / Гидрометцентр Северного территориального управления по гидрометеорологии. – Архангельск: Правда Севера, 1989. – 2 с.
10. Недосеко, О.И. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы. [Текст] / О.И. Недосеко. – Нижний Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2014. – 426 с.
11. Нечаев, А.П. Семенное возобновление ивовых на галечниках р. Буреи [Текст] / А.П. Нечаев // Лесоведение. – 1967. – № 1. – С. 54-63.
12. Спиридонов, М.Д. Материалы к изучению растительных ландшафтов в Западной Сибири [Текст] / М.Д. Спиридонов // Известия Главного Ботанического Сада (Ленинград). – 1927. – Т. 26. – № 5. – С. 473-516.
13. Таран, Г.С. Ивовые леса поймы Оби между устьями Тыма и Ваха (*Salicetea purpureae* Moog. 1958) [Текст] / Г.С. Таран // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Труды Гербария им. В.В.Сапожникова / Под ред. А.Н.Куприянова. Барнаул: Изд-во АГУ, 1999. – Вып. 5. – С. 47-56.
14. Таран, Г.С. Ивовые леса Оби и Иртыша в первый год развития [Текст] / Г.С. Таран // Бот. журн. – 2015. – Т. 100. – № 7. – С. 658-675.
15. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) [Текст] / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова и др. – М.: «Наука», 1976. – 216 с.
16. Шага, В.С. Динамика ивняков в пойме Нижнего Амура [Текст] / В.С. Шага // Ботанический сборник. – Благовещенск: Благовещен. гос. пед. инт, 1972. – С. 126-132.
17. Шенников, А.П. О возникновении и смене растительных формаций на речных аллювиях [Текст] / А.П. Шенников // Тр. Петроградского общ-ва естествоиспытателей. – 1913. – Т.44-45. – Вып. 3. – Отд. ботаники. – С. 140-158.
18. Cooper, D.J. Multiple pathways for woody plant establishment on floodplains at local to regional scales [Text] / D.J. Cooper, D.C. Andersen, R.A. Chimner // Journal of Ecology. – 2003. – Vol. 91. – no. 2. – pp. 182-196.
19. Hammer, Ø. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis [Text] / Ø. Hammer, D.A.T. Harper, P.D. Ryan // Palaeontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4. – no. 1. – 9 p.
20. Johnson, W.C. Woodland expansion in the Platte River, Nebraska: Patterns and causes [Text] / W.C. John-

son // Ecological Monographs. – 1994. – Vol. 64. – no. 1. – pp. 45-84.

21. Karrenberg, S. The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains [Text] / S. Karrenberg, P.J. Edwards, J. Kollmann // Freshwater Biology. – 2002. – Vol. 47. – no. 4. – pp. 733-748.

22. Marshall, K.N. Interactions among herbivory, climate, topography and plant age shape riparian willow dynamics in northern Yellowstone National Park, USA [Text] / K.N. Marshall, D.J. Cooper, N.T. Hobbs, P. Bellingham // Journal of Ecology. – 2014. – Vol. 102. – no. 3. – pp. 667-677.

23. McBride, J.R. Establishment and survival of woody riparian species on gravel bars of an intermittent stream [Text] / J.R. McBride, J. Strahan // American Midland Naturalist. – 1984. – Vol. 112. – no. 2. – pp. 235-245.

24. Nanson, G.C. Forest succession and sedimentation on a meandering-river floodplain, northeast British Columbia, Canada [Text] / G.C. Nanson, H.F. Beach // Journal of Biogeography. – 1977. – Vol. 4. – no. 3. – pp. 229-251.

25. Niiyama, K. The role of seed dispersal and seedling traits in colonization and coexistence of Salix species in a seasonally flooded habitat [Text] / K. Niiyama // Ecological Researches. – 1990. – Vol. 5. – no. 4. – pp. 317-331.

26. Ohta, Y. Emergence and survival of *Salix* seedlings on a recently formed bar in the Ishikari River, Hokkaido, Japan [Text] / Y. Ohta, H. Araki // Geographical studies. – 2009. – Vol. 84. – no. 1. – pp. 75-86.

27. Raven, J.A. The physiology of *Salix* [Text] / J.A. Raven // Proc. of the Royal Soc. of Edinburgh. – 1992. – Vol. 98B. – pp. 49-62.

28. Scott, M.L. Fluvial process and the establishment of bottomland trees [Text] / M.L. Scott, J.M. Friedman, G.T. Auble // Geomorphology. – 1996. – Vol. 14. – no. 4. – pp. 327-339.

29. Shafroth, P.B. Establishment of woody riparian vegetation in relation to annual patterns of streamflow, Bill Williams River, Arizona [Text] / P.B. Shafroth, G.T. Auble, J.C. Stromberg, D.T. Patten // Wetlands. – 1998. – Vol. 18. – no. 4. – pp. 577-590.

30. Walker, L.R. The role of life history processes in primary succession on an Alaskan floodplain [Text] / L.R. Walker, J.C. Zasada, F.S. Chapin III // Ecology. – 1986. – Vol. 67. – no. 5. – pp. 1243-1253.

References

1. Antonova I.S., Fatyanova I.V., Zaytseva Yu.V., Gnilovskaya A.A. *Multimasshtabnost pobegovykh sistem nekotorykh derevev umerennoy zony (raznoobrazie, klassifikatsiya, terminologiya)* [Multi-scale shoot structure of some tree species in the temperate zone: diversity, classification, terms]. *Aktualnye problemy sovremennoy biomorfologii* [Actual problems of plant biomorphology]. Kirov, 2012, pp. 390-402. (In Russian)

2. Bokk E.N. *Ivnyaki poymy Verhney Obi*: dis. kand. biol. nauk [Willow communities in the floodplain of Upper Ob River: Dis. PhD in biology]. Novosibirsk, 1968, 195 p. (In Russian)

3. Bokk E.N. *Geograficheskie i gidrologicheskie aspekty vobnovleniya vetly v Ob-Irtyshskoy poyme* [Geographical and hydrological aspects of regeneration of common willow in the floodplain of Ob and Irtysh rivers]. *Geografiya i prirodnye resursy* [Geography and natural resources]. 1993, no. 1, pp. 94-100. (In Russian)

4. Valyagina-Malyutina E.T. *Ivy evropeyskoy chasti Rossii* [Willows of European Russia]. Moscow, 2004. 217 p. (In Russian)

5. Vasilev S.V. *Lesoobrazovanie v poyme Sredney Obi*: dis. kand. biol. nauk [Formation of forest communities in the floodplain of Middle Ob River: Dis. PhD in biology]. Krasnoyarsk, 1988, 211 p. (In Russian)

6. Getmanets I.A. *Ekologicheskoe raznoobrazie i biomorfologiya roda Salix L. Yuzhnogo Urala*: dis. dokt. biol. nauk [Ecological diversity and biomorphology of genus Salix L. in South Urals: Dis. DSc in biology]. Omsk, 2011, 330 p. (In Russian)

7. Zalogin B.S., Rodionov N.A. *Ustevye oblasti rek SSSR* [The mouth areas of rivers in the USSR]. Moscow, 1969, 310 p. (In Russian)

8. Ilina L.L., Grahov A.N. *Reki Severa* [The Northern rivers]. Leningrad, 1987, 128 p. (In Russian)

9. *Klimat Arhangelska (plakat)* [The climate of Arkhangelsk]. Poster published by North. Adm. of the Russian Hydrometeorological Centre. A.S. Egorova & Ya. M. Golnik (eds.). Arkhangelsk, 1989, 2 p. (In Russian)

10. Nedoseko O.I. *Borealnye vidy iv podrodov Salix i Vetrrix: ontomorfogenez i zhiznennye formy* [Boreal willow species of subgeni Salix and Vetrrix: ontomorphogenesis and growth forms]. Nizhny Novgorod, 2014, 426 p. (In Russian)

11. Nechaev A.P. *Semennoe vozobnovlenie ivovyh na galechnikah r. Burei* [Regeneration of willow species by seeds on gravel bars of Bureya River]. *Lesovedenie* [Forest science]. 1967, no. 1, pp. 54-63. (In Russian)
12. Spiridonov M.D. *Materialy k izucheniyu rastitel'nykh landshaftov v Zapadnoy Sibiri* [Information on study of vegetation and landscapes in Western Siberia]. *Izvestia Glavnogo botanicheskogo sada (Leningrad)* [Letters of the Principal botanical garden (Leningrad)]. 1927, Vol. 26, no. 5, pp. 473-516. (In Russian)
13. Taran G.S. *Ivovye lesa poymy Obi mezhdru ustyami Tyma i Vaha (Salicetea purpureae Moor. 1958)* [Willow forests in the floodplain of Ob River between mouths of its tributaries Tym and Vakh (*Salicetea purpureae* Moor. 1958)]. *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana: Trudy gerbariya imeni V.V. Sapozhnikova. Pod redakciey A.N. Kupriyanova* [Botanical studies in Siberia and Kazakhstan: proceedings of V.V. Sapozhnikov Gerbarium. A.N. Kupriyanov (ed.)] Barnaul, 1999, Issue 5, pp. 47-56. (In Russian)
14. Taran G.S. *Ivovye lesa poymy Obi i Irtysha v pervyy god razvitiya* [Willow forests in the first year of its development in floodplains of Ob and Irtysh rivers]. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical journal]. 2015, Vol. 100, no. 7, pp. 658-675. (In Russian)
15. Smirnova O.V., Zaugolnova L.B., Ermakova I.M. *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura)* [Coenopopulations of plants: basic concepts and structure]. Moscow, 1976. 217 p. (In Russian)
16. Shaga V.S. *Dinamika ivnyakov v poyme Nizhnego Amura* [Dynamics of willow communities in the floodplain of Lower Amur River]. *Botanicheskii sbornik* [Botanical digest]. Blagoveshchensk, 1972, pp. 126-132. (In Russian)
17. Shennikov A.P. *O vozniknovenii i smene rastitel'nykh formatsiy na rechnykh allyuviyah* [On establishment and succession of vegetation on river alluvium]. *Trudy Petrogradskogo obshchestva estestvoispytateley. Otd. botaniki* [Proc. of Petrograd Society of Naturalists. Bot. Dep.]. 1913-1914, Vol. 44-45, no. 3, pp. 140-158. (In Russian)
18. Cooper D.J., Andersen D.C., Chimner R.A. Multiple pathways for woody plant establishment on floodplains at local to regional scales. *Journal of Ecology*, 2003, Vol. 91, Issue 2, pp. 182-196.
19. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, Vol. 4, Issue 1, 9 p.
20. Johnson W.C. Woodland expansion in the Platte River, Nebraska: Patterns and causes. *Ecological Monographs*, 1994, Vol. 64, Issue 1, pp. 45-84.
21. Karrenberg S., Edwards P.J., Kollmann J. The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology*, 2002, Vol. 47, Issue 4, pp. 733-748.
22. Marshall K.N., Cooper D.J., Hobbs N.T., Bellingham P. Interactions among herbivory, climate, topography and plant age shape riparian willow dynamics in northern Yellowstone National Park, USA. *Journal of Ecology*, 2014, Vol. 102, Issue 3, pp. 667-677.
23. McBride J.R., Strahan J. Establishment and survival of woody riparian species on gravel bars of an intermittent stream. *American Midland Naturalist*, 1984, Vol. 112, Issue 2, pp. 235-245.
24. Nanson G.C., Beach H.F. Forest succession and sedimentation on a meandering-river floodplain, northeast British Columbia, Canada. *Journal of Biogeography*, 1977, Vol. 4, Issue 3, pp. 229-251.
25. Niiyama K. The role of seed dispersal and seedling traits in colonization and coexistence of *Salix* species in a seasonally flooded habitat. *Ecological Researches*, 1990, Vol. 5, Issue 4, pp. 317-331.
26. Ohta Y., Araki H. Emergence and survival of *Salix* seedlings on a recently formed bar in the Ishikari River, Hokkaido, Japan. *Geographical studies*, 2009, Vol. 84, Issue 1, pp. 75-86.
27. Raven J.A. The physiology of *Salix*. *Proc. of the Royal Soc. of Edinburgh*, 1992, Vol. 98B, pp. 49-62.
28. Scott M.L., Friedman J.M., Auble G.T. Fluvial process and the establishment of bottomland trees. *Geomorphology*, 1996, Vol. 14, Issue 4, pp. 327-339.
29. Shafroth P.B., Auble G.T., Stromberg J.C., Patten D.T. Establishment of woody riparian vegetation in relation to annual patterns of streamflow, Bill Williams River, Arizona. *Wetlands*, 1998, Vol. 18, Issue 4, pp. 577-590.
30. Walker L.R., Zasada J.C., Chapin III F.S. The role of life history processes in primary succession on an Alaskan floodplain. *Ecology*, 1986, Vol. 67, Issue 5, pp. 1243-1253.

Сведения об авторах

Браславская Татьяна Юрьевна – ведущий научный сотрудник лаборатории структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем, ФГБУН «Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской Академии наук», кандидат биологических наук, г. Москва, Российская Федерация; e-mail: t-braslavskaya@yandex.ru

Пахов Александр Сергеевич – младший научный сотрудник лаборатории экологии популяций и сообществ, ФГБУН «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики Российской Академии наук», г. Архангельск, Российская Федерация; e-mail: aleksander.pakhoff@yandex.ru

Information about authors

Braslavskaya Tatiana Yurievna – Leading researcher of laboratory of structure, functionality and sustainability of forest ecosystems, Federal State Budget Institution of Science «Centre for Problems of Forest Ecology and Productivity in Russian Academy of Science», PhD in Biology, Russian Federation; e-mail: t-braslavskaya@yandex.ru

Pakhov Alexander Sergeevich – Junior researcher of laboratory of population and community ecology, Federal State Budget Institution of Science «Federal Research Centre for Complex Study of the Arctic in Russian Academy of Science», Arkhangelsk, Russian Federation; e-mail: aleksander.pakhoff@yandex.ru

DOI:

УДК 574.32: 599.742.713

К ВОПРОСУ О РЕИНТРОДУКЦИИ ЛЕОПАРДА НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

Н. Е. Воронин¹

доктор биологических наук, профессор **Н. Н. Харченко²**

1 – Центр восстановления леопарда на Кавказе ФГБУ «Сочинский национальный парк»,
г. Сочи, Российская Федерация

2 – ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова»,
г. Воронеж, Российская Федерация

Интенсивное освоение человеком горных территорий, а также бесконтрольное истребление переднеазиатского леопарда, привели к тому, что сейчас этот хищник практически полностью исчез с российской части Кавказа. В настоящее время самовосстановление кавказской популяции леопарда признано невозможным, а единственным способом выхода из сложившейся ситуации является реинтродукция вида в бывшие места обитания. Для решения этой задачи, в рамках фундаментальных исследований Российской Академии Наук, при поддержке WWF-Россия, была разработана Программа по восстановлению популяции переднеазиатского леопарда на Кавказе. Для реализации программы, в Сочинском национальном парке создан «Центр восстановления леопарда на Кавказе». Промежуточные результаты деятельности Центра доказывают возможность восстановления популяции переднеазиатского леопарда путем реинтродукции. Обустройство, оснащение и применяемая методика работы способны обеспечить стабильное получение потомства от содержащихся в неволе леопардов, а также успешное проведение подготовки молодых хищников к самостоятельной жизни в естественной среде обитания. Поддержанию врожденного страха перед человеком уделяется особое внимание, так как, залогом успешного выживания хищников в природе является проявление особой формы оборонительного поведения – реакции избегания. В июле 2016 года, на территории Кавказского природного биосферного заповедника впервые был реализован выпуск в естественную среду трех переднеазиатских леопардов, рожденных и прошедших подготовку в Центре. Выпущенные в природу леопарды успешно охотятся, адаптируются к условиям среды и осваивают территорию. В настоящее время ведутся работы по организации системы мониторинга выпущенных в природу особей.

Ключевые слова: переднеазиатский леопард, реинтродукция популяции, разведение в неволе, Западный Кавказ