

1	2	3	4
168.	<i>Ranunculus oreophilus</i>	+л(2)	лс,цв
169.	<i>R. Raddeanus</i>	+л(2)	»
170.	<i>R. Helenae</i>	+л(1)	»
171.	<i>Ranunculus sp. sp.</i>	+л(2)	»
172.	<i>Rumex acetosa</i>	+в,л(4)	»
173.	<i>R. alpinus</i>	в,л(4)	пб,лс,цв
174.	<i>R. confertus</i>	л(1)	»
175.	<i>Rumex sp. sp.</i>	в,л,о(3—4)	пб,лс,цв
176.	<i>Scabiosa caucasica</i>	+л(2—3)	»
177.	<i>Scrofularia olimpica</i>	+л,о(2—3)	»
178.	<i>Sedum stoloniferum</i>	+л(2)	»
179.	<i>Sempervivum caucasicum</i>	о(1)	»
180.	<i>Senecio pyroglossum</i>	+л(4)	лс,ст
181.	<i>S. jacquinianus</i>	+л(2)	»
182.	<i>Sibbaldia parviflora</i>	+л(2)	все растение
183.	<i>Silene Ruprechtii</i>	+л(3)	»
184.	<i>S. vulgaris</i>	+л(2—3)	»
185.	<i>S. Marcowiczii</i>	+л(1)	»
186.	<i>S. lychnidea</i>	+л(3),о(4)	»
187.	<i>Sisimbrium sp.</i>	+л(2)	»
188.	<i>Taraxacum Stevenii</i>	+л(2—3)	лс,цв
189.	<i>Taraxacum sp. sp.</i>	+л(2)	»
190.	<i>Tragopogon reticulatus</i>	+л(3—4)о(3)	пб,л,цв,пл,
191.	<i>Tr. orientalis</i>	+л,о(3)	лс,ст,цв
192.	<i>Trollius patulus</i>	в,о(3),л(2)	пл,лс,цв
193.	<i>Thymus sp.</i>	в,л(2)	»
194.	<i>Valeriana alliariifolia</i>	+л(4)	пб,лс,ст,цв
195.	<i>V. alpestris</i>	+л(3)	»
196.	<i>V. colchica</i>	+л(4)	лс,ст,цв
197.	<i>Veronica gentianoides</i>	+л(2)	все растение
198.	<i>Viola sp.</i>	+в,л(2)	лс,цв,ст
Мхи, лишайники, грибы			
199.	<i>Neckera crispa</i>	з(2—3),в(1)	все растение
200.	<i>N. complinata</i>	з(2—3),в(1)	»
201.	<i>Cetraria islandica</i>	з(4)	»
202.	<i>Usnea barbata</i>	з(3),в(2)	все растение
203.	<i>Pleurotus ostreatus</i>	л(1—2)	»

УДК 639.III.623 (591.5)

А. С. НЕМЦЕВ

Динамика населения зубров Кавказского заповедника

Гибридные зубры, вселенные 42 года назад в биоценозы Северного Кавказа, к настоящему времени прочно утвердились в новой среде обитания. За четыре десятилетия не только население и ареал восстановленных зубров, но и их отноше-

ния с окружающей жизненной обстановкой претерпели ряд изменений, каждое из которых составляет определенную ступень микроэволюции животных. Центральной проблемой восстановления зубров, отражающей почти все биологические особенности животных, является проблема их размножения и динамики населения. Изучение вопросов, связанных с репродуктивным циклом, рождаемостью и смертностью зубров, необходимо для выяснения перспектив их роста, разработки основ сохранения популяции и управления ею, актуально не только в связи с практическими вопросами поддержания численности животных на оптимальном уровне, но и продиктовано соображениями возможного промыслового использования животных в будущем.

Движение численности

Эволюция любого вида определяется естественным отбором, изоляцией и динамикой численности. В процессе восстановления гибридных зубров их отношение к среде обитания резко изменилось. Особенно наглядно говорит об этом колебание темпов прироста поголовья, представляющих собой адаптивный признак, вырабатывающийся под влиянием естественного отбора. Динамика численности зубров отражает колебания условий их существования и может быть правильно оценена лишь на значительном отрезке времени, охватывающем заметные изменения в комплексе факторов внешней среды. Этому условию отвечает этап вольного обитания зубров, начавшийся в 1960 г. За это время их население увеличилось в 41 раз, нарастая в геометрической прогрессии с малым знаменателем (рис. 1). Кривая роста числа особей имеет близкий к экспоненциальному характер вплоть до 1964 г. Но экспоненциальный рост популяций проявляется лишь в непродолжительные периоды, когда пища имеется в изобилии, отсутствует перенаселенность и сведены к минимуму прочие факторы, лимитирующие рост. В таких условиях зубры находились в загонах и несколько лет спустя после выпуска на волю. Опыт изучения динамики населения крупных позвоночных говорит о невозможности длительного увеличения их поголовья в природных условиях по экспоненте. На графике роста стада гибридных зубров заметен переход, наметившийся после 1965 г. Последующий период динамики их популяции можно охарактеризовать, как этап стабильно-флуктуационных изменений.

Рассматривая колебания абсолютного прироста зубрового стада в тот период, нельзя не обратить внимание на неуклон-

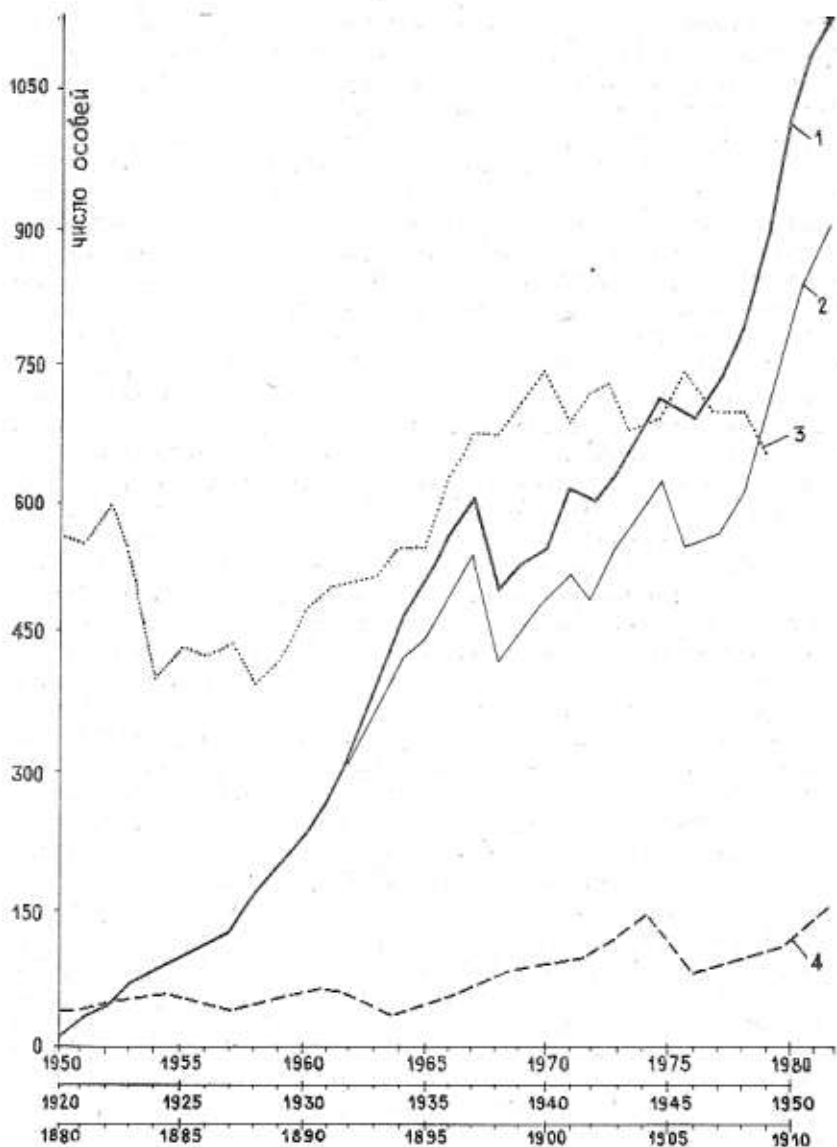


Рис. 1. Колебания численности зубров за 30 лет: 1—на Северо-Западном Кавказе в целом; 2—в Кавказском заповеднике; 3—в Беловежской пушче; 4—в условиях загонного содержания

ность снижения темпов годового прироста (рис. 2). Его интенсивность непостоянная и имеет значительные колебания в различные годы. После выпуска зубров на волю и до 1967 г. прирост циклично дигрессировал. Это было обусловлено увеличением доли прохолоставших самок и размеров гибели животных, которые в загонных условиях имели существенно меньшую величину. Условия обитания зубров на воле стимулировали действие внутривидовых регуляторных механизмов, приведших интенсивность размножения животных в соответствие с плотностью особей. В последующие 10 лет условия внешней среды особенно активно влияли на динамику населения зубров в качестве факторов, прямо лимитирующих рост численности особей.

После зимы 1967—1968 гг. темпы увеличения поголовья гибридных зубров снизились. Эта зима отличалась резкими колебаниями температуры, многоснежьем и последовала за неурожайным годом (Котов, 1969). Климатическая депрессия при неблагоприятном стечении таких лимитирующих факторов, как зимняя бескормица и невозможность расселения в этот период, настолько преувеличили выносливость зубров, что выживание отдельных особей зависело от случайных моментов, а не специальных адаптаций. По свидетельству опытных зуброводов Восточного лесничества заповедника, внезапные снегопады, сопровождавшиеся резкими похолоданиями зимой 1967/68 гг., повлекли за собой значительную гибель зубров, в особенности молодняка. Только в районе кордона Умпырь, являющегося местом постоянной зимней концентрации копытных, было обнаружено до 70 павших зубров разного возраста. Всего популяция потеряла тогда свыше 120 голов. Причем наибольший урон, около 90 особей, понесла территориальная группировка зубров в Восточном лесничестве, где зимние пастбища немногочисленны, а животные отрезаны от предгорий труднопроходимыми хребтами. У таких крупных животных, как зубр, с их малой плодовитостью и поздней половой зрелостью, приспособлением к стихийным бедствиям является компенсаторная смертность молодняка. Однако массовая гибель зимой и взрослых самок отрицательно сказывается на постоянстве населения и скорости прироста поголовья. Если в 1967 г. прирост населения составлял около 60 голов, то через год он был в три раза меньше (см. рис. 2).

Суровые зимы повторяются с более или менее определенной частотой, и поэтому надежды зубров обладают известной периодичностью. Зима 1971—1972 гг., сходная по своим условиям с описанной выше, также оказала большое влияние на развитие

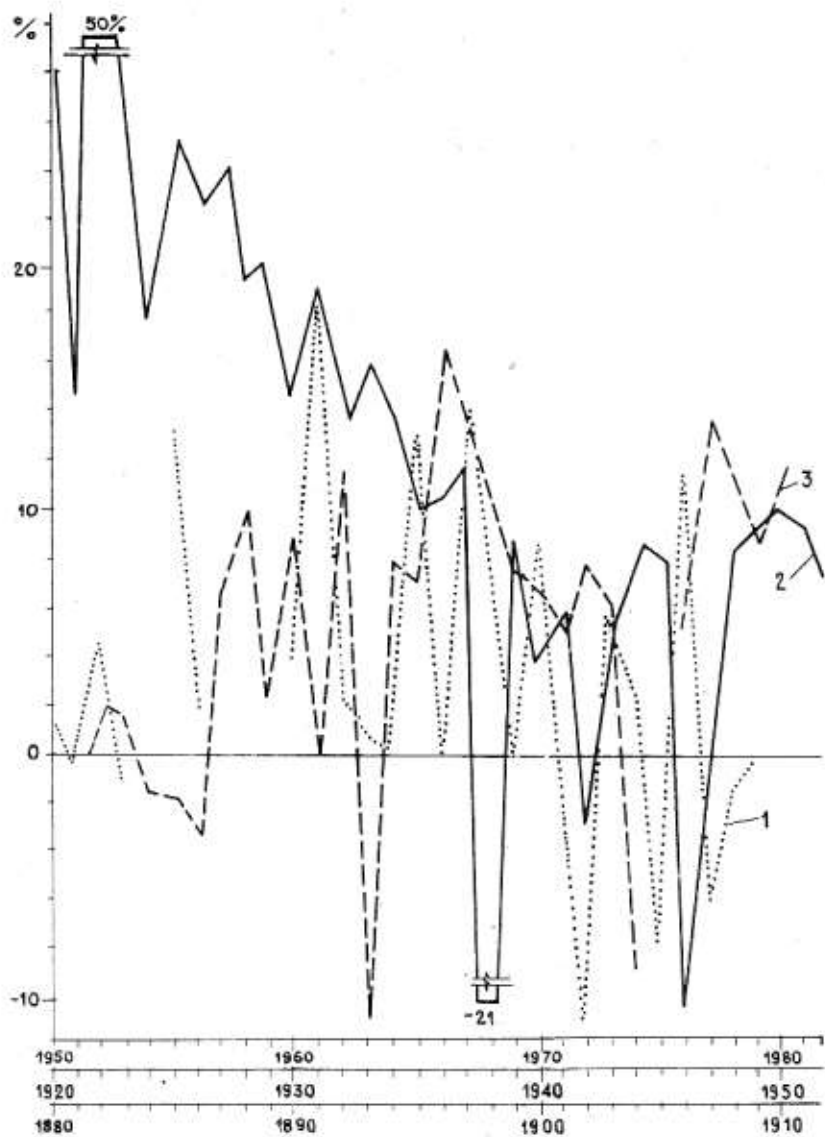


Рис. 2. Изменение интенсивности прироста популяции зубров (в %); 1— в Беловежской пуше; 2—в Кавказском заповеднике; 3—в условиях загонного содержания

зубровой популяции. Ее мигрирующая часть до снегопадов покинула Северное лесничество и откочевала в предгорья за 30—40 км от границ заповедника. Лишенные возможности широко кочевать, зубры Восточного лесничества вновь понесли потери, хотя и в меньших, чем 4 года назад, размерах. Отход животных в целом по популяции составил 12,2%, против 23,9 в первую депрессивную зиму. Многоснежная зима 1975/76 гг. тоже оставила заметный след в развитии отношений между популяцией зубров и окружающей средой. Рост поголовья был прерван падежом, унесшим 11,9% населения. Примерно 85% всех погибших зубров найдено в Восточном лесничестве, тогда как весной 1968 г. здесь было обнаружено 65% павших в заповеднике животных. К 1977 г. популяция достигла уровня численности, который она должна была преодолеть четырьмя годами раньше, если бы ее рост совершался со скоростью, имевшей место до 1967 г.

Суровые зимы хотя и задержали процесс увеличения числа зубров, тем не менее, оказали на него и положительное влияние, стабилизировав уровень прироста поголовья, стимулировав совершенствование адаптивного комплекса популяции. Менее пагубное воздействие климатических факторов на зубров в последующие депрессивные зимы, чем в первую, можно, вероятно, объяснить повышением адаптированности животных. На это указывает тот факт, что почти все зубры Северного лесничества после 1968 г. зимуют в малоснежных и богатых кормами предгорных районах. Не прошли бесследно тяжелые зимовки и для зубров Восточного лесничества. Естественный отбор, видимо, также сформировал у них адаптивные реакции на многоснежье. Но особи северной и восточной частей популяции находятся в разных условиях по отношению к климатическим факторам, которые определяют их динамику в неодинаковой мере. Первые используют свои возможности для миграций, поэтому они хорошо обеспечены сезонными пастбищами и успешно противостоят не только критическим факторам климата, но и мало страдают от пищевой конкуренции. Вторые, хотя и освоили крутосклонные пастбища Восточного лесничества, что позволило им в какой-то мере «спасаться» от многоснежья, подвержены отрицательному влиянию перенаселенности мест зимовок копытными.

В последние пять лет климатические факторы не оказывали катастрофического влияния на численность гибридных зубров. Их население возрастало в виде поступательной прогрессии (см. рис. 1). В 1950—1982 гг. популяция в среднем увеличивалась ежегодно на 6,9%. Исследователи вольных зубров Бело-

вежской пуши конца XIX века (Карцов, 1903; Северцов, 1941) и зубров, содержащихся в питомниках (Заблоцкий, 1957), не обнаружили прямого влияния климата на динамику численности этих животных. На рис. 1 не показаны годы, когда падение численности беловежских зубров имело катастрофический характер, что, по мнению М. А. Заблоцкого, не характерно для их популяций. Аборигенные же кавказские зубры неоднократно подвергались воздействию стихийных катастроф (Филатов, 1912). Аналогично обстояло дело в суровые зимы и с нынешними горными зубрами. И тем не менее они не уступают по темпам прироста не только зубрам, обитавшим в явно ухудшенных условиях Беловежской пуши, но даже превосходят по данному показателю беловежских зубров, содержащихся в питомниках в первой половине нынешнего столетия (см. рис. 2).

Плодовитость

Плодовитость и выживаемость особей определяют динамику любого вида, служат важнейшим приспособлением для сохранения определенного уровня численности, оптимального для существования популяции. У зубров рост населения является результатом сложного сочетания рождаемости и смертности. Благодаря высокой экологической пластичности и жизненной стойкости гибридных животных, неблагоприятные природные условия отражаются на их популяции не столько губелью особей, сколько снижением рождаемости. При разведении в загонах зубрицы могут давать приплод ежегодно, начиная с 4 лет. Реальная плодовитость таких животных нередко превышает потенциальную и составляет свыше 100% (Заблоцкий, 1957). После выпуска зубров Кавказского заповедника из загонов на волю отел на четвертом году жизни стал редким, а на пятом — нормой. После тяжелых зимовок участились случаи отела в шестилетнем возрасте, и период между двумя деторождениями увеличился до 2—3 лет (Калугин, Немцев, 1976). Известно, что у аборигенных кавказских зубров самки приносили телят раз в два-три года, начиная с 5 лет (Филатов, 1912). Дикие беловежские зубрицы давали приплод чаще всего на шестом году жизни с двухлетним перерывом между отелами (Кулагин, 1919). Нет сомнения, что плодовитость диких животных представляет собой продукт естественного отбора. Она вырабатывается в связи с обычными нормами смертности особей каждого поколения на протяжении их индивидуальной жизни. Плодовитость же в загонах служит лишь показателем наследствен-

но обусловленной способности зубров к воспроизводству. Там она обычно постоянна и максимальна, поскольку среда не оказывает ограничивающего влияния. Сейчас плодовитость гибридных зубров почти в два раза меньше, чем при их загонном состоянии. Количество яловых самок возросло по сравнению с 1962 г. в 6 раз и превысило 45%. Эта величина также не остается неизменной в течение ряда лет и чаще всего определяется условиями зимовки животных. В первые два года, следующие за тяжелой зимой, яловость достигает 60—70% и лишь через 2—3 года, по достижении уцелевшими молодыми особями возраста производителей, она снижается до 30—40%, и повышенная плодовитость стада компенсирует убыль депрессивного года. Сходное явление отмечал С. А. Северцов (1941) для Беловежской пуши — после неблагоприятных зимовок истощенные зубрицы там не оплодотворялись и продолжали кормить телят предшествующего года. Это сберегало силы самок и способствовало выживанию приплода. Таким образом, плодовитость современных горных зубриц формируется преимущественно под влиянием физических факторов среды и представляет собой черту, способствующую максимизации индивидуальной приспособленности животных.

Смертность

Рассматривать плодовитость изолированно от других проявлений жизненного цикла, изменение которых может усилить или ослабить действие фактора численности потомства в данной популяции, конечно, нельзя. Рождаемость только с одной стороны показывает, насколько популяция животных способна к поддержанию своего размера и структуры на оптимальном уровне. Возрастные группы, составляющие население зубров, различаются по стойкости к условиям внешней среды. Колебания экологических факторов, которые мало отражаются на взрослых, влияют на молодняк тем сильнее, чем моложе особи. Как уже говорилось, в суровые зимы зубрам свойственна высокая компенсаторная смертность молодняка. Ее размеры зависят не только от степени «давления» абиотических факторов на популяцию. По мере адаптации к климатическим депрессиям величина гибели неполовозрелых особей снижается. В 1975/76 гг. смертность телят была на 30% меньше по сравнению с предыдущими тяжелыми зимовками: за год пала только половина приплода. Учитывая, что такой размер гибели молодняка в Беловежской пуше считался обычным (Северцов, 1941), можно, очевидно, говорить об увеличении сохранности припло-

да по мере развития популяции гибридных зубров. За последние 22 года средняя смертность сеголеток в заповеднике, даже с учетом депрессивных зим, не превышает 28% (рис. 3). Для сравнения укажем, что отход молодняка в зубропитомнике Окского заповедника составил в 1960—1970 гг. 11,3% (Киселева, 1974), а при загонно-выпасной системе содержания в Кавказском заповеднике равнялся 33,3% (Калугин, 1968). В колебаниях уровня смертности младшей возрастной группы зубров (помимо болезней и травм и наряду с условиями зимовок) играет роль весенний климат. Так, обильные снегопады с похолоданием, пришедшиеся на разгар отела весной 1981 г., повлекли за собой значительную гибель сеголеток, которая почти в два раза превысила их смертность в предыдущем году и достигла 31,3%.

Условия смертности молодняка зубров ослабляют влияние как слишком высокой, так и слишком низкой рождаемости в отдельные годы, что позволяет говорить о некотором выравнивающем действии борьбы за существование на кривую роста стада. Несмотря на резкие колебания величины годового приплода и размера его гибели, нарастание числа производителей оказывается весьма правильным, а уровень смертности поголовья в целом — довольно стабильным (рис. 1,3). Среднегодовой отход зубров в период с 1960 по 1982 гг. составляет 5,5%. Если бы не массовые падежи в годы климатических депрессий, эта величина не превышала бы 3,8%. В стаде диких беловежских зубров прошлого века средняя годовая убыль достигала 7,95%. Это дало основание С. А. Северцову (1941) считать их исключительно стойким и долговечным видом. Аборигенные кавказские зубры в отдельные годы несли большие потери, но конкретно процент отхода неизвестен (Филатов, 1912). Животные страдали не только при депрессиях климата, но и в результате эпизоотий, занесенных в горы домашним скотом. Значительную гибель нынешних горных зубров вызывают только крайние отклонения от тех климатических условий, к которым данные животные приспособлены. Такие стихийные бедствия губительны для зубров как непосредственно, так и в связи с сопутствующей им бескормицей. Характерным для них является то, что смертность в данном случае мало зависит от численности животных. Глубокий снег приводит к падежу как плотного, так и редкого населения, а голод быстрее сказывается там, где местообитания перенаселены копытными. Это наглядно подтвердилось на примере Восточного лесничества заповедника. В процессе микроэволюции гибридных зубров прогрессировала их адаптированность к депрессиям климата,

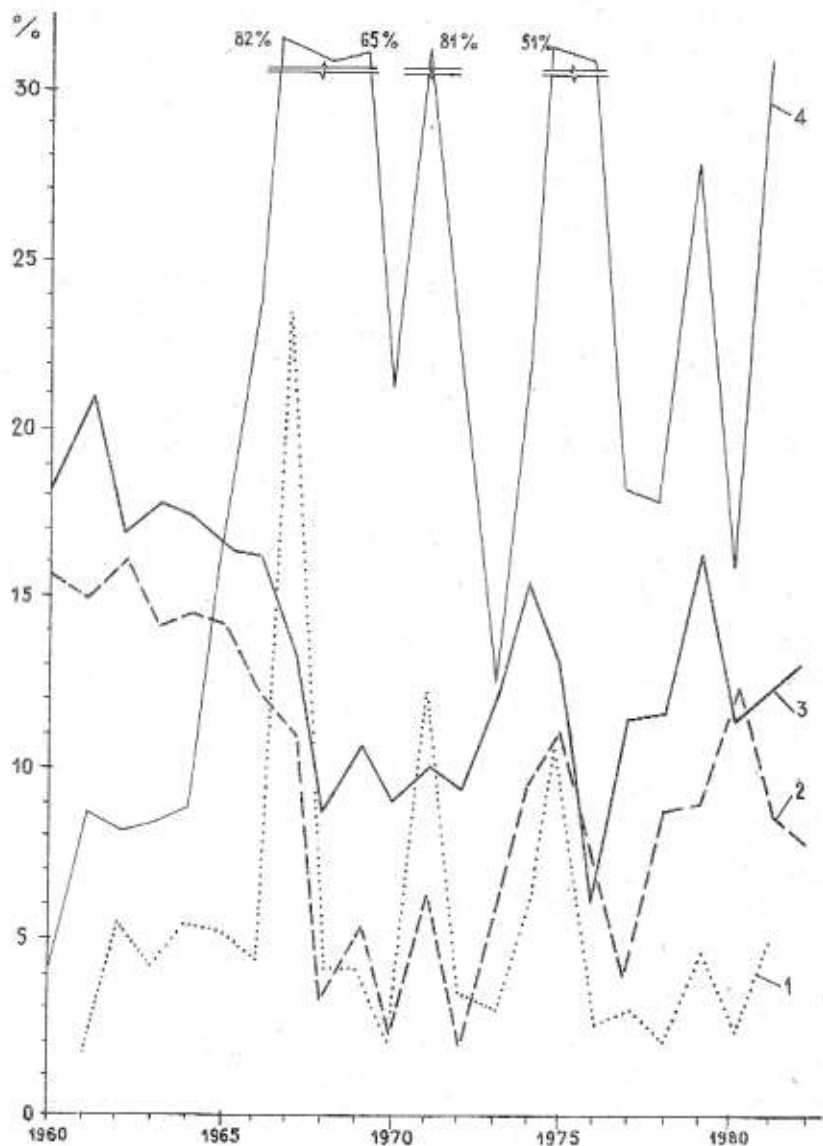


Рис. 3. Колебания доли седелеток (3), годовалых зубрят (2) по отношению ко всему поголовью, динамика смертности приплода (4) и всего населения зубров в Кавказском заповеднике (1)

снижалась смертность и тем самым повышалась долговечность особей. Низкая смертность является реальным критерием экологического приспособления животных к условиям существования. Повышение долговечности, представляющей собой величину, обратную смертности, в свою очередь, служит основным признаком биологического прогресса, так как обуславливает увеличение численности и расселение особей (Одум, 1975). Выживание зубров коррелирует с определенной средой, а сами условия среды всегда подвержены изменениям. Естественный отбор определяет дифференциальный вклад каждого животного в следующие поколения. Этот относительный вклад, называемый приспособленностью или адаптивной ценностью, у гибридных зубров возрастает после каждого массового падежа. Их витальный индекс, составивший в первую депрессивную зиму 55,2%, увеличился затем до 83,6% и 109,4%. В среднем за последние 22 года он равняется 301,12%. Это, несомненно, очень высокий показатель, поскольку у диких беловежских зубров он составлял лишь 269,5%.

Половая и возрастная структура

Продуктивность популяции зависит от количества приносящих потомство самок. О размерах продуктивной части населения зубров можно судить по его половой структуре. В 1978 г. идеальные погодные условия позволили подсчитать и сфотографировать практически всех зубров, выпасающихся летом в заповеднике. Всего в период яра удалось зарегистрировать 188 самцов и 194 самки в возрасте старше двух лет. Для таких крупных копытных, как бизон, лось и беловежский зубр, известно, что численное соотношение полов в пользу самцов часто объясняется близкородственным скрещиванием особей, либо длительным неблагоприятием популяции: недоеданием, экстремальным «давлением» абиотических факторов и т. д. В свою очередь самки, как наиболее продуцирующая часть населения, преобладают, когда имеются условия для роста популяции. Сейчас соотношение взрослых самцов и самок у гибридных зубров примерно равно 1 : 1,4. Видимо, зубровая популяция находится в условиях, способствующих возрастанию численности ее особей. Известно влияние на соотношение полов у млекопитающих многих факторов внешней среды, и в первую очередь, изменения режима питания. Это явление имеет в своей основе различную реакцию половых хромосом на колебания биохимизма организма. Самцы и самки зубров отличаются не только физиологически, различно их отношение к среде, кото-

рое проявляется в дифференцированной смертности. Благодаря высокой генетической и экологической гетерогенности полов, сохраняется экологическая пластичность восстановленных животных при изменении условий обитания. Естественный отбор будет благоприятствовать их популяции до тех пор, пока она не достигнет равновесного соотношения полов.

Для правильной характеристики структуры популяции в целом особенно важно определение доли младших возрастных групп. Именно количество переживших зиму сеголеток определяет годовой прирост стада и соотношение возрастов в нем. Количество полутороговых животных служит также показателем масштабов гибели молодняка в течение первого года. После перевода гибридных зубров на вольный выпас относительная величина приплода и процент сохранности молодняка у них стали закономерно снижаться (см. рис. 3). Этот процесс усугубили климатические депрессии в 1967 и в 1971 гг. В первые суровые зимы выживала лишь пятая часть приплода. Смертность молодняка оставалась высокой и на следующий за тяжелой зимовкой год. Больше половины телят, родившихся в 1968 г., не дожило до годовалого возраста. Сохранность молодняка стоит в прямой зависимости от физиологического состояния плодящихся самок. Суровые зимы в значительной мере действовали на продуктивные качества зубриц. Наряду с ростом адаптированности животных год от года повышалась и способность популяции к воспроизводству в условиях периодически повторяющихся климатических депрессий. Отмеченные выше особенности репродукции зубров, такие как поздний возраст первого отела и двухлетний перерыв между ними, направленные на сбережение силы самок и способствующие выживанию приплода, видимо, обусловлены наследственными свойствами животных, их проявлениями в конкретных условиях и сохранены естественным отбором.

В 1975 г. число сеголеток во встречных нами группах зубров составляло 13,1% от общего количества животных. В течение следующего года зарегистрировано около 470 взрослых особей, 39 годовалых и лишь 33 сеголетка. Следствием последней тяжелой зимовки явилась, как это случалось и ранее, задержка плодовитости популяции зубров. Вслед за такими задержками в ближайший благоприятный год число прохолодавших самок уменьшается и количество телят оказывается выше среднего. Стихийные катастрофы хотя и приводили к временной редукции плодовитости, вместе с тем делали ее такой, чтобы зубры успевали достаточно размножиться в благополучный период между климатическими депрессиями. В 1969, 1974 и 1979 гг.

доля сеголеток была наибольшей. Устойчивость восстановленных зубров к климату складывалась в результате естественного отбора и для каждого момента их существования определялась приспособлениями, приобретенными в предшествующие моменты микроэволюции. После суровой зимы 1967/68 гг. способность животных перекрывать убыль стада повышенной плодовитостью с каждым годом все возрастала. Способность к преодолению сопротивления среды, или так называемый биотический потенциал популяции (Одум, 1975), увеличился к 1970 г. на 16,6%, а к 1975 — еще на 1,8%. Как следствие этого прогресса можно расценить тот факт, что убыль первой тяжелой зимовки была покрыта зубрами за 4 года, а последующих — за 2. Следовательно, задержки плодовитости способствовали не только достижению самками высокого продуктивного уровня, но снижали смертность телят и повышали норму их доживания до взрослого состояния.

В период с 1960 по 1982 гг. сеголетки в среднем составляли 13,5%, а годовалые зубрята — 9,4% от всего поголовья. Количество молодняка в последние годы незначительно отличается от средних величин, что говорит о стабильности состава и отсутствии резких колебаний численности зубров. Доля различных возрастных и половых групп, составляющих их население, имеет в настоящее время следующие значения: сеголетки — 13,3%, годовалые зубрята — 8,0%, самки от двух лет и старше — 42,8%, самцы — 35,9%. Общая половозрастная характеристика отражает состав популяции как единого целого, но не дает представления о различиях динамики населения в разных частях ареала. Между тем, отдельные территориальные группировки в той или иной мере отличаются своей структурой.

Таблица

Половозрастная структура популяции
зубров в заповеднике и за его пределами, %

Структура населения		Кавказский госзаповедник							В среднем по заповеднику	Псебайский заказник
		Магшино	Лугань	Алоус	Алоусские поляны	Мастакан	Бамбак	Сосняки		
неполовозрелые	сеголетки	25,0	11,0	8,8	9,3	4,7	10,8	7,6	12,2	31,4
	годовалые телята	7,5	12,6	5,8	7,7	4,5	20,0	10,1	8,9	9,1
взрослые	самки	40,0	46,7	42,7	52,3	61,3	40,5	64,7	48,2	46,9
	самцы	27,5	29,7	42,7	30,7	29,5	28,7	17,6	30,9	12,6
	Всего	100	100	100	100	100	100	100	100	100

В этом можно убедиться на примере учетных данных за 1982 г. в таблице. Для первых пяти учетных участков, расположенных в восточной части ареала, характерно относительно высокое число самцов и сеголеток. Правда, первые особенно многочисленны в центре района (на Алоусе) и сравнительно реже встречаются по его границам. Процент же сеголеток выше всего в неблагоприятном для зубров участке Восточного лесничества (Магишо). Видимо, здесь компенсаторная смертность новорожденных больше, чем в других районах заповедника, о чем, кстати, говорит и довольно низкий, по сравнению с сеголетками, процент годовалых телят. Обратное соотношение между группами неполовозрелых животных наблюдается в Северном лесничестве. Зубры этого района мигрируют осенью на вырубку в предгорья, и там остается летовать значительное число самок, запоздавших с весенней откочевкой в горы из-за отелов. Судя по относительному количеству встреч животных разного пола и возраста в 1982 г., на незаповедной части ареала летом обитает значительно меньше самцов-одиночек и самок с двух-трехгодовалыми телятами, чем в заповеднике. Хотя пространственные группировки зубров не изолированы репродуктивно друг от друга, различия в структуре их населения существенны. Они отражают разные условия существования и неодинаковое отношение зубров к комплексам условий среды, действующим на них прямо или косвенно на протяжении ареала.

Выводы

1. Для динамики популяции восстановленных зубров характерны длительные периоды нарастания численности, прерываемые падежами в годы климатических депрессий. За последние 32 года население гибридных животных увеличилось в 41 раз и достигло к 1982 г. 1200 голов. Темпы прироста поголовья зубров резко изменялись с 1967 по 1976 гг., но в последние 5 лет стабилизировались и составляют в среднем 9,2% в год.

2. Плодовитость вольнообитающих зубров почти в два раза меньше, чем при их загонном содержании. Количество яловых зубриц возросло по сравнению с 1962 г. в 6 раз и превышает 45%. Это объясняется увеличением возраста первого деторождения и перерыва между отелами, как следствие естественного отбора, направленного на сбережение силы самок в условиях периодически повторяющихся тяжелых зимовок.

3. Депрессии климата приводят к временным задержкам плодовитости зубров, которые способствуют достижению самками высокого продуктивного уровня и снижают смертность телят. Вслед за такими задержками в ближайший благоприят-

ный год число яловых самок уменьшается и повышенная плодovitость стада компенсирует убыль депрессивного года.

4. Устойчивость гибридных зубров к климату за двадцать лет вольного обитания существенно возросла. Как следствие этого, снизилась величина гибели неполовозрелых особей и в среднем за период с 1960 по 1982 гг. составляет 28%. Общая смертность поголовья не превышает 5,5%, что служит реальным признаком долговечности зубров. В пользу их устойчивости к условиям существования свидетельствует высокий витальный индекс популяции, который в среднем за последние 22 года равняется 301,12%.

5. В заповеднике летом обитает на 20% больше взрослых самок, чем самцов, т. е. наиболее продуцирующая часть населения зубров превалирует. Доля различных половых и возрастных групп в целом по популяции следующая: сеголетки составляют 13,3% поголовья, годовалые зубрята — 8,0%, половозрелые самки — 42,8, самцы — 35,9%. Структура населения зубров на заповедной территории и за ее пределами неодинакова и отражает разные условия существования животных в пределах ареала.

6. В сопредельных с заповедником районах обитает от 30% поголовья восстановленных зубров летом до 45% в зимнее время. При условии, что средняя скорость роста их населения существенно не изменится и в ближайшее время не произойдет депрессия климата, можно ожидать к 1985 г. увеличения их численности в заповеднике до 1 тыс. голов.

Л и т е р а т у р а

- Заблоцкий М. А. Некоторые биологические особенности зубра и их изменение в условиях загонного содержания.—Тр. Приокско-Террасного заповедника, вып. 1. М., 1957, с. 11—97.
- Калугин С. Г. Восстановление зубра на Северо-Западном Кавказе.—Тр. Кавказского заповедника, вып. X. М., 1968, с. 3—94.
- Калугин С. Г., Немцев А. С. Зубры Северо-Западного Кавказа.—В кн.: Охрана природы Адыгеи. Майкоп, 1976, с. 67—72.
- Карцов Г. Беловежская пуца, ее исторический очерк. Спб, 1903.
- Киселева Е. Г. Разведение зубров в питомнике Окского заповедника.—В кн.: Березинский заповедник, вып. 3. Минск, 1972, с. 103—138.
- Котов В. А. Трудная для диких копытных животных зима в Кавказском заповеднике.—Бюлл. МОИП, т. 74(1). М., 1969, с. 57—61.
- Кулагин Н. М. Зубры Беловежской пуши. М., 1919.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., 1941.
- Филатов Д. О кавказском зубре.—В кн.: Зап. Акад. наук, VII серия, т. XXX, № 8. Спб., 1912, с. 40.