

Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника
им. Х.Г. Шапошникова. Выпуск 22



С.А. Трепет

КОПЫТНЫЕ
Северо-Западного Кавказа:
современное состояние
и механизмы устойчивости
популяций



КУБАНСКОЕ КНИЖНОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО

КРАСНОДАР
2014

ББК
УДК
Т

Научный редактор: доктор биол. наук, проф. Кудактин А.Н.
Рецензенты: доктор биол. наук, проф. Никольский А.А.
доктор биол. наук, проф. Баскин Л.М.

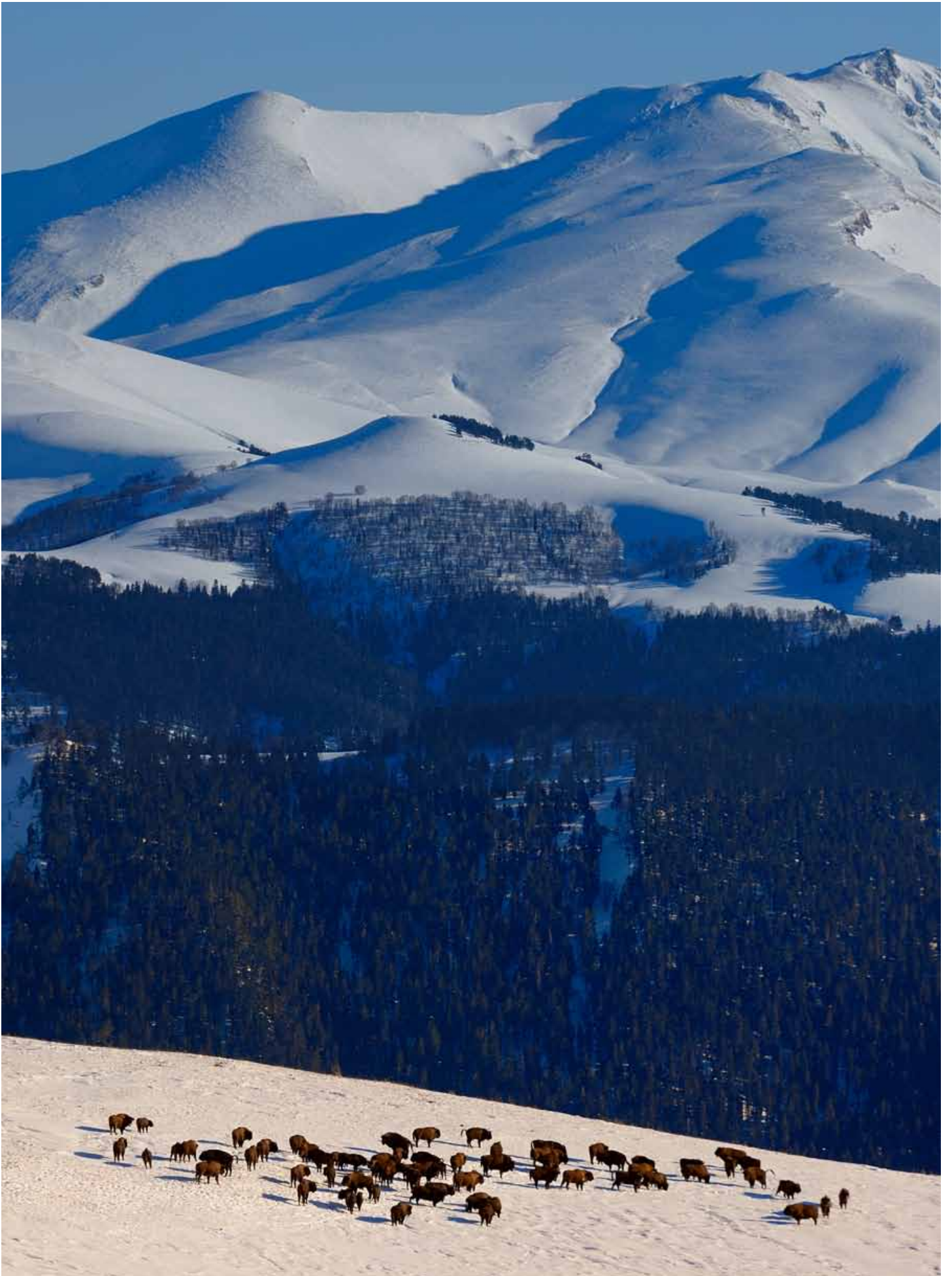
Трепет, С.А.

Т Копытные Северо-Западного Кавказа: современное состояние и механизмы устойчивости популяций / С.А. Трепет. – Краснодар : Кубанское книжное издательство (издатель И.А. Богров), 2014. – 152 с.: ил. – (Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова. Выпуск 22.)

В книге на основе данных многолетней динамики численности и структуры популяций четырех видов копытных Северо-Западного Кавказа (зубра, оленя, тура и серны) предпринята попытка выяснить причины их относительной устойчивости. Проанализированы механизмы изменения численности этих видов и отношение популяций к основным факторам среды: браконьерству, многоснежным зимам и хищничеству волка. Книга предназначена для биологов и специалистов в области охраны видов и экосистем.

Содержание

Предисловие	5
ЗУБР	7
Аборигенные зубры Кавказа: история изучения и гибели	8
Восстановление и современное состояние популяции зубра	28
Динамика ареала	31
Начало расселения зубров до 1965 г.	31
Формирование ареала зубров до 1980-х гг.	36
Сокращение ареала зубров в 1990-х гг.	37
Современные тенденции динамики ареала.....	39
Зимовки зубров	41
Зимовки аборигенных зубров Кавказа.....	41
Зимовки восстановленных зубров.....	42
Современные зимовки зубров	43
Динамика численности.....	48
Половозрастная структура.....	49
БЛАГОРОДНЫЙ ОЛЕНЬ	53
Современное состояние кавказской популяции благородного оленя	54
Структура популяции благородного оленя	63
Динамика численности.....	64
Пространственная структура	66
Зимовки оленя	69
Половозрастная структура.....	71
Влияние факторов среды на динамику популяции благородного оленя	75
Обзор факторов.....	75
Методы исследования	77
Основные результаты.....	78
Влияние многоснежных зим	78
Влияние хищничества волка	80
Влияние браконьерства	83
КАВКАЗСКАЯ СЕРНА	85
Современное состояние популяции кавказской серны	86
Структура популяции серны	90
Динамика численности.....	91
Пространственная структура	92
Возрастная структура	94
Влияние факторов среды на динамику популяции серны	97
Обзор факторов.....	97
Основные результаты.....	97
Влияние многоснежных зим	97
Влияние хищничества волка	101
Влияние браконьерства	102
ЗАПАДНОКАВКАЗСКИЙ ТУР	105
Современное состояние популяции тура на Кавказе	106
Структура популяции тура	110
Динамика численности.....	111
Пространственная структура	112
Половозрастная структура.....	116
Влияние факторов среды на динамику популяции тура	118
Обзор факторов.....	118
Основные результаты.....	119
Влияние многоснежных зим	119
Влияние хищничества волка	121
Влияние браконьерства	124
МЕХАНИЗМ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ОЛЕНЯ, ТУРА И СЕРНЫ	127
Подход к анализу.....	128
Основные результаты.....	130
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	139
ЛИТЕРАТУРА	142



Предисловие

За последние 100 лет популяции диких животных на Северо-Западном Кавказе испытывали неоднократные потрясения, всегда связанные с социальными, военными, политическими катастрофами: после революции и гражданской войны, после Великой Отечественной, в период распада Советского Союза. Кроме того, популяции копытных и хищников находились под влиянием периодически повторяющихся природных аномалий, а также различных биотехнических мероприятий и сомнительных экспериментов даже на особо охраняемых природных территориях. В разные периоды животные являлись то объектом массового истребления, то пристального внимания.

Популяция аборигенного кавказского зубра, не выдержав преследования человеком, все же вымерла в начале 1920-х гг., а популяция горного зубра, восстановленного в экосистемах Северо-Западного Кавказа, попав в сходные условия в 1990-х гг., выжила. Исчез к середине XX в. из этого района Кавказа переднеазиатский леопард. Сохранились, хотя и сократили численность и ареал, популяции благородного оленя, кавказской серны, западнокавказского тура. Сохранилась популяция волка, несмотря на беспрецедентные меры по его уничтожению, а ареал шакала — редкий случай для такого крупного хищника — в 1960-х гг. расширился на северный макросклон Главного Кавказского хребта.

Что происходит в популяциях при значительном снижении численности? Почему одни популяции исчезли, а другие, испытывая воздействие целого комплекса биотических, климатических и антропогенных факторов, остаются относительно устойчивыми к их негативному влиянию на протяжении длительного времени? Каков механизм популяционного ответа на антропогенный пресс? Ответы на эти вопросы очень важны, поскольку понимание этого механизма может дать ключ к решению проблемы управления сохранившихся и разработки алгоритма восстановления исчезнувших популяций или локальных группировок животных. В настоящей работе, проанализировав динамику, современное состояние и роль основных факторов среды, мы попытались выявить причины, или механизмы устойчивости популяций копытных на Северо-Западном Кавказе.

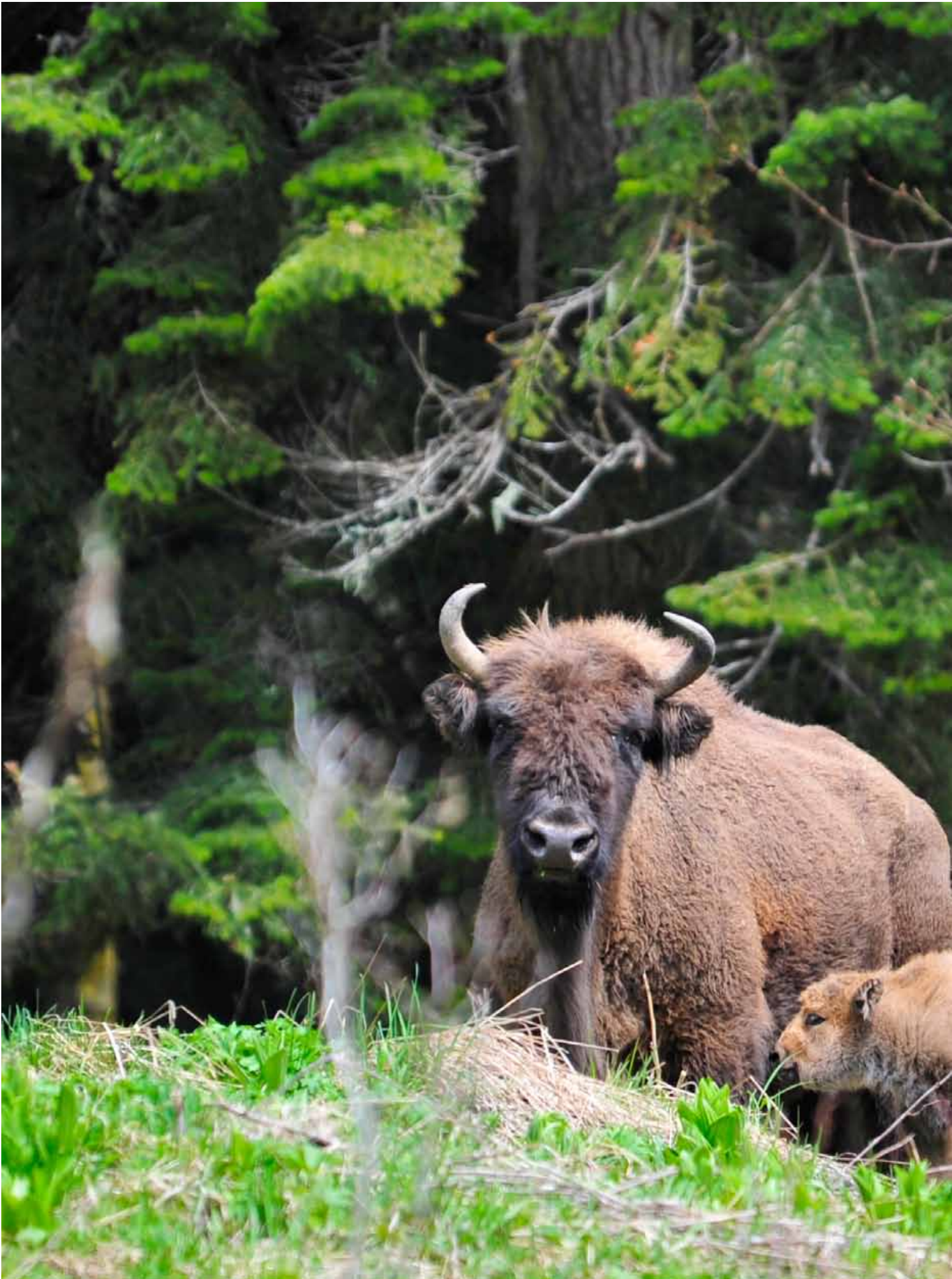
Объектом нашего исследования стали популяции горного зубра, благородного оленя, серны и тура, обитающие в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике и сопредельных с ним местообитаниях. Динамика их популяций на протяжении века определялась здесь, в основном, сочетанием естественных факторов среды. Режим особой охраны существенно ограничил влияние человека, что дало возможность оценить соотношение и роль этих факторов. В периоды социальных бедствий границы особо охраняемых природных территорий, в том числе и Кавказского заповедника, переставали существовать. И на примере таких «эталонных», ненарушенных, например, охотой, популяций очень удобно проследить, каков популяционный ответ на массовое браконьерство.

Подход к изучению популяций зубра и других копытных несколько различался. Зубр — восстановленный вид, и становление его популяции в заповеднике все еще продолжается. Поэтому основное внимание было уделено пространственной структуре популяции: процессу формирования ареала и его динамике в меняющихся условиях среды, зимовкам, миграциям. Проследить многолетнюю динамику локальных группировок современных зубров не представляется возможным, тем более что они постоянно меняются. Отношение зубра к климатическим и биотическим факторам среды иное, чем у других копытных: зубры практически не испытывают влияния хищничества и, за исключением периода натурализации, многоснежных зим. Большое место в работе отведено обзору литературных свидетельств, касающихся аборигенного кавказского зубра, особенно, причинам его гибели.

Популяции оленя, серны и тура имеют четко организованную, сложившуюся столетиями пространственную структуру. В заповеднике хорошо организован мониторинг популяций этих видов: на протяжении десятилетий ежегодно проводится учет всех локальных группировок. В мире таких рядов данных немного. Это дало возможность провести анализ динамики не только всей популяции, но и каждой локальной группировки, а также оценить влияние на них основных факторов среды: многоснежья, хищничества волка и браконьерства. При помощи моделирования был изучен механизм изменения численности этих видов.

В заключение мы попытались ответить еще на один вопрос: что угрожает этим популяциям в будущем и что нужно сделать для их сохранения?

Автор выражает огромную признательность В. Акатову, А. Немцеву, А. Кудактину, Ю. Сухоруких за искреннее участие в выборе основных направлений исследований, Т. Ескиной — за ценные идеи и помощь в статистической обработке данных, Э. Аскерову, А. Боку, П. Вейнбергу, Г. Джамирзоеву, Н. Зазанашвили, А. Малхасяну, А. Пхитикову, Ю. Яровенко — за любезно предоставленные сведения о состоянии популяций копытных в различных уголках Кавказа, Д. Андрееву — за информацию о кавказском зубре и возможность использовать прекрасно подобранную электронную краеведческую библиотеку, а также всем, кто на протяжении двадцати лет делал трудности и радости полевых работ в горах Кавказского заповедника.





ЗУБР

Необходимо вкратце остановиться на истории зубра за последнее столетие. Она весьма поучительна, и только зная ее, можно отвергать часто высказывавшиеся в печати (даже в научных работах) измышления о вымирании зубра по каким-то естественным причинам. Отбросив же эти ложные предположения, мы с большим правом можем ставить вопрос о восстановлении зубра.

И.С. Башкиров

АБОРИГЕННЫЕ ЗУБРЫ КАВКАЗА: ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И ГИБЕЛИ

О существовании кавказских зубров научная общественность окончательно узнала только в XIX в. Их редкость и полная неизученность привлекли внимание многих исследователей в Европе и России. При этом и по сей день исторические сведения и свидетельства о существовании и распространении кавказского зубра до середины XIX века скудны и отрывочны.

Ранние памятники материальной культуры с останками зубров, относящиеся к эпохе палеолита и позднего неолита, были обнаружены по всему Кавказу. По свидетельству археологов, зубр был одним из наиболее распространенных объектов охоты древних людей: на Ильской палеолитической стоянке в числе других обнаружены останки 43 особей зубров (**Верещагин, 1959**). Останки зубров были обнаружены также и на Даховской пещерной стоянке первобытного человека недалеко от Майкопа. Пещера характеризуется как временное охотничье поселение эпохи палеолита (**Формозов, 1961**). Пятнадцать тысяч обломков костей животных, в основном принадлежащих зубру, были найдены на Баракаевской пещерной стоянке в Мостовском районе Краснодарского края (**там же**). Кроме этого Н.К. Верещагин (1959) упоминает о двух черепах зубров, извлеченных из первой надпойменной террасы Терека под Моздоком, при этом полости черепов зубров были забиты вулканическим пеплом.

О том, что зубры обитали на ныне безлесной равнине и в горах Центрального Предкавказья, свидетельствуют коллекции черепов этих гигантов, собранные в осетинских святилищах — дзуарах (XVIII—XIX вв.). Что же касается Закавказья, то еще Рашид ад-Дин¹ сообщал, что Абага-хан, зимую в 1275—1276 гг. в Арране и в 5 фарсангах от Шахруда, стал охотиться в лесу на «горных буйволов». При описании охоты Газан-хана в Тальше в 1301—1302 гг. этот летописец отметил: «После этого воины устроили облаву и гнали дичь, как то: горных буйволов, джуров, диких коз и ослов, шакалов, лисиц, волков, медведей и других всевозможных диких и хищных зверей вовнутрь изгороди, до тех пор, пока они все не собрались в том загоне» (**Рашид ад-Дин, 1946, с. 188—189**). При этом слухи о диких быках в горах Тальша и Эльбруса сохранялись вплоть до XIX века (**Menetries, 1832**).

В европейской науке кавказский зубр впервые упоминается в литературе в XVII в. В 1625 г. доминиканский монах Жан де Люка в своем «Описании перекопских и ногайских татар, черкесов, мингрелов и грузин», описывая застолье у черкесов, упоминает, что «вместо стаканов они употребляют рога диких буйволов и других животных» (**Де Люка, 1879, с. 491**).

Спустя несколько десятилетий, в 1654 г., другой доминиканский монах, Арканджело Ламберти, в труде «Описание Колхиды, называемой теперь Мингрелией, в котором говорится о происхождении, обычаях и природе этих стран» указывал, хотя и по слухам, на существование некоего дикого буйвола на границе Мингрелии (**Ламберти, 1877, с. 223**).

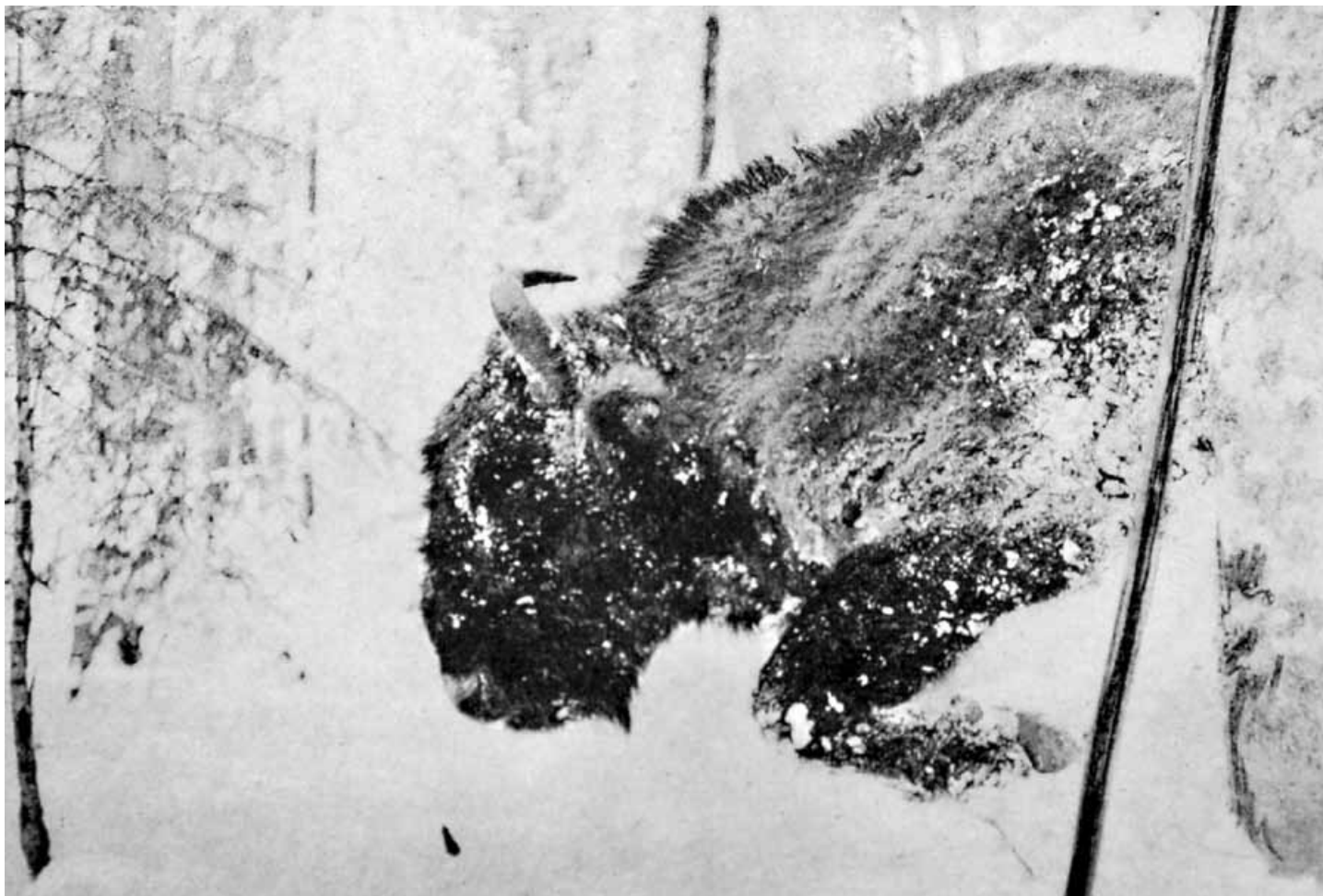
Знаменитый естествоиспытатель XVIII в. Петр Симон Паллас в своем труде «Zoographia Rosso-Asiatica» приводит интересные свидетельства о зубрах Кавказа. В частности, он ссылается на известия, которые ему удалось найти в архивах Петербургской Академии наук. В соответствии с ними, Георг Мориц Ловитц, русско-немецкий математик, астроном и географ, после одного из своих путешествий по южной России оставил записку, в которой упоминает о зубре, убитом около 1770 г. абхазским князем Исламом недалеко от современного Пятигорска, под горой Бештау. Расстояние между рогами у этого зубра равнялось 17 дюймам, а из его шкуры в районе спины было вырезано ремней общей длиной в 29 английских футов (**Pallas, 1811**).

Следующее по времени известие о кавказском зубре, которое приводит Паллас, принадлежит Иоганну Антону Гюльденштедту, действительному члену Петербургской Академии наук, руководителю одной из академических экспедиций, работавшей на Кавказе с 1770 по 1774 гг. Путешествуя по Дигории, он посетил пещеру-святилище Олисай-дон, расположенную в ущелье р. Урух близ селения Заделеск, где обследовал помещенные там черепа различных жертвенных животных². Среди них он обнаружил 14 черепов зубров. Измерив их, Гюльденштедт убедился, что по величине они значительно уступают черепам беловежского зубра (**Pallas, 1811**).

Однако в Москве о кавказских зубрах знали задолго до сообщений Ловитца и Гюльденштедта. В X томе «Полного собрания законов Российской империи с 1649 г.» под номером 7994 помещен Именной приказ «О ловле и присылке ко Двору и в Измайловский зверинец ежегодно разных живых зверей», данный из кабинета Ее величества императрицы Анны Иоанновны Астраханскому обер-коменданту 31 декабря 1738 г. В частности, в нем говорится: «Еще известно нам, что в Кабарде есть дикие быки и кдосы, которые по-тамошнему называются домбаи, того ряда имее-те вы всячески стараться, не жалея на то употребить несколько из казны нашей денег, чтобы тамошние князья одного рода бычков и телок молодых по 5 или по 10 велели ловить и присылать в Кизлярскую крепость, а там оных несколько времени прикармливать к хлебу, а когда привыкнут, то присылать

¹ Визирь государства Хулагуидов, составивший в начале XIV в. выдающееся историческое сочинение на персидском языке.

² В священной пещере Северной Осетии Олисай-дон (Дигоризед) за 6 веков, по подсчетам учёных, накопилось черепов: 1396 овец, 244 коз, 492 коров и быков, 1 буйвола, 3 кабанов, 51 козули, 661 благородного оленя, 6 лосей, 4 дагестанских козлов, 25 серн, 73 зубров (**Верещагин, Наниев, 1948**). Начало накопления черепов зубров и лосей в пещере приходится, предположительно, на XIV век, а прекращение — на конец XVIII — начало XIX вв. На одном из черепов зубра была видна вырезанная надпись «1833», возможно, свидетельствующая о дате отстрела одного из последних в Осетии зубров (**Верещагин, Семенов-Тянь-Шанский, 1948**).



Аборигенный кавказский зубр. Фото Э.К. Ютнера (внизу), 1903 г. Фото Д.П. Филатова (вверху), около 1910 г. Архив Кавказского заповедника



в Астрахань водою, а из Астрахани отправлять их с прочими зверьми в Москву, и о том же имеет вы от себя писать и к Шамхалу Горскому, также в Кизлярскую крепость к коменданту, и к Элмурзе Черкасскому, чтоб и в ловле и присылке оных бычков и телок старание приложили» (**Полное собрание..., 1830, с. 993**). Вполне возможно, что в Чечне и Северной Осетии зубры водились еще во время экспедиции Гюльденштедта, т. е. в 1770–1774 гг.

После путешествий Гюльденштедта долгое время не было никаких известий о кавказских зубрах, так что уже в 1825 г. профессор Виленского университета А.Г. Боянус признал баснословным существование зубров на Кавказе, а также в Молдавии: «*Fabulosae sunt quae de Moldaviae et Caucasi Uro hodierno passim dicuntur*» (**Bojanus, 1827, с. 413**).

В 1829 г. по инициативе начальника Кавказской линии генерала Г.А. Эммануэля была проведена знаменитая экспедиция по исследованию Эльбруса и Кавказских гор. По итогам экспедиции был собран обширный фактический материал для дальнейших исследований, однако зоолог экспедиции, хранитель зоологического кабинета Академии наук Э. Менетриэ не обнаружил никаких следов зубров в районе Эльбруса и был вынужден предположить, что в его время зубр уже не жил на Кавказе, но был там довольно обыкновенен лет за 60–80 перед тем (**Menetries, 1832**).

В 1835 г. в «Лесном журнале» появилась статья натуралиста Э.И. Эйхвальда о зубрах, в которой он, помимо прочего, упоминал о кавказцах, посетивших зоологический музей в Вильне и признавших в белокежском зубре животное, тождественное с кавказским, называемым «домбей» (**по: Усов, 1865, с. 14**). В другой своей работе Эйхвальд указывал, что зубр на Кавказе «проживал в Большой Кабарде, на северных склонах Эльбруса, у реки Бабук, впадающей в реку Терек, который впадает в реку Агура, а та в свою очередь, в Кубань». Он утверждал также, что кабардинцы, живущие в здешних местах, и поныне охотятся на зубров (**Eichwald, 1831**).

В апреле 1836 г. кавказский берег Черного моря посетил ученый-натуралист, профессор одесского Ришельевского лицея Александр фон Нордман. В этой экспедиции его сопровождали садовник Одесского ботанического сада Т. Доллингер и известный прозаик-романтик А. Бестужев-Марлинский, прекрасно знавший местные обычаи и топографию.

Путешествие по Кавказу в те годы вовсе не было похоже на курортную прогулку. Морской путь от Геленджика до Сухума экспедиция совершила на военном фрегате «Бургас» (**Нордман, 1838**). Местные жители не были расположены к русским, и путешественники вынуждены были совершать своеобразные десанты: раз двадцать высаживались они на берег под прикрытием конвоя с пушкой, собирали образцы и быстро возвращались на корабль. В окрестностях Геленджика,

Гагры, Пицунды, Нового Афона и Сухума экспедиции удалось собрать до 2000 экземпляров растений и богатую коллекцию насекомых и земноводных. Затем отряд высадился на одну из гор Месхетского хребта. Там, ослабленные малярией, участники экспедиции жили в развалинах, ранее заселенных аджарскими пастухами, и в течение трех недель исследовали ближайшие вершины, после чего верхом через Кутаис и Зугдиди и морем через Поты, Геленджик и Севастополь путешественники вернулись домой.

Результаты экспедиции, за которую Нордман в 1836 г. получил царскую награду в виде бриллиантового перстня, оказались значительными: было добыто 12 000 образцов растений (среди новых растений, доставленных Нордманом, была и кавказская пихта), 300 моллюсков, 232 тушки птиц, 3600 насекомых и так далее. Кроме того, ученый составил список исторических развалин (из 43-х мест) на территории Абхазии (**Нордман, 1838**). Однако самыми интересными были сведения, касающиеся зубров.

Нордман сообщает, что, «хотя зубр уже не встречается вблизи горной дороги из Тамани в Тифлис, но внутри горных цепей Кавказа попадается нередко... Постоянным местом обитания зубров служит пространство не меньше 200 верст от реки Кубани до истоков реки Бзыбь. На Кубани в течение круглого года зубры живут в болотистых местностях. В стране же Абадзехов летом зубры уходят в горы, поскольку племена джигетов и айбга, а также жители округа Псху, довольно часто охотятся на них. Осенью и зимой зубры спускаются обратно в долины. От Бамбор ближайшее место, где особенно часто встречаются зубры, есть в землях под названием Заадан, расположенных между абхазскими и джигетскими племенами» (**Nordman, 1838, с. 306**).

В Абхазии, в Бамборах, Нордману показали княжеские кубки, сделанные из зубриных рогов. На пиру у мингрельского князя Левона Дадиани Нордман насчитал 50–70 подобных кубков, а в Имеретии он встретил подобные кубки, инкрустированные серебром. При этом Нордман отмечает, что все эти кубки были вывезены из Абхазии.

Когда он поздней осенью 1836 г. возвратился в Абхазию, то узнал, что недалеко от Сухум-Кале князь Гассан-Бей получил известие, что вследствие выпавшего недавно в горах снега в долинах племени Псху появились зубры. Воспользоваться же экспедицией в эту страну Нордман не смог по причине недостатка в средствах. Добыть зубра брались за 150 рублей серебром.

В дополнение ко всем этим данным, Нордман, опираясь на устные сообщения барона Ф.Ф. Торнау, рассказывает об одной кавказской охоте на зубров в долине Большого Зеленчука и замечает, что животные эти водятся не только на указанной реке, но и в скалистых, обильных ущельями долинах Урупа и Большой Лабы, а также в хвойных лесах Главного хребта

ниже линии вечного снега. Воспоминания же самого барона Торнау увидели свет несколько позднее.

Фёдор Фёдорович Торнау – русский офицер, дипломат, писатель, разведчик, участник Кавказской войны. 1835 по 1838 гг. провел среди горцев в качестве разведчика, в том числе в качестве пленника. Первая его экспедиция прошла по маршруту из Гагр через истоки Чхалты и Главный Кавказский хребет в ущелье Большого Зеленчука и далее по долине Урупа в ст. Баталпашинскую и Пятигорск. В следующий свой поход Торнау первым из русских под видом горца проник в 1835 г. через Главный Кавказский хребет (перевал Псеашха) в район современного Большого Сочи (Красная Поляна, Кудепста, Хоста, Мацеста, Центральная часть Сочи) с целью *«тайного обозрения морского побережья к северу от Гагры»*. Во время третьей экспедиции с целью разведки морского побережья от р. Сочи до Геленджика в результате предательства проводников Торнау попал в плен к кабардинцам, где провел два года и два месяца. Горцы потребовали за него огромный выкуп: столько золота, сколько весил сам пленный. После нескольких безуспешных попыток его освобождения русскими войсками в ноябре 1838 г. ногайскому князю Тембулату Карамурзину удалось похитить пленника у кабардинцев.

В 1848 г. в журнале «Современник» была помещена статья неизвестного автора «Охота за зубрами на Кавказе в ущелье Большого Зеленчука». Эта статья была доставлена в редакцию «Современника» профессором Московского университета К.Ф. Рудье. Он снабдил статью небольшим предисловием, в котором говорит, что она написана *«образованным русским путешественником, который провел на Кавказе слишком 10 лет и сам участвовал на этой охоте, чего никому не удавалось»* (Торнау, 1848, с. 314).

В самой статье описывается случайная охота за дикими быками, «адомбеями», как зовут их абхазцы. Автор видел здесь целое стадо адомбеев, состоящее из огромного мохнатого быка, нескольких коров и телят. Бык был убит. Автор о нем пишет следующее:

«Когда мы подбежали к нашей добыче, издыхавшей в предсмертных судорогах, то я увидел, что этот адомбей был настоящий зубр (Vosigus). ... Видом он похож на обыкновенного быка: голова большая, глаза маленькие и глубоко вдавлены; рога короткие и толстые; передняя часть тела, т. е. голова, грудь и плечи, покрыты мохнатой шерстью; под нижнюю челюстью довольно длинная борода; на задней части тела шерсть короткая и лоснящаяся, ноги низкие и жилистые, хвост не очень длинный; цвет шерсти темно-коричневый. Росту убитый зубр был очень большого: длина его с головой простиралась до 10-ти футов, высота несколько более 2 аршин. Сняв с него шкуру и растянув ее, мы сделали навес, под которым и поместились все 7 человек». Далее автор пишет: *«Об адомбеях или зубрах я узнал от*

абхазцев, что они водятся не в одном ущелье Большого Зеленчука, но и по сосновым лесам, растущим близ вечных снегов главного хребта, в ущельях Урупа и Большой Лавы, но нигде более» (Торнау, 1848, с. 320).

Следует отметить, что публикациям Нордмана и Торнау предшествовало одно очень важное событие. В 1836 г. командир Отдельного Кавказского корпуса и главноуправляющий гражданской частью и пограничными делами на Кавказе барон Г.В. Розен выслал в дар Императорской Академии наук шкуру кавказского зубра. Это позволило научной общественности признать несомненным существование зубра на Кавказе, ибо все предыдущие известия о кавказских зубрах, которые мы описали выше, сводятся к простым рассказам и даже не к свидетельствам очевидцев.

21 декабря 1836 г. на Заседании Академии наук академик К.М. Бэр прочел записку о сравнении присланной шкуры кавказского зубра с чучелом беловежского зубра, находившемся в академическом музее. Бэр пришел к заключению, что эти животные, хотя и отличаются некоторыми особенностями друг от друга, все же должны быть признаны тождественными. Однако окончательное решение данного вопроса было отложено до получения новых доказательств.

В 1864 г. Московский зоологический сад посетил генерал граф Н.И. Евдокимов, герой Кавказской войны, и обещал добыть кавказского зубра для Москвы. По поручению графа полковник Аглинцов два раза ездил в горы на охоту за зубрами, но его попытки добыть зверя были неудачны, хотя ему и удавалось видеть издали стада зубров в 40 и 60 особей (Усов, 1988). Вскоре после этого профессор зоологии Московского университета С.А. Усов, занимавший также должность директора Московского зоологического сада, обратился к Великому Князю Михаилу Николаевичу, бывшему тогда Наместником на Кавказе, с просьбой прислать в дар Московскому зоологическому саду шкуру или живого кавказского зубра.

Уже в 1867 г. на земле Зеленчукского округа в обширных сосновых лесах в верховьях р. Уруп жителем Кувинского аула Батыр-Гиреем Аджиевым был пойман годовалый зубр-самец. 2 мая 1867 г. он был представлен в г. Баталпашинске Его Высочеству Наместнику Кавказскому, а после направлен в Карачай, где климат более соответствовал климату его родины (Кавказский зубр, 1867). Спустя некоторое время этот зубр, получивший имя Казбич, был доставлен в Московский зоологический сад. К сожалению, сведений об участии его в размножении и продолжительности жизни не сохранилось.

Некоторые исследователи (Туркин, Сатунин, 1902) ставили под сомнение сам факт существования живого зубренка, пойманного на Кавказе и доставленного в Москву. Однако известный натуралист и исследователь Кавказа Н.Я. Динник, будучи учеником

профессора Усова, подтверждает, что зубренок действительно был прислан и помещен в Московский зоологический сад: «Мне самому пришлось видеть только двух кавказских зубров: одного, присланного с Кавказа в конце шестидесятых годов в Московский зоологический сад, а другого в городе Баталпаинске, у покойного Н.Г. Петрусевича. Последний из этих зубров был очень ручным, ходил вместе с коровами в поле и снова возвращался домой. Какая участь потом постигла его, мне неизвестно» (Динник, 1884, с. 361).

Вслед за поимкой молодого зубра в научном обществе стали появляться и другие не менее ценные факты. В августе 1866 г. известному натуралисту и основателю Кавказского музея Г.И. Раdde было поручено поместить в музей шкуру зубра, которую начальник Кубанской области граф Сумароков-Эльстон представил в Боржоме на рассмотрение Наместника Кавказского. Как вспоминал Раdde, это была «шкура молодого недоросшего самца, убитого весной; она так сильно линяла, что на шее и груди зимний мех, похожий на войлок, не прикреплялся к самой коже, а только едва придерживался отдельными, жидкими проросшими летними волосами» (Раdde, 1867, с. 452). Раdde берег эту шкуру недолго — в апреле 1867 г. исполнилась его просьба к графу Сумарокову-Эльстону достать по возможности старого самца с зимними покровами. Новая шкура принадлежала «не очень старому быку в летней шерсти с очень жидкой и короткой гривой на груди и шее. Копыта зверя были выше, но мельче, чем копыта беловежских зубров. Добыт был этот зубр в области истоков р. Зеленчук» (там же, с. 453). До 1892 г. это было единственное чучело кавказского зубра, хранившееся в Кавказском музее.

И лишь только тогда, когда шкура этого огромного зверя была доставлена по почте в Тифлис, Раdde смог убедиться, что «кавказский бизон, хотя имеет на шее и передней части тела шерсть гораздо короче, чем литовский и особенно американский бизон, однако принадлежит к тому же виду, что и другие два» (там же, с. 452).

Таким образом, если еще в начале 1860-х гг. совокупность сведений о кавказском зубре была такова, что Усов, признавая доказанное существование на Кавказе какого-то дикого быка, указывал, что нет достаточных данных, чтобы признать в этом быке зубра (Усов, 1865), а академик К.М. Бэр, полемизируя с Усовым, склонялся к тому, что спорное животное все же зубр (Бэр, 1865), то присылка в 1867 г. живого зубренка в Московский зоологический сад и добыча

двух зубриных шкур, переданных в 1866–1867 гг. Кавказскому музею, положили конец всяким сомнениям³.

Сведения о предполагаемых зубрах, доходившие ранее с Кавказа, после 1866 г. получили определенный смысл, а вскоре эти сведения начали неуклонно пополняться благодаря предпринимаемым время от времени экскурсиям натуралистов в занимаемую зубрами местность.

Академик Ф.Ф. Бранд, обобщая все известные ему данные о зубрах, в своих записках приводит ценные сведения, полученные от Раdde и свидетельствующие о том, что кавказский зубр продолжает существовать: «В 1865 г., во время поездки по Карачаю, доктор Раdde узнал, что в местностях, расположенных к западу от Марухского ледника и известных у местных жителей под названиями Заадан и Эрхуз², в обширных высокогорных сосновых лесах водятся зубры, которые встречаются там стадами в 7–10 голов» (Brandt, 1866, с. 255).

Интересно воспоминание Г. Сандежкого, в июле 1862 г. бывшего в числе членов комиссии, осматривавшей пути, ведущие из Абхазии на северный склон Кавказских гор.

Проводниками у комиссии были абхазцы. От Сухума до Псху, через гору Доу, комиссия проследовала сначала по ущелью Гум, а потом без дорог, по крутым оврагам. От Псху, поднимаясь на крутые горы и спускаясь с них, отряд проследовал на северо-восток, к истоку реки Бзыбь, а отсюда повернул на северо-запад, вдоль Главного хребта Кавказских гор, по высокой плодородной Бзыбской равнине. На седьмой день по выезде из Сухума комиссия ночевала у горы Бея-Чхарпарта вблизи перевала Цагеркер, через который потом перешла на северный склон Кавказских гор.

Во время перехода через Главный хребет абхазские проводники угощали членов комиссии мясом зубра и тура, а также заквашенным молоком. Провизия эта, как вспоминает Сандежкий, «принеслась пастухами, присматривающими за стадами проводников» (Сандежкий, 1875, с. 4).

Однако самым важным в статье является замечание о том, что «Абхазия простирается за хребет Кавказских гор на том основании, что в ущельях этого хребта абхазцы пасут свои стада; там у них лучшая охота на зубров, туров, оленей и прочих зверей» (там же, с. 4). Это свидетельствует о том, что уже в 1860-е гг. зубры концентрировались в основном на северном склоне Главного хребта, а на южном склоне они если и встречались, то лишь эпизодически³.

¹ Статья С.А. Усова о зубрах уже вышла из печати (1865), когда он получил новое сведение, доказывающее существование зубра на Кавказе. Во время переезда музея Московского университета в новое помещение Усову показали рога, цветом, изгибами и размерами несколько не отличающиеся от рогов беловежского зубра. Усов отмечает, что «по свидетельству препаратора Андреева, эти рога вместе со шкурою были присланы с Кавказа. Дорогою шкура совсем испортилась. Тот же препаратор говорил мне, что она цветом шерсти и свойством волоса ничем не отличалась от зубриной» (Усов, 1888, с. 154).

² Н.Я. Динник писал это название как «Иркыз»: «Иркыз — это дремучий лес в верховьях Большого Зеленчука. Он во многом похож на Заадан» (Динник, 1884, с. 358). Эрхус Раdde и Иркыз Динника — это старые названия современного Архыза, поселка, реки и вообще местности в верховьях р. Большой Зеленчук. Заадан или Загдан — старые варианты названия современного Загедана, поселка, реки и долины в верхнем течении Большой Лабы, расположенной между устьями рек Дамхурц и Пхия.

³ В пользу данного предположения говорит тот факт, что еще барону Торнау абхазцы рассказывали за тридцать лет до этого, что зубры водятся только в верховьях Зеленчука и Лабы; следовательно, они не встречались и в то время на южном склоне.

Относительно встреч зубров на южном склоне Главного хребта Д.П. Филатов отмечал, что «мы имеем только отрывочные данные об единичных находках» (Филатов, 1912, с. 5).

В июле 1878 г. в районе перевала Псеашха побывал Я.К. Васильев. Поднявшись туда к вечеру из долины Пслуха, отряд остановился на ночлег в верховьях Уруштена, где и обнаружил следы зубров. Ранним утром у подошвы горы Дзитаку проводники-горцы вывели Васильева на целое стадо: «Старый зубр громадной величины греется в стоячем положении лучами восходящего солнышка, безмятежно понуриив голову; около него, поодаль, в таком же положении четыре экземпляра меньшей величины, надо полагать, самки, ибо около каждой резвится по теленку; несколько в стороне еще два взрослых экземпляра в лежачем положении. Минут 10 пришлось наслаждаться этой картиной... Но вот, с левой стороны что-то щелкнуло в воздухе, моментально все стадо с необычайной быстротой и ловкостью метнулось на перевал Псегашка; неудачный выстрел горца возвращает животных обратно; стадо по косвенному направлению налетает на скалистый уступ аришин 4—5; был момент, когда казалось — все зубры переломают себе ноги, — не тут-то было, еще с большей быстротой они прыгают с уступа и мчатся мимо оторопелого объездчика, у которого нечаянно при падении ружья последовал выстрел... Зубры скрылись в пределах округа» (Васильев, 1879, с. 48).

Также в своих воспоминаниях Васильев упоминает, что в июне 1877 г. один зубр был убит горцем у Бабукова аула.

Летом 1882 г. верховья Уруштена посетил охотник, известный энтомолог А.А. Старк. Старк долгое время жил в Уч-Дере около Сочи, занимая должность управляющего имением Великого Князя Константина Николаевича и путешествуя по окрестным горам. В 1882 г. он поднялся на перевал Псеашха и совершил ряд экскурсий по окрестностям: дошел до устья р. Синей, побывал в долине Дзитаку, исследовал долину р. Холодной и описал ее ледники. Именно поднимаясь к верховьям р. Холодной и повстречал отряд Старка зубра: «... пока мы рассуждаем, как раз в этот момент замечаем какое-то громадное животное. «Домбай», кричит Тляходыг. Вероятно, действительно он; но с точностью, за дальностью расстояния, сказать нельзя. Видно только что-то очень большое. Ясно, что не олень; а других больших животных, кроме оленя и зубра, здесь нет. Вся команда необыкновенно оживляется, оживление действует возбуждающим образом и на меня. Теперь уже никто из нас не сомневается, что это действительно зубр. Он то остановится, то вновь пойдет. Пасется, должно быть. Нас он, конечно, не видит, а так как ветер дует от него на нас, то и не услышит и не почует. Но дойти до него — гораздо дальше, чем нам кажется. Нужно сделать большой спуск, затем пройти по острому гребню, имея с одной стороны

глубокое озеро, а с другой — огромные обрывы; далее, чтобы быть не замеченными зубром, который ходит за озером, необходимо сделать большой, чрезвычайно опасный подъем, все время над обрывом. Весь путь этот ясно виден и должен занять самое меньшее час, а может и два, времени; а зубр за это время может и уйти; а солнце уже далеко за полдень. Поразмыслив спокойно над этим, я все же решаюсь вернуться назад. Но спутники мои, все-таки, хотят испытать счастье. Я им не мешаю, и мы расстаемся» (Старк, 1911, с. 53). Однако пока охотники подкрадывались к зубру, на них опустился густой туман, и они вынуждены были отступить и вернуться в лагерь ни с чем.

В 1887 г. егермейстер великого князя Михаила Николаевича Ф.И. Краткий упоминал в отчете, посвященном исследованию охотничьих богатств нагорной полосы Кубанской области в междуречье рек Белой и Большой Лабы, что «зубров стреляли на южном склоне Кавказского хребта, на так называемой «Красной поляне»; их видели даже по несколько вместе и в Абхазии» (Краткий, 1894, с. 52).

В 1894 г. горное путешествие из Псебея в Сочи совершает доктор Раdde. Маршрут его пролегал сначала по Малой Лабе, потом через Алоусский перешеек опускался в долину Уруштена и через перевал Псеашха выходил на Красную Поляну. Во время путешествия Раdde уделил особое внимание вопросу нахождения зубров в горах Кубанской области и Черноморской губернии. Так, он указывает, что видел свежие зубровые следы в верховьях Уруштена. Вместе с тем, ему удалось получить от местных охотников сведения о миграции зубровых стад внутри Кубанских гор; также он упоминает о двух случаях, когда одиночные старые особи зубров проникали на южный склон и доходили практически до самого побережья: в 1883 г. такой случай был зафиксирован в долине р. Хосты¹, а в 1893 г. зверя видели в окрестностях селения Вардане, куда он проник из долины р. Шахе (Radde, 1894).

К зубровым районам относит Раdde верховья р. Белой, а также долины рек Киши и Шиши. Он описывает интересный случай, когда стадо зубров общим числом в двадцать особей пробралось из диких верховьев р. Белой в верховья реки Шахе и было вынуждено зимовать (зимние перевалы являлись непреодолимой преградой для всего живого) на высокогорных пастбищах близ бывшего черкесского аула Бабукова, в то время заброшенного. Раdde предположил, что одиночные быки, виденные на побережье, отбились в свое время от этого стада (там же).

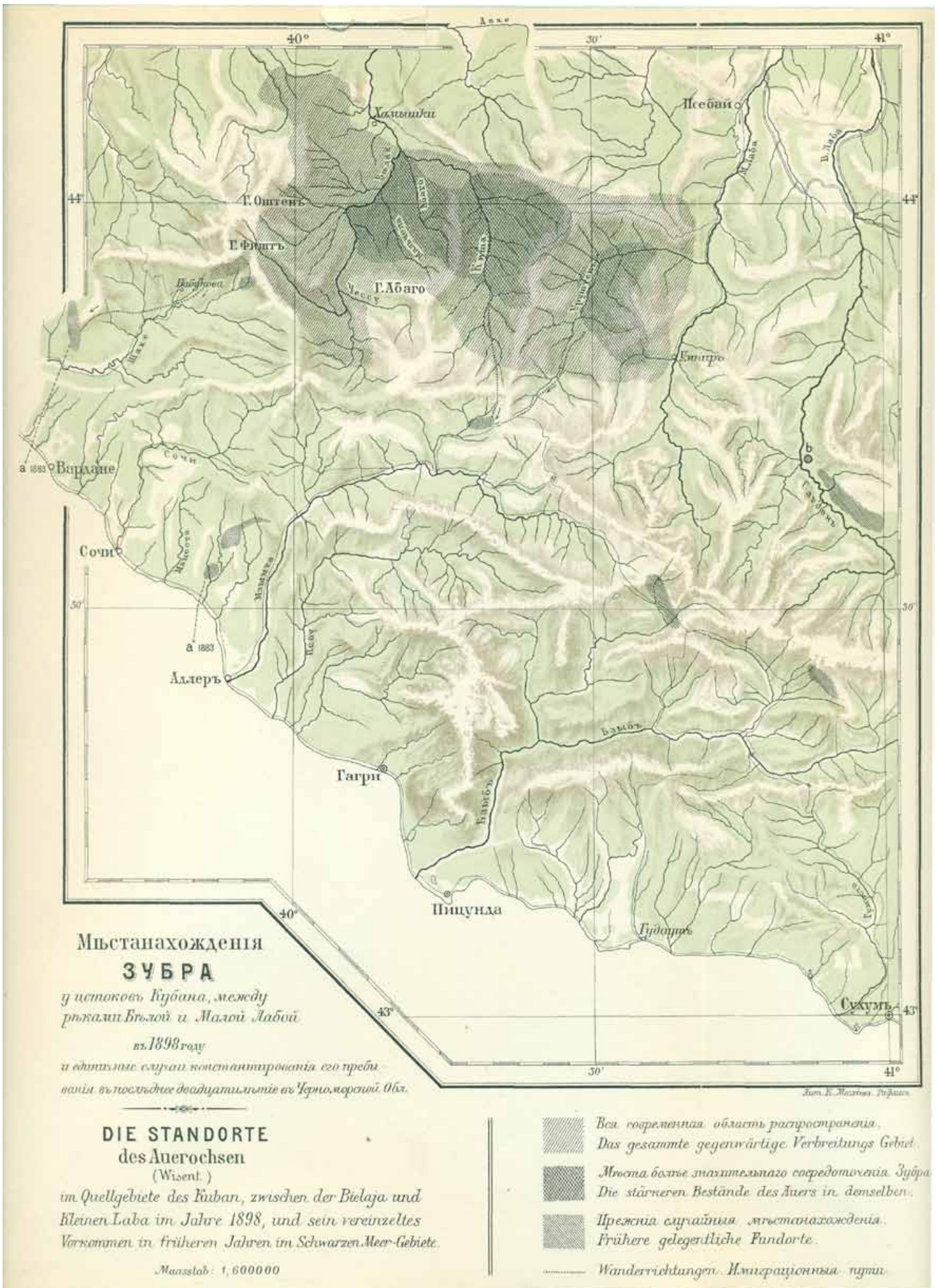
По итогам этого путешествия Раdde составил карту, указав на ней главнейшие места обитания кавказских зубров. Позже эта карта была издана на русском языке и в несколько переработанном виде вошла в «Коллекции Кавказского музея», издаваемые Раdde. Однако на оригинальной карте 1894 г. встречается больше существенных деталей и важных подробностей.

¹ Кроме того, в одной из более ранних своих заметок Раdde приводит случай, когда в 1874 г. зубра убили близ селения Романовского (современный поселок Красная Поляна в районе Сочи). Шкуру этого зверя в дальнейшем продали в Кутаис (Radde, 1893).



Red. v. Dr. F. Hassenstein, aut. v. C. Schmidt u. B. H.

Карта Г.И. Радде о распространении кавказских зубров, 1894 г.



Карта Г.И. Раде о распространении кавказских зубров, 1898 г.

В 1895 г. о зубровых следах упоминает геолог В.И. Воробьев. Он указывает, что во время исследования горной цепи Чехашиха — Бзышь — Чура, на склонах массива г. Чура «в зарослях папоротника в балках была масса следов кабаньих и медвежьих, а в одном месте мы нашли совершенно свежие следы зубров, которые вероятно незадолго перед нашим приходом паслись здесь, так как в одном месте земля, взрытая копытом, не успела еще просохнуть... Судя по следам, зубров было три, из которых один был теленок» (Воробьев, 1896, с. 214).

В 1902 г. верховья Мзымты посетил Н.Я. Динник. Во время путешествия он окончательно решил для себя вопрос о нахождении зубра в долине Мзымты. «Один полесовицик ... сообщил мне, — пишет Динник, — что зубры в долине Мзымты не водятся. Я знал об этом раньше и писал; расспрашивая же его теперь, хотел только лишний раз услышать подтверждение своего мнения. Тот же полесовицик сообщил мне, что за все время его скитаний по лесам долины Мзымты он лишь два раза видел следы зубров и притом оба раза в верховьях Пузико. Он уверен, что зубры, оставившие эти следы, случайно заходили сюда из Кубанской области через очень низкий перевал Псеаихо (6870 ф.) или через верховья Белой, на З. от Шугуса, где горы еще ниже. По следам можно было заметить, что зубры держались здесь недолго и, наверное, снова уходили на места, постоянно ими обитаемые, т. е. в долину Урушитена, на Кишу и т.д.» (Динник, 1902, с. 47).

Осенью 1903 г. зоолог В.А. Разевич совершил путешествие в горы Абхазии, к южному склону Главного Кавказского хребта. Одной из задач поездки было выяснение вопроса о нахождении зубра в долинах реки Бзыби, Лашипсе и Авадхары, а также в примыкающих к ним ущельях южного склона Главного хребта. По итогам экспедиции Разевич приходит к заключению, что «в бассейне реки Бзыби зубр более не водится, или же, что он только редко переходит через Главный хребет и вообще настолько редок в Абхазии, т.е. в теперешнем Сухумском округе Кутаисской губернии, что сами пастухи-абхазцы летом и осенью не встречают его; зимою же весь этот район вполне безлюден, а потому и наблюдать его некому» (Разевич, 1903, с. 8). При этом Разевич твердо уверен, что в отдаленные времена зубр водился в бассейне реки Бзыби, и главным образом, в долинах и ущельях рек, впадающих в нее с правой стороны, поскольку «естественные условия его существования здесь и в долинах и ущельях верховий Лабы и Зеленчука весьма сходны» (там же).

Перечисленные выше случаи позволили более позднему исследователю зубров И. Башкирову в 1939 г. сделать вывод о том, что «Главный хребет нельзя принять за южную границу области кавказского зубра для середины прошлого века: зубр обитал тогда,

несомненно, в верховьях рек Шахе, Сочи, Мзымты, Псоу, Бзыби, а может быть также в верховьях Кодора и Ингура» (Башкиров, 1939, с. 20).

В 1868 г. горную часть Кубанской области по инициативе Усова посетил представитель Московского общества Акклиматизации, зоолог А.Ф. Виноградов. По итогам собственных изысканий он высказал сомнение насчет указаний Нордмана о том, что зубры жили по болотистым берегам Кубани, при этом с полным доверием отнесся он к слышанным рассказам, согласно которым до пятидесятых годов XIX в. зубры распространялись на север далее пихтовой полосы речных долин. Он имел сведения, что «солонцы близ слияния Маруха с Аксаутом и солонцы близ слияния Кефара и Баялона (бассейн Большого и Малого Зеленчуков) посещались зубрами» (Виноградов, 1871, с. 182). Начальник Зеленчукского горского округа рассказывал Виноградову, что когда Кавказ еще не был под русским владычеством, зубры доходили до устьев рек Аксаут, Зеленчук, Уруп и Лаба. Сам Виноградов о распространении зубров в 1868 г. писал следующее: «В настоящее время распространение зубра на Кавказе весьма ограничено; он живет в верховьях всех рек, которые начинаются в той части нагорной полосы, которая граничит на востоке с ущельем Аксаута и на западе с Шахгиреевским ущельем, т. е. ущельем Лабенка (р. Мал. Лаба); иначе говоря, зубр живет в верховьях бассейнов рек: Аксаута (Малого Зеленчука), Зеленчука (Большого Зеленчука), Урупа и Лабы. На восток от долины Аксаута, т. е. на хребте, разделяющем долины Аксаута и Теберды, зубр не встречается, да и на самом Аксауте встречали его чрезвычайно редко, так что вернее будет положить восточной границей его распространения горы между Аксаутом и Марухом. Западнее Лабенка также не находили зубра в последнее время. Северной границей распространения зубра на Кавказе можно приблизительно положить северный предел хвойного пояса нагорной полосы, а южной — южный склон главного хребта» (Виноградов, 1871, с. 182).

В конце XIX в. на Кавказе проводит активную исследовательскую деятельность известный натуралист Н.Я. Динник. Он совершает ряд крупных путешествий в отдаленные и малоисследованные уголки Кавказа. В результате своих экспедиций Динник собрал значительное количество сведений о кавказских зубрах, связанных, в основном, с вопросом распространения этого зверя на Кавказе.

Так, например, Динник спустя почти сто лет после Гюльденштедта, посетил пещеру Олисай-дон в Дигории, где обнаружил 19 черепов зубров. На основании этой находки он сделал заключение, что «в прежние времена зубры были распространены по Кавказу на гораздо большем пространстве, чем в настоящее время. Нахождение черепов их в пещере Олисай-дон несомненно указывает на то, что зубры когда-

то жили в Дигории (Владикавказский округ Терской области). В самом деле, почти полное отсутствие в пещере черепов серн, туров и коскуль, а также рассказы жителей Заделеска показывают, что в Олисай-дон пожертвования приносились только из ближайших местностей; поэтому нахождение в ней черепов зубров (19 штук) должно служить доказательством того, что прежде это животное водилось около Заделеска или, по крайней мере, в лесах Дигории. Расспрашивая заделесских стариков, я узнал, что никто из них не был современником зубра, но что все они слышали от своих отцов и дедов о громадной величине зверя, о его крепости, силе и об охоте за ним. Они рассказывали, например, что убить его было очень трудно, что они стреляли зубров железными пулями или просто кусками железа, говорили даже, что, ощущая большой недостаток в свинце, они закладывали в ружья недлинные палки из твердого дерева и стреляли ими зверя на близком расстоянии. Доказательством пребывания зубров в этих лесах служит также название балки Домбайта, находящейся в Дигории» (Динник, 1910, с. 145). Указывая на то, что эта балка слишком крута, скалиста и обрывиста для того, чтобы в ней могло жить такое крупное и тяжелое животное, как зубр, Динник пишет, что «гораздо вероятнее, зубры жили несколько ниже, в тех обширных лесах, которые находятся к северу от Заделеска; кроме того, принимая во внимание и то, как высоко они поднимаются в горных лесах верховьев Лабы и Урупа, я готов допустить, что они жили и выше Заделеска по долине Уруха, например, в лесах около Стыр-Дигора и в ближайших к нему боковых ущельях... Череп, найденный Гюльдеништедом в пещерах вблизи Уруха, также указывает на то, что когда-то зубры водились в лесах Дигории. Название ущелья Домбай-Ольген¹, находящегося в верховьях Теберды, свидетельствует о том, что в прежние времена зубры жили и здесь, то есть по соседству с Эльбрусом» (там же).

В 1884 г. в статье «Горы и ущелья Кубанской области» Динник уточняет сведения, полученные Виноградовым, и указывает, что «в последние годы летом в верховьях Урупа зубров не бывало вовсе... Зимой же, по рассказам кубанских охотников, они попадают и в верховьях Урупа. Карачаевцы же утверждают, что зубры заходят и в верховья Большого Зеленчука, а именно в долину Иркыз» (Динник, 1884, с. 358). В долине же Большой Лабы в местности, носящей название Загедан, Динник сам несколько раз видел зубровые следы.

Что касается предполагаемой восточной границы распространения зубров, в 1880 г. В. Лацариус высказал мнение, что зубры водятся в верховьях Аксаута и Маруха. Однако свое предположение он выдвинул лишь на основании того, что верховья Большого Зеленчука, Лабы и Урупа с переселением горцев в

Турцию лишились всякого населения и теперь в этой местности число зубров должно увеличиваться (Лацариус, 1880). Однако Динник был совершенно с этим не согласен. «Я хорошо знаком с этими местами, — писал он, — и могу смело утверждать, что в них зубров вовсе не бывает, да здесь и нет таких обширных лесов, где бы они могли жить» (Динник, 1884, с. 358). Таким образом, Динник ограничивал границу обитания зубра на востоке рекой Большой Зеленчук.

Западной границей распространения зубров Динник считал р. Белую: «На запад область распространения зубра тянется через верховья Малой Лабы, Ходза до Белой... Мне рассказывали, что в громадных лесах вокруг горы Абаго, находящейся недалеко от истоков реки Белой, зубров так много, как нигде на Кавказе» (там же, с. 359). Подтверждением существования зубра в тех местах может послужить тот факт, что управляющий великокняжескими охотами Краткий, путешествуя в 1887 г. по горам Кубанской области в верховьях рек Уруштена, Малой Лабы и Киши, упоминает о том, что под горой Пшекиш ему пришлось видеть следы зубра² (Краткий, 1894).

С мнением Динника о границах распространения кавказских зубров был не согласен зоолог К.Н. Россиков, совершивший летом 1888 г. поездку для зоогеографических исследований на Северо-Западный Кавказ, в нагорную часть Кубанской области. Он пересек долины Малой и Большой Лабы, но особенно тщательно исследовал долину Загедан. За все время своего путешествия Россиков повстречал живого зубра лишь однажды «в истоках реки Умпырь, притока Малой Лабы, на границе лесной растительности». Кроме того, он упоминает, что «в ночь с 18 по 19 июля сажень в 150 от бивуака, на урочище Умпырь, чрез опушку дремучего леса, к которой примыкает небольшая поляна ... прошло маленькое стадо зубров. Место это было все выбито, земля взрыта копытами, тут же имелся свежий помет, неоспоримое доказательство их пребывания. В тот же день на левом берегу р. Малой Лабы, в том же урочище, найдено было мною десятка два недавних следов зубров, прошедших в глухую часть ущелья р. Ачипсты, притока р. Малой Лабы слева» (Россиков, 1894, с. 245—246). В Загеданской долине Россиков также находит следы пребывания значительного числа зубров; их лежки попадались ему, между прочим, и очень высоко, в альпийской области, а непосредственно следы зубров он видел даже на фирновом глетчере у перевала Санчаро в истоках Большой Лабы на Главном Кавказском хребте (там же).

Говоря о северной границе, Россиков отрицает возможность нахождения зубров в долине р. Ходзь, что в 1884 г. утверждал Динник. Россиков, находясь в станице Баговской, расспрашивал местных охотников, «лучших и наиболее добросовестных», и все они утверждали, что по Ходзю зубры не встречаются (Рос-

¹ На современных картах — «Домбай-Ульген». С карач. Домбай ёлген суу означает «речка, где убит зубр».

² Помимо прочего, Краткий упоминает, что он «находил следы зубров в истоках Большой Лабы, в долине Закан, у горько-соленого источника близ впадения р. Умпырь в р. М. Лабу». Кроме того, он видел 7 свежих следов на р. Алоус и отмечал, что попадает зубр и в окрестностях станицы Хамышки (Краткий, 1894).

сиков, 1894). Это разногласие, скорее всего, можно объяснить тем, что к 1888 г. зубры из долины р. Ходзь уже ушли, а ранее, в то время, к которому относятся данные Динника, они там еще могли встречаться. Это весьма вероятно, если принять во внимание близость истоков р. Ходзь к левым притокам р. Уруштен, в том месте, где Уруштен течет с востока на запад. В некоторых из этих притоков профессор Д.П. Филатов встречал зубров даже во время зимней экспедиции 1910 г. (Филатов, 1912). Возможно, что раньше они перемещались в бассейн р. Ходзь восточнее г. Шапка (Ачха).

В 1899 г. Динник более подробно останавливается на вопросе распространения кавказского зубра. В статье «Несколько слов о кавказском зубре», которая явилась результатом нескольких его поездок последних лет по зубровым местам, Динник приходит к грустному выводу: *«В настоящее время в более или менее значительном количестве живут зубры только в одной части Майкопского отдела Кубанской области, именно в верховьях реки Белой, впадающей в Кубань, и в верховьях Уруштена, впадающего в Малую Лабу. Эта местность имеет в длину 50 и в ширину верст 30–40»* (Динник, 1899, с. 57). Далее Динник подтверждает высказанное им ранее мнение об отсутствии зубров на р. Марух и говорит, что они покинули и Зеленчуки. На Урупе их также не стало, хотя здесь они еще встречались в середине восьмидесятых годов XIX в. Загеданскую долину, где в 1884 г. Динник встречал много зубровых следов, к концу XIX в. зубры стали посещать *«только по временам и притом, как кажется, очень редко. В долинах же Дамхурца и Мамхурца, впадающих в Большую Лабу с западной стороны, следы зубров встречаются часто и теперь. Недавно видели их там и егеря Кубанской охоты»* (там же).

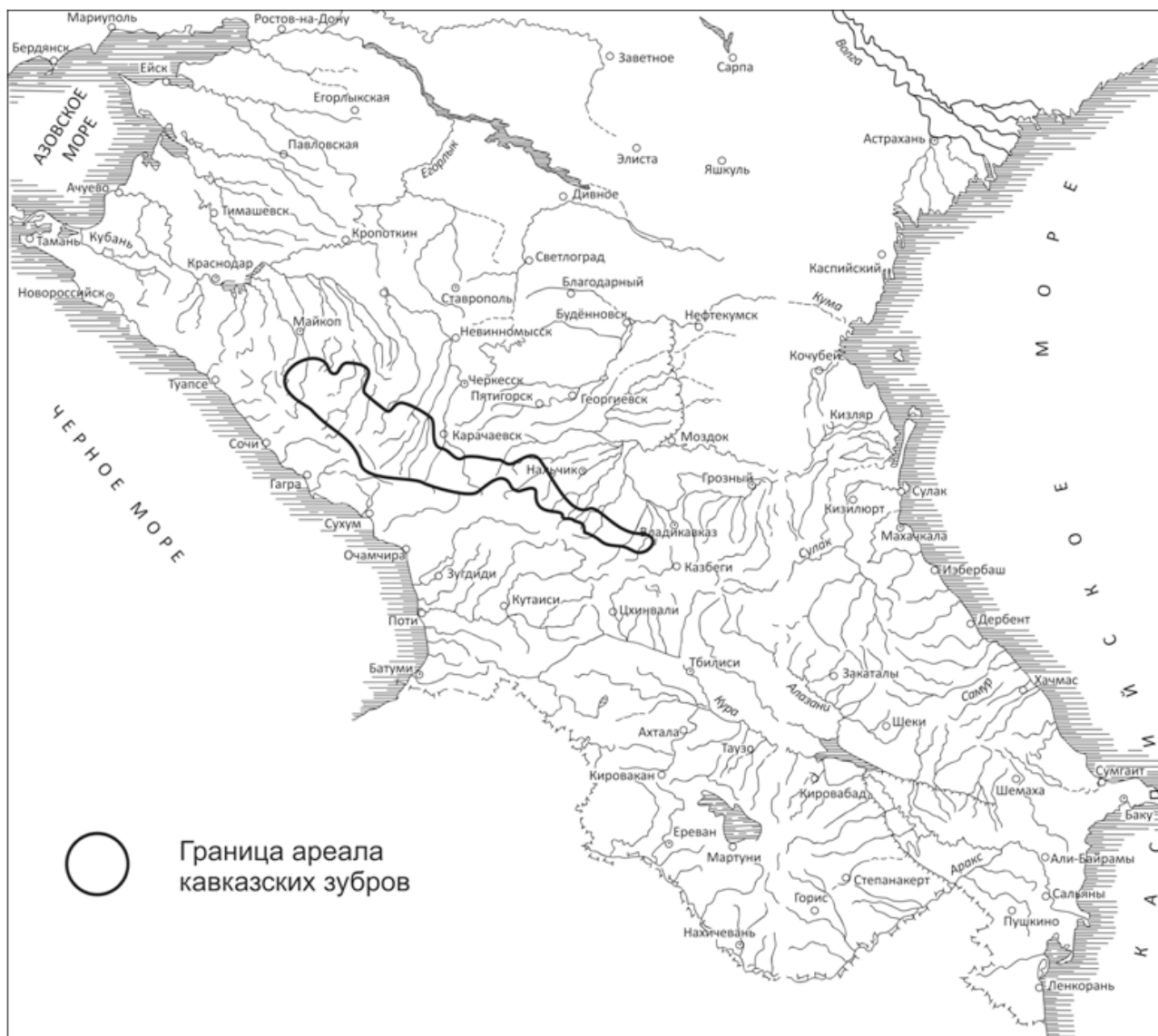
В долине Малой Лабы зубры обосновались по ее притокам — долинам рек Ачипста и Умпырь. В долине Уруштена и его притоков — рек Мастакан и Алоус, зубры, по мнению Динника, *«живут уже постоянно и притом в немалом количестве»*. К самому концентрированному зубровому району относит Динник верховья Белой, в частности верховья ее правых притоков — долины рек Киша, Молчепа и Абаго (Безымянка). В истоках Пшехи, находящихся недалеко от истоков р. Белой и вытекающих также из-под Фишта, зубры уже не встречаются. Только один раз, как рассказывали Диннику охотники Самурской станицы, в верховьях Пшехи они видели двух зубров. *«Без сомнения, — считает Динник, — зубры забрели сюда совершенно случайно с верховьев Белой»* (там же, с. 59).

При знакомстве с этими данными мы можем заметить одно противоречие. Виноградов в 1868 г. западной границей зубрового района считал р. Малую Лабу. Между тем Динник, который начал свои экскурсии в 1870-х гг., указывает на бассейны Малой Лабы и Белой как на центры, где зубров больше

всего. Объяснение этому заключается, скорее всего, в том, что бассейн Белой и ее притоков, рек Киши, Шиши, Абаго (Безымянки) и Молчепы, даже во времена Динника представлял собой глухие, малопосещаемые места, где зверя сравнительно мало тревожили, а во времена Виноградова охотники туда и вовсе не проникали и не могли знать, есть ли там зубры.

Охота на зубра (наряду с выпасом скота и рубкой леса) послужила одной из главных причин стремительного сокращения его ареала. Охота эта велась сначала местным черкесским и абхазским населением, а в дальнейшем, по выселении черкесских племен в Турцию и на Кубанскую равнину, занявшими их место переселенцами из России. *«С особым рвением, — писал в 1909 г. Динник, — истребляли благородных и редких животных и новые жители Кавказа, селившиеся в местах бывших черкесских аулов»* (Динник, 1909, с. 76). В 1870-х гг. в междуречье Белой и Малой Лабы охотился генерал С.А. Шереметев, ставший позднее наказным атаманом Кубанского казачьего войска и начальником Кубанской области. Охотились здесь и офицеры частей, расположенных поблизости, но зубров получить не удалось. В 1885 г. предполагалось отправить экспедицию в горы Кубанской области для охоты на зубров, но экспедиция эта не состоялась.

Один из известных случаев успешной охоты на зубров связан с именем англичанина Джорджа Литлдейла. Трижды, в 1887, 1888 и 1891 гг., спортсмен-охотник приезжал в горы Кубанской области, и лишь на третий раз ему удалось добиться своего. Летом 1891 г., вновь прибыв в Кубанскую область вместе с женой и получив разрешение убить зубра, Литлдейл послал за прежними проводниками: но старик, обладавший удивительно легкой походкой и зоркими глазами, ушел в Турцию с несколькими сотнями соплеменников. Новым проводником охотника стал черкес Лабазан, который и обеспечил удачную охоту спортсмену. Литлдейл убил быка и корову и тщательно сохранил шкуры и скелет зверей, которые передал впоследствии Британскому музею (Litlledale, 1894). Рассматривая зубров, Литлдейл удивлялся, замечает Шильдер, *«как такое неуклюжее животное, с такими маленькими глазами и ушами, могло пережить все свои невзгоды в Европе»*. Интересно еще одно замечание Шильдера относительно своего английского коллеги: *«Несколько недель спустя Литлдейл встретил огромного старого быка, больше того, которого удалось убить. Спрятавшись в кусты, он смотрел на зубра, который стоял на открытой местности и имел необыкновенно величественный вид. Несмотря на страшное искушение, Литлдейл опустил ружье и не стрелял, но снял шапку перед великим представителем исчезающей породы. Он уже достиг того, чего добивался, и не желал принимать участия в истреблении и искоренении выми-*



Возможно, такую конфигурацию имел ареал кавказского зубра в середине XIX в.

рающей породы. Ради одного спорта он не стал бы стрелять ни за 1000 ливров, и убил первую пару специально для Британского музея, в котором зубры в настоящее время красуются и где их высоко ценят» (Шильдер, 1895, с. 19). Слава о проводнике Литдейля разнеслась далеко за пределы Кубанских гор; в дальнейшем к услугам Лабазана¹ прибегал даже Великий Князь Сергей Михайлович, хозяин Кубанской охоты.

О Великокняжеской Кубанской охоте следует упомянуть отдельно, поскольку именно она сыграла решающую роль в сохранении аборигенного зубра Кавказа на рубеже XIX–XX столетий.

Охота эта была организована в 1888 г. Великими Князьями Петром Николаевичем и Георгием Михай-

ловичем Романовыми, получившими право на охоту на площади около 480 тыс. десятин в лесных дачах Министерства Государственного Имущества и Кубанского областного военного правления. Границы арендованного участка проходили: на юге – по Главному Кавказскому хребту; на востоке – по реке Большая Лаба; на западе – по реке Белая; а на севере – вдоль Передового хребта.

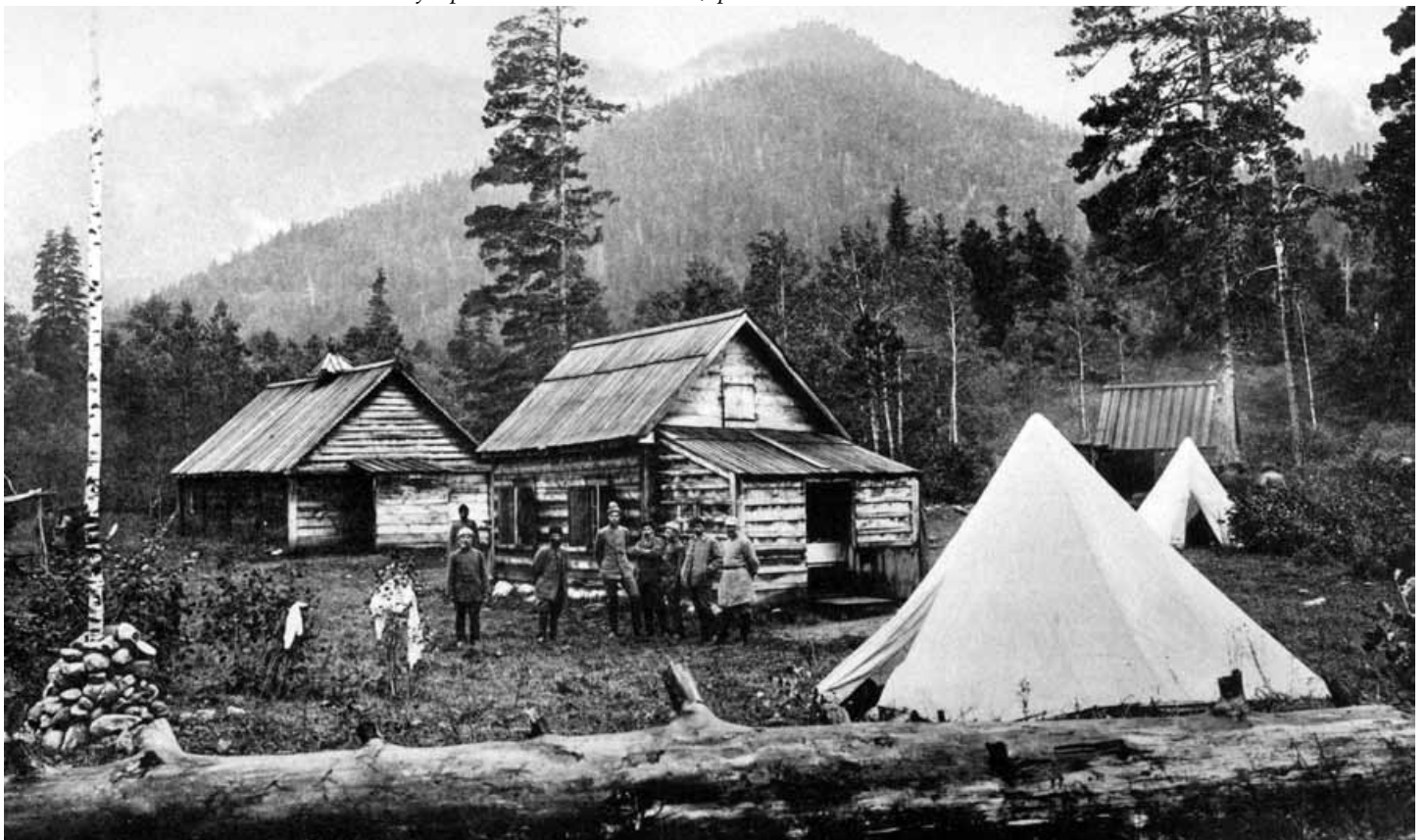
Начало собственно охоте в указанных пределах было положено в том же 1888 г. Убедившись лично в невероятном обилии дичи в пройденных ими горах, князья ознакомились и со всеми трудностями охоты в этих местах, главным из которых было отсутствие хороших путей сообщения. Удостоверившись также в некоторых недостатках организации охоты,

¹ Интересный портрет Лабазана приводит А.П. Оленич-Гнененко в воспоминаниях егеря Кубанской охоты Г.И. Бессонного: «В четырех километрах от Марьенкиной находился хутор охотника-черкеса Лабазана. У него и его кровного друга Белякова были построены балаганы на звериных бродах через Кицу. Охотники засядут то в одном, то в другом балагане и бьют зверя прямо в воде, при переходах. В балаганах у них всегда висели копченые и вяленые окорока зубров, оленей, кабанов, медведей и шкуры разных зверей. Старики говорят, что Лабазан с Беляковым убили до ста зубров. Один Лабазан застрелил восемьдесят зубров. Хотя охота на них и на оленей была строго запрещена, Лабазана не трогали, потому что он приносил атаману отдела окорока и шкуры, бывал у приезжих из столицы проводником на охоте...

— Это был высокий, могучий старик-черкес, — вспоминает Бессонный. — Лабазан еще участвовал в войне 1864 г. Лихой был охотник. Летом и зимой в одних самодельных чулках, без шапки в мороз и ветер идет прямо по снегу и через воду. До сих пор на хребте Дудугуши есть Лабазанова тропа. Его друг — старик Беляков, тоже замечательный охотник. Случалось, они поссорятся, разойдутся, а после бродят по лесу, ищут друг друга. Лабазан жил больше на Марьенкиной поляне, в Хамышки заходил только передохнуть и выпить, а потом — опять в лес...» (Оленич-Гнененко, 1949, с. 159).



Кубанская охота. Великие Князья Георгий Михайлович и Петр Николаевич (сидят в центре) с группой охотников. Фото М.В. Андреевского, 1888 г. Первая охота Князей в междуречье рек Киши и Уруштена. Библиотека Кавказского государственного заповедника, фотоальбом «Охоты Кавказа»



Кубанская охота. Великий Князь Сергей Михайлович Романов (стоит у домика в центре). Охотничий лагерь в верховьях р. Малая Лаба, в урочище Умпырь (современная территория кордона Умпырь Кавказского заповедника). 1890-е гг. Библиотека Кавказского государственного заповедника, фотоальбом «Охоты Кавказа»



Кубанская охота. Великий Князь Сергей Михайлович Романов (стоит в центре).

Группа охотников (К.Д. Улагай, казенный лесничий Белореченского отдела – крайний слева; М.А. Каландаришвили, доктор – третий слева; Е.П. Демидов, князь Сан-Дonato – третий справа; В.А. Шильдер – полковник, адъютант Великого Князя Михаила Николаевича). 1890-е гг. Библиотека Кавказского государственного заповедника, фотоальбом «Охоты Кавказа»

они наметили обширную программу основательного устройства Кубанской охоты. Но из-за тяжелой продолжительной болезни Георгия Михайловича, а позже и Петра Николаевича им пришлось на неопределенное время отказаться от задуманного. Кубанская охота была фактически заброшена до тех пор, пока в 1892 г. право на пользование не было приобретено Великим Князем Сергеем Михайловичем. Впечатления, испытанные Князем от Кубанской охоты, обеспечили ее дальнейшее процветание. *«Великий князь приказал безотлагательно приступить к разработке новых тропинок, к исправлению старых, а также к постройке барачков в существующих лагерях и устройству новых лагерей» (Шильдер, 1895, с. 3).* Сергеем Михайловичем были изменены и сроки охоты: они были сдвинуты на конец сентября, ранее охота проходила в период 20 августа – 7 сентября. В связи с этим интересное замечание делает Шильдер: *«...необходимо было дать время спуститься с нагорных пастбищ на долины табунам и баранте, которые проводят лето в горах и наносят весьма существенный вред охоте, и не столько самые табуны и баранта, сколько сопровождающие их собаки. Кроме того, желательно было, чтобы время охоты совпало со временем рева оленей».*

В первой охоте Сергея Михайловича, состоявшейся в 1894 г., Великий Князь пригласил принять участие Ф.И. Краткого, графа А.А. Павлова и В. Шильдера. Последний составил подробное описание Княжеских охот, которое позволяет увидеть все глазами одного из участников охоты. Его статьи изданы в ежемесячном журнале «Природа и охота» (Шильдер, 1895, 1897, 1901, 1902). Воспоминания В. Шильдера отличаются не только непревзойденными по красоте описаниями богатейшей природы горных ландшафтов, очерками отдельных видов диких обитателей этого края, но и множеством ценных исторических, археологических сведений и, наконец, полны духом эпохи, впитавшей в себя большие и малые свершения и трагедии новой истории Кавказа.

Что касается зубров, то *«большой штат егерей, умелые лесничие-охотоведы, солидные затраты на борьбу с хищниками и другие мероприятия – все гарантировало успешное размножение зверя, отстреливавшегося лишь единицами на проводимых один раз в году охотах»*, – пишет Башкиров (1939, с. 54).

Великий Князь назначил несколько десятков очень опытных егерей, в основном жителей соседних

станци, которые должны были охранять от браконьеров его охотничьи угодья. Даже Динник пишет, что «так как все эти места уже несколько лет арендуются для охоты Его Императорским Высочеством Великим Князем Сергеем Михайловичем, то я, путешествуя всегда с ружьем, во избежание каких-нибудь недоразумений при встрече с егерями, охраняющими эти места от браконьеров, просил покойного Ф.И. Краткого, временно управлявшего Кубанской охотой Великого Князя, разрешить мне свободный проезд по всем арендованным местам и получил такое разрешение» (Динник, 1897, с. 30).

Егерская охрана имела широкие полномочия, но сама имела разрешение стрелять только хищных зверей и диких кабанов (Шильдер, 1895). Примечательно, что «на отстрел зубров, охота на которых была запрещена на территории всей Российской империи, Великому Князю Сергию Михайловичу самому приходилось брать специальное разрешение у Его Величества» (Demidov, 1898, с. 63). Собственно говоря, именно сохранение зубров являлось одной

из задач управления арендованными землями. П.И. Слащевский, цитируя одну из немецких статей, пишет: «Управляющий охотой Э.К. Ютнер, австрийский лесничий, пользуясь приобретенным на родине опытом, организовал целесообразную охрану зубра. В течение более чем 25-летней службы у Великого Князя, ему удалось увеличить число зубров на 200 лишним голов». И далее: «В 1909 г., когда я в первый раз посетил Ютнера на месте его службы в маленьком живописном курорте Закавказья Боржоме, он с гордостью сообщил мне, что его зубровое стадо достигло приличного количества, круглым счетом 600 штук» (Слащевский, 1928).

За все время Кубанской охоты было убито всего немногим более десяти зубров¹. В соответствии со строгими правилами охоты, введенными Великим Князем, каждому из приглашенных разрешалось убить не более одного зубра, но всего не более 5-ти штук за одну охоту². Последнего из зубров добыл в 1909 г. (в этом году Кубанская охота прекратила свое существование) постоянный участник великокняже-



Охота на зубров. 1895–1900 гг. Архив Кавказского заповедника

¹ В 1891 г. Дж. Литтдейл — 2 зубра. В 1895 г. В.А. Шильдер — 1 зубр, Великий Князь Сергей Михайлович — 1 зубр. В 1897 г. Великий Князь Сергей Михайлович — 1 зубр, доктор Рейер — 2 зубра. В 1898 г. поручик А.Н. Демидов — 1 зубр. В 1900 г. принц П.А. Ольденбургский — 1 зубр, егермейстер М.В. Андреевский — 1 зубр (Андреевский, 1907). В 1909 г. казенный лесничий К.Д. Улагай — 1 зубр.

² А вот как описывает Кубанскую охоту будущий директор Кавказского заповедника Краснобрыжев (1936): «С приездом князей с их свитой на охоту, обычно в осеннее время, местное население мобилизовалось в качестве загонщиков. Указанная территория превращалась в бойню. Огромнейшие животные зубры, которых в те времена насчитывалось до 1000 шт., олени загонялись в рассвирепевищую пьяную свиту князей с их гостями для безотчетного избиения. Остатки животных, спасаясь, бросались в обрывы, где также разбивались».

ских охот, казенный лесничий К.Д. Улагай, который впоследствии пожертвовал скелет и шкуру убитого быка Кавказскому музею в Тифлисе (**Каталог..., 2009**).

Кроме того, в разные годы егерями Кубанской охоты для научных целей в горах было отловлено два теленка кавказского зубра. Судьба их различна.

Первого из них поймал в долине Киши в мае 1899 г. егерь Кубанской охоты А. Телеусов (**Шильдер, 1902**). Он доставил его в Псебай, где передал охотнику Шрайеру, у которого зубренок прожил три месяца, до тех пор, пока за ним не прибыл из Беловежской Пуши специально командированный обер-егерь Неврли. В Беловежской Пуше этот зубренок освоился вполне, однако, по воспоминаниям профессора Г.П. Карцова, он был намного меньше своих беловежских сородичей: «Он никогда не болел, но и вполне здоровым назвать его было нельзя. Он всегда худ, шерсть на нем не обильная, движения вялы... Заведывающий пущей г. Неврли считает этого четырехгодовалого зубра настолько слабым, что сомневается в его способности стать производителем» (**Карцов, 1903, с. 181–183**). Зубренок этот получил кличку «Казан», однако о дальнейшей его судьбе ничего не известно, так как весь беловежский архив был уничтожен в Первую мировую войну.

Второй случай приводит М.А. Заблоцкий в «Проекте ингабитации зубра» (**1938**): «В мае 1907 г. егерем Сменяновым на солонце между поляной Гузерипль и Пастбищем Абаго, в верховьях Тишковой балки был пойман зубренок. На другой же день теленок был доставлен в станицу Псебайскую, а оттуда вскоре в Беловежскую Пушу. В 1908 г. «Кавказ», так назвали зубра (**Kaukasus, № 100 Племенной книги зубров**), попал к известному торговцу дикими зверями Карлу Гагенбеку, с 02.03.1908 г. он находился в хозяйстве графа Арнима, и пал 26.02.1925 г. в Гамбурге. В течение 17 лет своей жизни «Кавказ» неоднократно использовался как производитель при скрещивании с беловежскими зубрицами и оставил значительное потомство в количестве 7 телят, в том числе 3 бычка и 4 телочки». Кавказ является единственным представителем кавказского подвида среди родоначальников современных зубров¹.

В связи со стремительным сокращением ареала кавказского зубра научная общественность признала необходимым вплотную взяться за его изучение. Первая и последняя крупномасштабная экспедиция по сбору материала для изучения аборигенного

кавказского зубра была предпринята в 1909–1911 гг. профессором Д.П. Филатовым. Средства на поездки в 1909–1910 гг. выделил Великий Князь Сергей Михайлович, а в 1911 году – Зоологический музей Императорской академии наук.

В 1909 и 1910 гг. Филатов, препаратор Петухов и проводник из местных жителей Г. Каритиченко обошли все важнейшие зубровые районы бывшей Кубанской охоты. Побывали они в долине Киши, в Китайской балке, прошли по Шише, по Холодной, по Молчепе и Абаго (Безымянке). Везде экспедиция встречала многочисленные следы зубров и их самих; профессором Филатовым были сделаны фотографии зубровых районов и даже самих зубров. После долины Киши Филатов проник в бассейн Малой Лабы, где исследовал притоки Уруштена – Челипсинку, Бамбачку, Алоус и Местык (**Филатов, 1912**).

В следующую свою поездку, на этот раз зимой 1909–1910 гг., профессор Филатов отправился с целью добыть для Зоологического музея Академии наук самца и самку зубра в зимнем наряде. Это ему вполне удалось. Старого самца он добыл в декабре 1909 г. в долине Киши, а самку подстрелил егерь Иван Крутенко в долине Шиши в январе 1911 г. (**Филатов, 1910**).

По итогам экспедиции профессор Филатов составил карту распространения зубров, из которой следовало, что в его время, т.е. к 1912 г., ареал зубров сосредоточился в междуречье рек Белая и Малая Лаба, в наиболее глухих местах, куда еще не проникла хозяйственная деятельность человека.

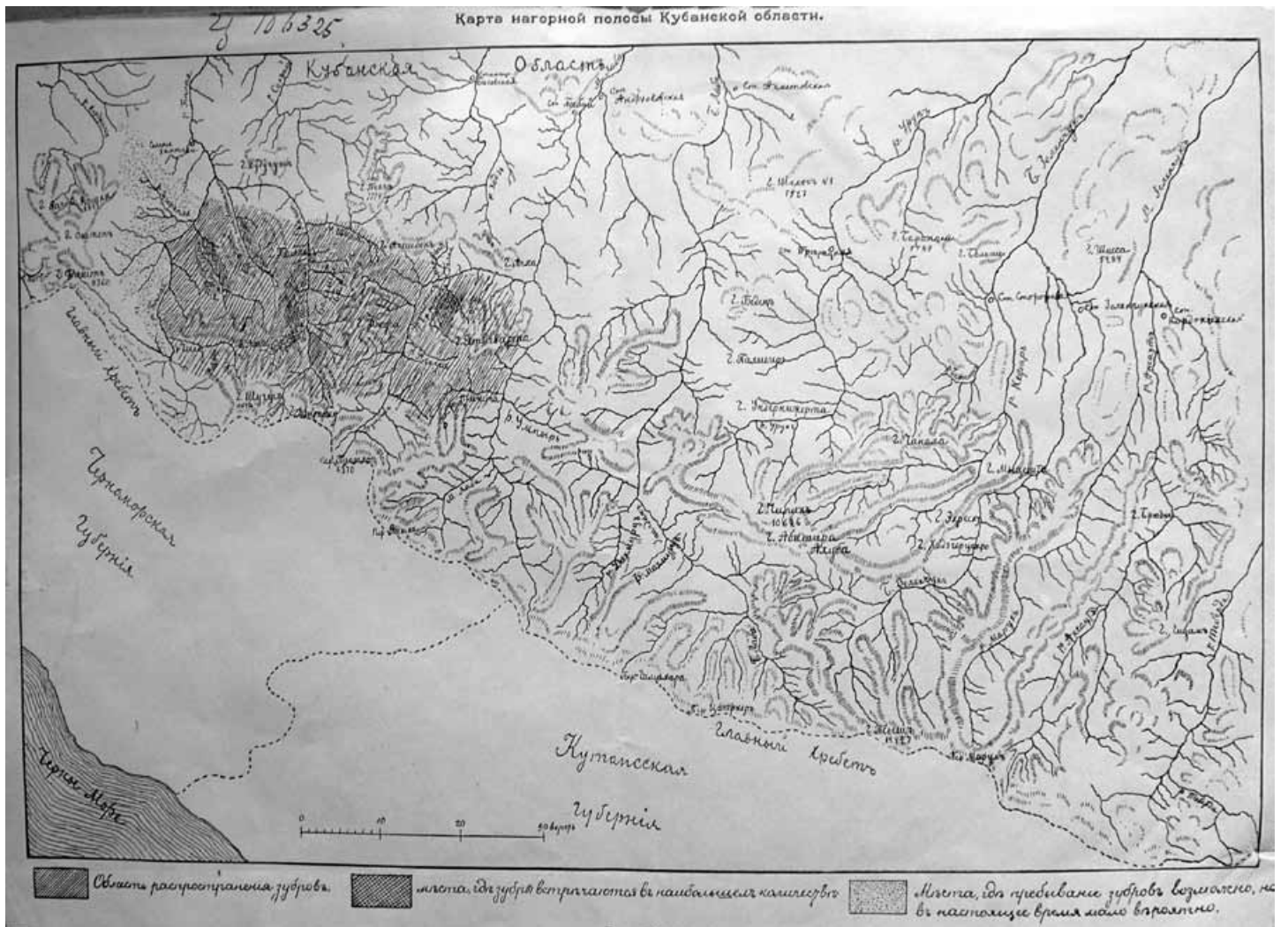
В 1907 г. на должность лесничего Белореченского лесничества Кубанского войска был назначен Христофор (Хачатур) Георгиевич Шапошников, уже известный к тому времени в научных кругах натуралист-исследователь². К тому времени Рада Кубанского казачьего войска вынесла постановление о разделе великокняжеской аренды в наделы казачьим станицам по истечении срока аренды 1 сентября 1909 г.

В научных кругах все чаще стали говорить о необходимости защиты и сохранения кавказского зубра, который с прекращением Кубанской охоты остался без охраны. Шапошников начал работу по организации заповедника на территории Кубанской охоты. В 1909 г. он послал письмо в Академию наук с этим предложением. Основным поводом в пользу создания заповедника на указанной территории было сохранение кавказского зубра. В своем письме Шапош-

После охоты продолжались пьянки. Загонщиков заставляли наряжаться в шкуры зверей и кричать по-звериному. Ближайшие соседи: горцы, карачаевцы, черкесы за вход в абсолютную зону подвергались со стороны егерей обстрелам. Вот какую память оставили о себе великие и малые князья у крестьян» (см. Архив Кавказского государственного заповедника (385000, Майкоп, ул. Советская, 187. Инв. № 153).

¹ Правнук Kaukasus'a, чистокровный зубр Бодо (№ 193 Племенной книги зубров), родившийся 14.06.1930 г. в Германии, впоследствии стал одним из основателей горной линии разведения зубров (**Зубр на Кавказе, 2003**). Бодо получил от Кавказа 25% своего генотипа. С 09.06.1933 г. Бодо находился в Аскании-Нова, откуда в 1940 г. был взят первый племенной материал для разведения зубров в Кавказском заповеднике.

² Страстный натуралист, ученый и коллекционер, Х.Г. Шапошников впоследствии вынес всю тяжесть организационных неурядиц в подготовительный период и в первые годы существования заповедника. Судьба этого человека, являющегося основателем и первым директором заповедника, трагична, как и судьба зубра, за спасение которого он боролся. Христофор Георгиевич Шапошников был арестован в 1937 г., а 25 февраля 1938 г. расстрелян. Погибла богатейшая коллекция насекомых, созданная им, все бумаги, библиотека.



Карта распространения зубра проф. Филатова. 1912 г.

ников очертил и границы заповедника: лесные дачи казачьи — Малолабинская, Хамышевская, Мезмайская, лесные дачи казенные — Малолабинская, Тхачская и Сахрайская.

Письмо Шапошникова легло в основу доклада директора Зоологического музея Императорской академии наук Н. Насонов, с которым он выступил на заседании физико-математического отделения Академии 29 апреля 1909 г.

«Можно быть уверенным, что как только казаки вступят в пользование участками принадлежащей им земли, начнется быстрое исчезновение зубра, и можно быть уверенным, что через 2—3 года от зубра останутся одно лишь воспоминание и то небольшое число шкур и костяков, которые сохранились в Музеях», — говорил академик Насонов в своем докладе (Материалы, 1926). Он был прав. После 1909 г. «браконьеры сделали такими смелыми и дерзкими, что почти перестали обращать внимание как на лесную стражу, так и на егерей, оберегающих дичь, и иногда целыми толпами отправлялись в леса на охоту... Зубров они убивали для того только, чтобы убить, и трупы их бросали на съедение хищным зверям» (Динник, 1910, с. 156). Началась передача в аренду

«под устройство зимовок и хуторов массы полей в долинах горных рек вблизи их верховьев, а также вообще в нижнем поясе гор, т.е. в таких местах, куда зубры и другая горная дичь спускаются в снежные зимы» (там же, с. 157).

В связи с этим собрание решило возбудить ходатайство об учреждении Межведомственной комиссии «для выработки мер к сохранению кавказского зубра путем объявления нагорной полосы Кубанской области заповедною» (Материалы, 1926).

Вышеупомянутое заседание Академии наук, по видимому, следует считать отправной точкой работы по организации государственной охраны этой части Кавказа, где еще сохранились зубры. «Нельзя не признать, что во всяком случае необходимо в интересах науки установление таких условий, при которых невозможно было бы, в силу каких бы то ни было внешних обстоятельств, исчезновение остатков дикого быка, представляющего единственно только на Кавказе существующую в ее естественной обстановке, к тому же особую и еще мало изученную форму. Необходимо принять такие меры, которые устраняли бы его исчезновение от каких-либо случайных причин, будет ли то недостаток охра-

ны на месте, или искусственное изменение окружающих условий. Было бы также крайне желательно сохранить в неприкосновенном виде этот участок природы Кавказа с его девственной растительностью и наиболее богатой на всем Кавказе фауной, где, кроме красоты кавказской фауны — зубра, водится множество оленей, серн, туров, косуль и т.п.

Такими мерами было бы, единственно, признание мест обитания зубров государственной собственностью, объявление их заповедными и установление наиболее благоприятных условий их существования.

Такое положение дела не может, мне кажется, не обратить на себя внимание Академии Наук. В настоящее время было бы действительно необходимо испросить надлежащим путем у Государя Императора Высочайшее повеление об объявлении района обитания кавказского зубра заповедными, а также испросить Высочайшее повеление на учреждение особой Комиссии, под председательством Его Императорского Высочества Великого Князя Сергея Михайловича, для выяснения способа охранения кавказских зубров и условий, при которых наилучше было бы выполнено Высочайшее повеление об объявлении мест обитания зубра заповедными, если таковое последует»¹.

Великий Князь Сергей Михайлович письмом от 24 апреля 1909 г. сообщил Августейшему президенту Академии следующее: «В ответ на письмо Вашего Императорского Высочества, Я могу сообщить, что в Моих заботах и попечениях о сохранении редкой и вымирающей породы кавказского зубра Я был до сих пор один, который прилагал все усилия к сохранению для науки этой породы быка. Ныне Вашему Императорскому Высочеству угодно было прийти Мне на помощь с чрезвычайно приятным для меня предложением принять на себя председательство в Комиссии для выработки мер по охранению кавказского зубра путем объявления Нагорной полосы Кубанской Области заповедной, если на то последует Высочайшее повеление».

Комиссия под председательством Его Императорского Высочества Великого Князя Сергея Михайловича для выработки мер к сохранению кавказского зубра была образована 1 июля 1909 г. Признав, что самым лучшим средством для достижения этой цели было бы объявление заповедной нагорную полосу Кубанской области, где водится это редкое копытное, Комиссия составила свои предложения об учреждении в этой полосе Кавказского государственного заповедника.

Согласно выработанному Комиссией проекту положения об этом заповеднике, он намечался как учреждение, призванное сохранить «на вечные времена в первобытной неприкосновенности местной кавказской природы с ее представителями растительного и животного царств, особенно зубров» (Материалы..., 1926). В территорию заповед-

ника предполагалось включить три казенные дачи: Мало-Лабинскую, Тхачскую и Сахрайскую, а также три казачьи: Мало-Лабинскую, Хамышейскую и Мезмайскую, причем земли заповедника признавались нераздельным имуществом, составляющим неотчужденную собственность государства, и не могли быть обращены ни под сельскохозяйственную культуру, ни под разработку ископаемых. На территории заповедника запрещалась охота и ловля зверей, птиц и рыб, а также ношение охотничьего оружия и орудий ловли. Наряду с этим проектом устанавливалась мера уголовной ответственности за нарушение приведенного запрета, а также за самовольную рубку леса в заповеднике, за выпас в нем скота и производство в его пределах каких-либо лесных, горных и иных промыслов.

Однако эти предложения Комиссии вызвали возражения со стороны заинтересованных ведомств и Наместника Его Императорского Величества на Кавказе. В частности, в отношении размера площади заповедника военное Министерство заявило о необходимости уменьшения проектируемого заповедника путем исключения из него Мезмайской казачьей дачи, особенно важной для развития местного коневодства и скотоводства, а Наместник его Императорского Величества на Кавказе высказался против включения в заповедник, помимо Мезмайской дачи, еще и Сахрайской и Тхачской дач, так как, по его мнению, в этих местностях зубров не водится, а в северной части двух последних дач имеются поселения русских переселенцев.

Лишь 27 февраля 1914 г. на заседании Совета Министров был рассмотрен вопрос о создании и учреждении Кавказского государственного заповедника, основной целью которого должно было являться проведение комплекса мероприятий по спасению и охране кавказских зубров, численность которых в начале XX в. стала неуклонно снижаться. В результате снова было решено передать вышеупомянутый вопрос на рассмотрение особой межведомственной комиссии под председательством Великого Князя Сергея Михайловича.

На этот раз в отношении создания Кавказского заповедника выступила против Рада Кубанского казачьего войска, не желавшая включать в его состав свои земли. Также выяснилось, что у правительства нет «свободных» средств на организацию заповедника. Через некоторое время межведомственная комиссия распалась, и вопрос о создании заповедника стал постепенно угасать.

В 1915 г. Русское географическое общество вновь поставило перед царским правительством вопрос об организации Кавказского заповедника, и вновь был получен очередной отказ. Разрешению затянувшегося вопроса о создании Кавказского заповедника в Российской империи помешали военные действия Первой мировой войны, а позднее начавшаяся в стране революция. Практическую охрану этих мест

¹ Из доклада акад. Н.В. Насонова (см.: Выписка из протокола заседания физ.-матем. отд. Академии наук. 29. апр. 1909 г.) // Архив Кавказского государственного заповедника (385000, Майкоп, ул. Советская, 187. Инв. № 122).

удалось организовать только к середине 1920-х гг. И на протяжении всех этих лет кавказские зубры постепенно исчезали.

В 1917 г. число зубров, по-видимому, не превышало 500. Появление на территории Кубанской охоты после революции 1917 г. пастухов со стадами скота, лесорубов, дезертиров и охотников, вооруженных трехлинейными винтовками, ознаменовало последний этап существования кавказского зубра. Огромный ущерб популяции зубров нанесла Гражданская война. Большая часть зверей была быстро перебита на мясо и шкуры, а в 1919 г. среди оставшихся вспыхнула эпизоотия, занесенная в горы домашним скотом. К 1920 г. зубров на территории будущего заповедника оставалось не более сотни (**Слащевский, 1928**).

«Гражданская война, — писал Башкиров, — хотя и закрыла доступ в горы браконьерам и пастухам, так как здесь укрывались зеленые, белые, красные вооруженные группы, не остановила все же истребление зверя: мяса кругом скрывавшихся было много, и оно являлось для них почти единственной пищей. Но апогея своего уничтожение достигло в зиму 1920—1921 гг., когда отряд генерала Фостикова, пробывавшийся к Черноморскому побережью, не сумел выйти с Главного хребта и остался на зимовку в горах; белогвардейцы, запасая мясо, расстреливали зверей даже из пулеметов; было перебито около 200 зубров, если же принять цифру, исчисленную специальным совещанием в станице Псебай 09.11.1924 г., уничтожено 270 зубров» (**Башкиров, 1936, с. 4**). К 1920 г. все поголовье исчислялось в 50 особей, в том числе в районе Киши и Хамышков не менее 20 зубров (**Верещагин, 1959, с. 380**).

3 декабря 1920 г. Кубано-Черноморский Ревком по докладу природоохранительной комиссии при Совете по обследованию и изучению Кубанского края опубликовал Постановление об учреждении «Кубанского высокогорного заповедника», в состав которого должны были войти бывшие войсковые дачи Мезмайская, Хамышейская и Мало-Лабинская и бывшие казенные дачи Мало-Лабинская, Больше-Лабинская, Сахрайская и Тхачская общей площадью 415 386 десятин. 10 декабря 1920 г. по настоянию Заведующего Кубано-Черноморским Управлением по делам музеев, охране памятников природы и старины проф. Г.Г. Григора Кубано-Черноморский исполком издает новое постановление о заповеднике, по которому в его состав были включены южные склоны Главного Кавказского хребта, дачи же Сахрайская и Тхачская исключены из земель заповедника (**Лизаров, 1931**).

Но, как пишет Лизаров, «к сожалению, положить начало реальному существованию заповедника, осуществить фактическую охрану его природы, постановления эти не могли, так как на это требовались значительные материальные средства, непосильные для бюджета Кубано-Черноморской области. Отпускаемых средств едва хватало на оплату Заведующего заповедником и двух, позже трех,

наблюдателей. К этому надо добавить, что в продолжение всего этого периода (1920—1923 гг.) лесные организации упорно игнорировали указанные постановления и вели на территории заповедника беспощадную рубку леса. Не признавал существования заповедника и Майкопский Союз охотников, учредивший на территории заповедника охотничий заказник, стража которого охраняла заказник за право (используемое ею в самых широких размерах) охоты в нем. Заказник этот был ликвидирован лишь к концу 1924 г.» (**там же**).

Интересные факты в «Докладе о Кубанском заповеднике» приводит помощник лесничего Мало-Лабинского лесничества Макаровский: «Перед Республикой встали во всей своей грозности вопросы войны, голода и разрухи, вопрос о Кубанском заповеднике был в силу необходимости отодвинут на задний план, в центре о нем забыли, он был на месте (в Псебае) захвачен без чьей-либо санкции в невежественные руки и далее мне приходится, к сожалению, описать те уродливые формы, какие приняло это учреждение высокой научной ценности в настоящее время.

В 1918 г. старые егеря были устранены, один из граждан станицы Псебайской, собрав около себя группу единомышленников, объявил себя «заведывающим» заповедником, а своих единомышленников егерями никем еще не учрежденного заповедника, и указанная группа начала функционировать под названием «Правление Кубанской охоты». Заподозрить эту группу в каком-либо отношении к науке совершенно невозможно, ибо даже глава ее — личность неграмотная. Функции же сразу определились в резкий антагонизм с лесной стражей и явную тенденцию ее упразднить и занять лесные кордоны и наделы. О какой-либо научной или охотничье-хозяйственной деятельности Правления, разумеется, не может быть и речи. Вся деятельность выражалась в периодических поездках на охоту и таких же периодических набегах на лесную стражу. Возобновление солонцов, заготовка сена для оленей и коз, хотя бы приблизительный учет зубров, какие-либо наблюдения за жизнью животных, населяющих заповедник — все это вопросы, стоящие неизмеримо выше понятия указанных егерей. Вышеупомянутый неграмотный гражданин станицы Псебайской и по сей час является фактическим заведывающим единственным на земном шаре заповедника, обитаемого зубрами. Из изложенного совершенно определенно усматривается, что к учреждению заповедника делались лишь попытки и попытки более чем слабые» (**Макаровский, 1923, с. 4**).

«Не только жители ближайших станиц устремились в закрытые ранее леса и луга, — пишет Башкиров, — издали, с большими стадами, сходились сюда мингрелы, абхазы, карачаевцы, адыгейцы. Зверь избивался» (**Башкиров, 1936, с. 7**).

Драматически описывает исчезновение зубров С.С. Туров: «На нынешней территории Кавказско-

го заповедника было около 900—1000 голов кавказских зубров. События гражданской войны, наличие в лесах Майкопского округа различных бело-зеленых банд, отсутствие охраны привели к полному уничтожению кавказского зубра. Толпы браконьеров ринулись в богатейшие дичью места. Уничтожали зубров даже не ради пропитания, а из-за бессмысленного азарта. Мясо и даже шкуры бросали на съедение волкам. Как уничтожали зубров, видно из того, как один из жителей станицы Даховской убил 18 штук зубров, другой, из Псебая, убил 7 самок на последней стадии беременности. В конечном итоге все зубры были уничтожены» (Туров, 1932, с. 15).

А вот что вспоминает об охоте того времени один из браконьеров еще царского времени Г.И. Бессонный, впоследствии ставший работать в охране заповедника:

«Стрелял я зубров потому, что нужда заставляла. Я жалел их и бил только по необходимости. Всего я сам добыл шесть зубров, а было много таких охотников, которые безжалостно их уничтожали во всякое время во множестве; в сезон брали на ружье до двадцати голов. Жил в Майкопе такой человек — Самонин, владелец кожевенного завода. Он давал мне заказ на зубровые шкуры. Плата была двадцать пять рублей за шкуру. Самонин делал из зубровых шкур сбрую: хомуты, уздечки, шлеи. Лучшие кожи шли на приводные ремни для молотилок: две кожи на ремень. Брал Самонин за один ремень двести пятьдесят рублей. Так он наживался на нашем браконьерстве» (Оленич-Гнененко, 1949, с. 148). Одну из важнейших причин разнужданного браконьерства в те годы определил Слащевский. Он считал, что огромный вред, причиненный кавказским зубрам, исходил от местного населения, часть которого «внушило себе пагубную мысль, что, если истребить всех зубров, то не будет и заповедника, стесняющего их хищническую эксплуатацию природы» (Слащевский, 1928, с. 4).

Организация Кавказского заповедника в 1924 г. не спасла зубров в связи с трудностями охраны зверя в горах и обилия у местного населения оружия, оставшегося после долгих лет войн и революций. Преследование зубров браконьерами продолжилось и в дальнейшем.

Если в 1921 г. еще сохранилось 40—50 особей кавказского зубра, то к моменту опубликования Совнаркомом РСФСР декрета о Кавказском зубровом заповеднике (12 мая 1924 г.) осталось 10—15 зубров (Башкиров, 1939, с. 5). И эти остатки были уничтожены в ближайшие 1—2 года, так как заповедник вынужден был допускать к себе посторонние организации и не мог добиваться даже осуждения захваченных браконьеров. «Сыграл здесь свою роль и Госторг, неофициально скупающий у населения зубровые шкуры (по 400 рублей)», — делает заключение Башкиров.

С 1921 по 1926 г. зафиксированы несколько случаев убийства зубров: в 1921 г. зубр был убит близ ста-

ницы Линейной, в 50 км западнее Майкопа; в апреле 1925 г. житель села Хамышки Циркунов убил около горы Гефо, в урочище Тигиня, двухлетнего зубра. В 1926 г. зубров убивали на Алоусе и Мастакане.

Летом 1925 г. помощник Шапошникова А.П. Гунали искал зубров на территории заповедника. Со слов проводника геолога Робинсона было известно, что член сельсовета станицы Псебай, Андрей Петров, видел в 1924 г. зубра в урочище Балканы на г. Ятыр-гварте (Розанов, 1928). Сам Гунали обнаружил в 1925 г. стадо в восемь особей на р. Местык. Видел Гунали следы зверей и на р. Алоус. Было решено для сохранения хоть этих, что еще бродят, зубров построить вольер и загнать зверей в него, несмотря на то, что столь малая популяция уже вряд ли смогла бы обеспечить дальнейшее продолжение вида. Вольер построили и огородили участок территории, но зубров после этого больше не находили.

В дальнейшем наблюдателям заповедника и специальным экспедициям не удавалось обнаружить ни зубров, ни даже их свежих следов, что официально подтвердила в 1927 г. экспедиция Главнауки под руководством профессоров Филатова и М.П. Розанова. Некогда многочисленные стада уникальных горных зверей были рассеяны и истреблены полностью. Кавказский зубр как вид прекратил свое существование на планете.

Остается добавить, что вопрос о восстановлении зубров на Кавказе не замедлил возникнуть. «В 1931—32 гг. Б.К. Фортунатовым, в то время работавшим в Кавказском заповеднике, ставился вопрос о завозе в заповедник гибридных зубров из Аскании-Нова, — писал Заблоцкий (1941). — Дело встретило поддержку со стороны П.Б. Смидовича (председателя Комитета по заповедникам при ВЦИК), который даже предполагал поставить перед правительством вопрос о приобретении для Кавказского заповедника чистокровных зубров из заграницы. К сожалению, вследствие смерти Смидовича и ухода Фортунатова из заповедника, указанная проблема так и не была разрешена.

Вторично вопрос о восстановлении зубра в Кавказском заповеднике поднял И.С. Башкиров, разработавший «План мероприятий по восстановлению зубров на Кавказе» на основе завоза из Аскании-Нова группы высококровных гибридных зубров. Так же, как и Фортунатову, Башкирову не удалось осуществить намеченных мероприятий; правда, аналогичная работа им была начата в 1937 г. в условиях Крымского заповедника.

Наконец, летом 1938 г., перейдя на работу в Кавказский заповедник, — продолжает Заблоцкий, — мне вновь удалось возбудить интерес к проблеме восстановления зубра на Кавказе, разработать, в дополнение к плану Башкирова, краткий проект ингабитации зубра¹ и в течение 1939 и 1940 гг. приступить к его выполнению».

Началась новая история зубра на Кавказе.

¹ Рукописные варианты этих проектов находятся в архиве Кавказского заповедника (инв. № 92).

ВОССТАНОВЛЕНИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ЗУБРА

На протяжении двух веков до начала XX столетия зубр в природе обитал только на территории России. Однако в период Первой мировой войны и последующих революции и Гражданской войны зубры исчезли не только на Кавказе, но и в Беловежской Пуще¹. Известно, что 40 особей зубра (**Заблоцкий, 1956**) было вывезено за пределы России. К 1927 г. в зоопарках и питомниках Европы сохранились 48 особей зубра, а к 1944 г. мировая популяция зубров достигла 146 особей (**Зубр на Кавказе, 2003**). В годы Второй мировой войны численность зубров вновь снизилась до 84 особей, но в дальнейшем работы по разведению зубров позволили значительно увеличить численность и перейти к созданию вольных популяций.

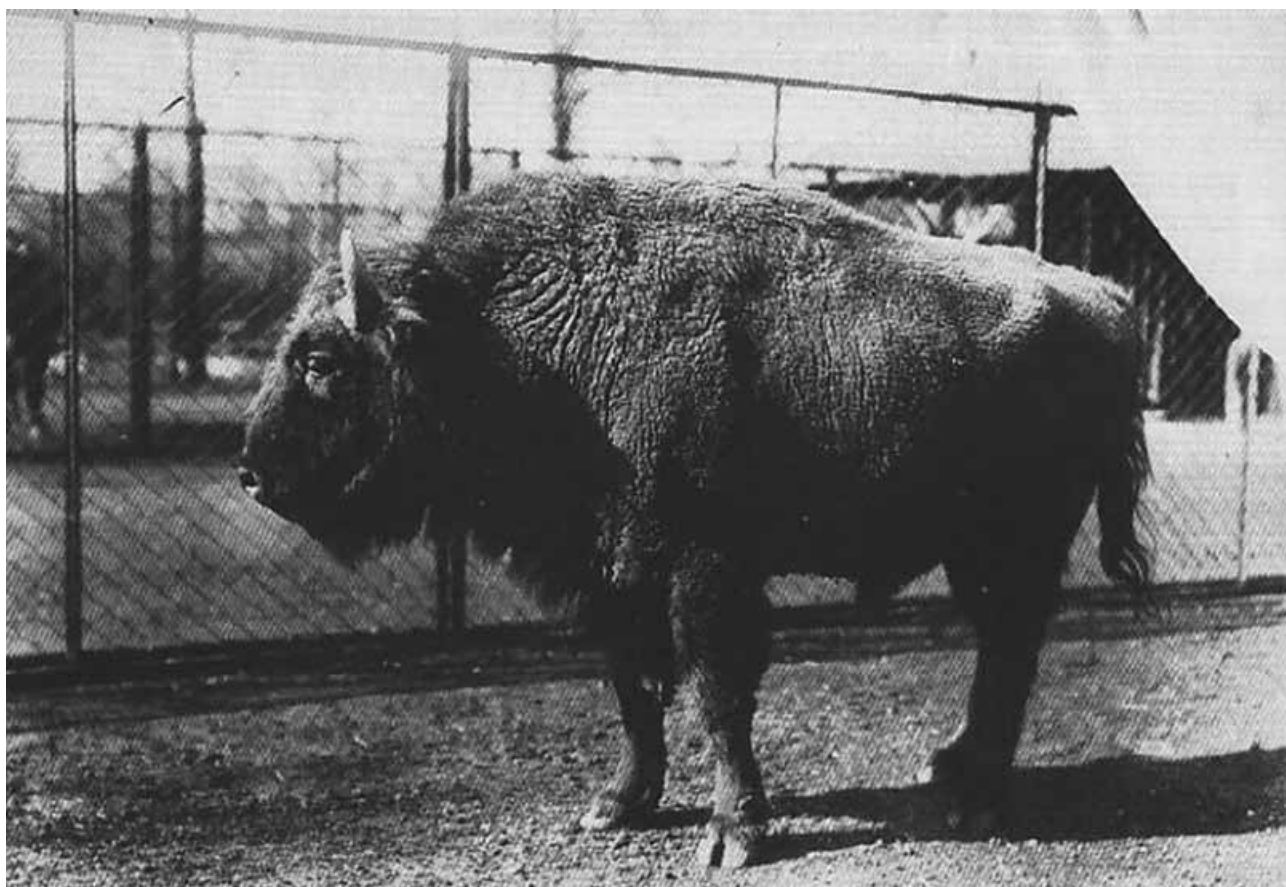
Основателями современных популяций зубра в мире стали всего 12 особей. Для разведения зубра большое значение играла международная координация действий всех обладателей зубров и планирование схемы скрещивания между животными, для того

чтобы снизить инбридинг получаемого потомства. В процессе восстановления вида под контролем человека сформировались несколько форм зубров, называемых линиями разведения.

Зоопарковская линия. Это группа зубров, разводимая в зоопарках Германии, её изолированное разведение было прекращено к середине XX в.

Плесская линия. Была представлена животными, в середине XIX в. вывезенными из зверинца Беловежской Пущи в охотничий парк князя Плесса, расположенный в Силезии. В начале XX в. из этих зубров сохранились только 2 особи, и через несколько десятилетий её изолированное разведение было свернуто из-за высокого инбридинга.

Беловежская линия. Потомки 5 особей беловежских зубров, которых стали содержать и разводить в питомнике в Беловежской Пуще на территории Польши. Эта линия характеризуется высоким уровнем инбридинга, составляющим, в среднем,



Зубр Кавказ является единственным представителем кавказского подвида среди родоначальников современных зубров

¹ В 1914 г. в Беловежской Пуще насчитывалось 727 зубров. Последовавшие в 1915 г. в районе Пущи бои и отстрел зубров на мясо и для развлечения, практиковавшийся обеими сторонами, привели к гибели большинства зубров. Когда, по занятии Пущи немцами, назначенный комиссаром Пущи известный лесовод Эшерих, служивший тогда майором в германской армии, организовал учет уцелевшей дичи, то на октябрь 1915 г. зубров оказалось всего 127 голов. Часть этого поголовья была вывезена в Германию, все остальные погибли при отступлении армии и от браконьеров. Последний зубр был убит в Пуще в феврале 1921 г.» (**Башкиров, 1939**).

43.98% (Olech, 1987). По мнению генетиков (Сипко, 2013), продолжать её изоляцию неперспективно. В России её разведение прекращено с 1998 г.

Кавказско-беловежская линия. Это потомки 12 основателей, включая тех, которые являются основателями и беловежской линии. Основное её отличие составляет присутствие «крови» быка Кавказа (№ 100 международной родословной книги зубров — ЕВРВ).

Горная линия. Эта линия создана искусственно для замещения истребленного зубра на Кавказе. В основе её присутствуют предки современных зубров,

американские бизоны, а также зубры, сохранившиеся к началу XX в. в зверинце Аскания-Нова. Пропорции вклада основателей в эту линию разведения (Сипко, 2013) показаны в табл. 1. Зубров горной линии было предложено рассматривать как новый подвид *B. b. montanus* (Раутиан и др., 2002). Но другие исследователи считают, что это в настоящее время преждевременно (Данилкин, 2005). Небольшая примесь крови американского бизона в генофонде горных зубров до настоящего времени вызывает дискуссии о таксономическом статусе этих животных.

Таблица 1

«Доля крови» основателей в популяциях зубра на Кавказе, %

Район разведения	Зубры (номера по ЕВРВ)									Бизон
	45, 42	89,8 7	15, 16	123, 122	100	96, 95	32, 33	46	50, 51, 65	
Кавказский заповедник	31.40	17.63	18.58	1.86	5.29	10.42	1.81	0	6.61	6.4
Цейский заповедник	62.79	18.34	9.42	0.19	2.25	6.76	0	0	0	0
Тебердинский заповедник	61.25	18.91	9.92	0	2.48	7.44	0	0	0	0

Работы по восстановлению зубра горной линии разведения начались в 1940 г. на территории Кавказского заповедника: из Аскании-Нова на Кавказ прибыла первая партия из пяти зубробизонов (одного самца и четырех самок) разной кровности по зубру. Самец унаследовал 12.5% своего генотипа от аборигенного кавказского зубра, самки имели в среднем 8.33% примеси зубра Кавказа (№ 100 ЕВРВ). Привезенные животные несли генетический материал всех неродственных друг другу зубров, когда-либо живших в Аскании-Нова и оставивших жизнеспособное потомство, что обеспечило исходное генетическое разнообразие формируемой популяции (Зубр на Кавказе, 2003).

Животных разводили «в себе» до 1949 г., когда появилась возможность завезти в Кавказский заповедник самцов зубров кавказско-беловежской линии разведения. Гибридные самцы от размножения были отстранены, а самок стали скрещивать с привезенными чистокровными зубрами. Племенная работа по вытеснению крови бизона протекала успешно, и уже к началу 1960-х гг. в процессе размножения, смены поколений и целенаправленного поглотительного скрещивания примесь бизона удалось снизить до 6.4% (Зубр на Кавказе, 2003).

До 1955 г. практиковалась загонно-выпасная система содержания зубров, сочетавшая вольный выпас

на естественных пастбищах с подкормкой на территории двух зубропарков, расположенных на территории Кавказского заповедника — Кишинском и Умпырском. В Умпырском районе зубры появились позже: в 1953 г. сюда перегнали 18 зубров из Кишинского района разведения. В 1955 г. животным была предоставлена полная свобода передвижения, и они начали самостоятельно последовательно осваивать вначале прилегающие, затем более удаленные участки горных лесов. В 1960 г. была полностью прекращена подкормка животных в зимний период. В этом же году были прекращены племенные записи.

Таким образом, результатом колоссальных человеческих усилий и материальных затрат стало создание в верховьях рек Белой и Малой Лабы репродуктивно независимой популяции зубров, называемых «горными» (*Bison bonasus montanus* Rautian, Kalabushkin, Nemtsev 2000), по всем показателям, в том числе и их экосистемной роли, наиболее близких к аборигенным *Bison bonasus caucasicus* Satunin 1904. В настоящее время ареал горных зубров включает в себя часть Кавказского заповедника и сопредельные угодья на северном макросклоне Главного Кавказского хребта, расположенные на территории Республики Адыгея, Краснодарского края и, незначительно, Карачаево-Черкесской Республики. Это самая крупная популяция современных зубров, име-



Кишинский зубропарк, 1942 г. Зубровод А.Б. Кондрашев наблюдает животных в загоне. Архив Кавказского заповедника



Перевозка животных в Умпырский зубропарк, 1951 г. Архив Кавказского заповедника

ющая сложную пространственную структуру и существующая на протяжении десятилетий без какой-либо опеки со стороны человека.

Ниже представлены результаты исследования популяции горных зубров: этапы формирования и

динамика ареала, особенности зимнего распределения, процессов миграций и динамики численности. По возможности мы пытались представить информацию и об аналогичных популяционных характеристиках аборигенных зубров Кавказа.

ДИНАМИКА АРЕАЛА

Начало расселения зубров до 1965 г.

Расселение зубров в период 1942–1965 гг. подробно описано С.Г. Калугиным (1958, 1968), а после 1965 г. — А.С. Немцевым (1985, 1988, *Зубр на Кавказе*, 2003)¹. Калугин обращает внимание на то, что племенная работа с зубрами и хозяйственная деятельность человека в районах разведения не препятствовали расселению восстанавливаемых животных и освоению ими новых местообитаний.

Как указывает С.Г. Калугин (1958), скорость освоения новых пространств для зубров в Кишинской и Умпырской части была разной. В районе Кишинского зубропарка поляны, которые стали основными местообитаниями на протяжении большей части года, окружены пихтовым лесом, ставшим своеобразным барьером на пути к летним высокогорным пастбищам района. Выход зубров в пихтарники происходил, как правило, с залеганием глубокого снега на открытых пространствах лесных полян. Однако многоснежье в этом районе — довольно редкое явление, поскольку горные склоны здесь преимущественно южной, хорошо прогреваемой экспозиции. Поэтому за 15 лет зубры так и не вышли за пределы лесного пояса, даже несмотря на принудительный выгон зубрового стада на высокогорные луга Порт-Артура, продолжавшийся с 1949 по 1954 г. Тем не менее животные постепенно освоили предгорные лесные массивы в бассейне р. Куна и хребта Дудугуш.

В районе Умпырского зубропарка поляны встречаются почти на всем протяжении р. Умпыр, вплоть до высокогорных лугов. Межпастбищное лесное пространство не превышает 1,5–2 км. Поэтому зубры здесь могли постепенно переходить от поляны к поляне, и за 3 года (1953–1955 гг.) самостоятельно достигли высокогорных лугов хребта Магишо (Калугин, 1958).

Как отмечают исследователи восстанавливаемых животных (Калугин, 1958, 1968; Немцев, 1985, 1988; Александров, 1958; Александров, Голгофская, 1965), существует еще одно важное отличие

двух районов обитания зубровых группировок. Животные Кишинского района, не используя высокогорные луга Порт-Артура, имели широкие возможности для расселения в предгорных лесах бассейнов Куны и Сахрая. В районе Умпыря такой возможности не было: межгорная долина замкнута хребтами Магишо, Луган, Кочерга, Ахцархва, и расселение зубров происходило преимущественно по прирусловым участкам рек Малая Лаба, Умпыр, Ачипста. При этом, как было указано выше, животные достаточно быстро освоили окрестные горно-луговые пространства.

Обе активно развивающиеся группировки стали формировать собственную систему биологического сигнального поля (Наумов, 1967, 1971, 1973, 1979). Как пишет Калугин (1968), уже к середине 1960-х гг. в районах обитания зубров появились постоянно используемые тропы к часто посещаемым солонцам, бродам через реки, переходам через водораздельные хребты и в ущелья. К концу 1950-х гг. наметился характер сезонного распределения зубров. Однако схема использования, в том числе сезонного, зубрами освоенных и осваиваемых местообитаний была достаточно проста. Летние и зимние местообитания в районе Умпыря мало удалены друг от друга и отличались лишь высотным положением. Перемещения зубров ограничивались несколькими километрами. Животные, вытесняемые снегом из районов летнего обитания на склонах хребтов Магишо и Луган, спускались в прирусловые участки долин Малой Лабы и Умпырки, богатые зимне-зелеными кормами. В Кишинском районе зубры зимовали в лесных массивах хребта Сосняки. Летом же зубровые стада более или менее равномерно распределялись в лесах междуурчья Киши, Шиши и Куны.

Особенности двух пунктов разведения имели важное значение в эволюции пространственной структуры популяции зубров. На рис. 1 показана статистически значимая полиномиальная аппроксимация зависимости между численностью зубров (N) и площадью освоенных ими местообитаний (S): $S = 7E-09N^4 - 2E-05N^3 + 0.0098N^2 - 0.3216N + 30.358$,

¹ История восстановления горных зубров в Кавказском заповеднике связана с именем Сергея Гавриловича Калугина. Именно на его плечи легла основная работа по селекции, разведению и расселению зубрового стада. Благодаря исследованиям С.Г. Калугина процесс утверждения этих животных в горно-лесных биотопах прослежен до середины 70-х годов. В дальнейшем это направление исследований было развито учеником С.Г. Калугина Александром Степановичем Немцевым. С ним связано изучение структурного, топологического, поведенческого и морфо-физиологического аспектов популяционной организации горных зубров, начиная с 1973 г. А.С. Немцев трагически погиб в авиакатастрофе 16 августа 2001 г.



Стадо зубров на отдыхе. Кишинский зубропарк, 1955 г. Фото В.Н. Александрова

$R^2=0.99$, $p<0.001$. Зависимость рассчитана для периода натурализации и первых лет вольной жизни животных (1945–1965 гг.). К концу рассматриваемого периода были освоены практически все доступные местообитания в пределах Кавказского заповедника, и в дальнейшем здесь наблюдались лишь флуктуации области встречаемости зубров (Зубр на Кавказе, 2003). Как видно из рис. 1, увеличение площади освоенных местообитаний при постоянном росте численности, который в этот период составлял в среднем $20.3\pm 6.8\%$, вначале происходило медленно, затем быстрее, но вскоре вновь замедлилось.

На рис. 2 показана тенденция изменения площади освоенной территории и численности зубров за пределами границ Кавказского заповедника. Полиномиальная аппроксимация зависимости между численностью зубров (N) и площадью освоенных ими местообитаний (S) здесь имеет вид: $S = 0.0002N^3 - 0.1452N^2 + 28.859N - 1011.8$, $R^2=0.82$, $p<0.001$. Зависимость рассчитана для периода 1965–1979 гг. В северные предгорные районы зубры начали расселяться с 1965 г. за счет мигрантов Кишинской пространственной группировки, и к концу 1970-х гг. ими были освоены практически все пригодные и не подверженные антропогенному воздействию местообитания в долинах Сахрая, Ходзя и Куны. После 1979 г. расширения ареала зубров ни в границах Кавказского заповедника, ни за его пределами не наблюдалось.

S-образный характер кривой на рис. 1 связан с исчерпаемостью ресурсов, в данном случае — пространства. Его можно объяснить при помощи анализа дина-

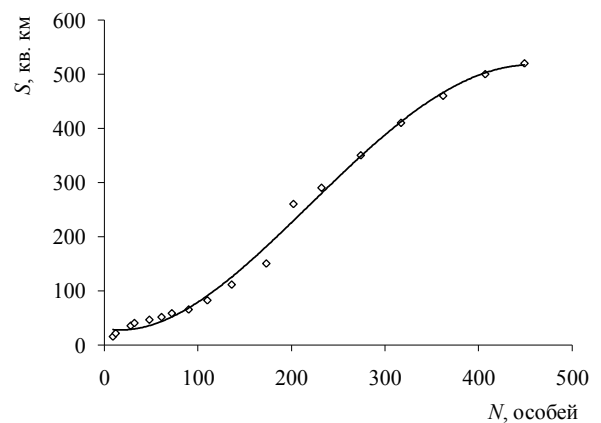


Рис. 1. Зависимость между численностью группировок зубров (N) и площадью освоенных ими местообитаний (S) в Кавказском заповеднике

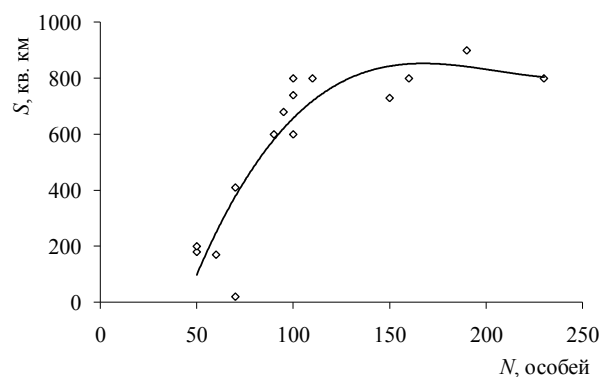


Рис. 2. Зависимость между численностью группировок зубров (N) и площадью освоенных ими местообитаний (S) за пределами Кавказского заповедника

мики численности, плотности и ареала зубров (рис. 3). В период 1945–1955 гг. удельный прирост площади освоенных территорий ($\Delta S/S$) был невысок и относительно постоянен (в пределах 11–15%), соответственно, процесс освоения новых местообитаний происходил медленно. Удельный прирост численности группировок зубров ($\Delta N/N$) в этот период достигал 50% в год (рис. 3 а), несмотря на высокую смертность зубрят (Калугин, 1968). Высокое значение $\Delta N/N$ связано с тем, что до полной натурализации у зубриц был снижен возраст первого отела и период между отелами, а средняя плодовитость составляла 83.9% (Калугин, Немцев, 1976; Калугин, 1968). Плотность (P) группировок зубров не-

прерывно росла (рис. 3 б) и к 1955 г. составила в среднем 13.8 особей/1000 га. Отметим, что, по данным Немцева с соавторами (Зубр на Кавказе, 2003), максимальная допустимая плотность населения зубров составляет 9.8 особей/1000 га. Этот показатель авторы рассматривают как параметр потенциальной емкости среды для популяции зубра на Северо-Западном Кавказе.

В течение последующих лет (1955–1958 гг.) значение $\Delta S/S$ стало возрастать и постепенно достигло 35%. Плотность группировок зубров стала снижаться, но оставалась на довольно высоком уровне (в 1958 г. она составляла 11.6 особей/1000 га), при этом значение $\Delta N/N$ оставалось примерно одинаковым. В

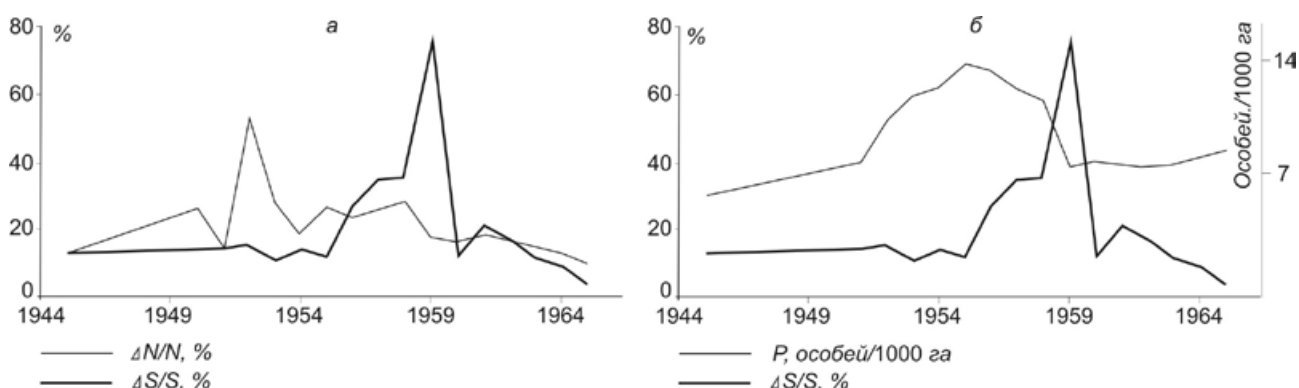


Рис. 3. Динамика удельного прироста численности ($\Delta N/N$) (а), плотности популяции зубров (P) (б) и удельного прироста площади освоенной территории ($\Delta S/S$) в период 1945–1965 гг. в Кавказском заповеднике

1959 г. удельный прирост освоенной площади скачкообразно увеличился до 73%. В этот год как кишинская, так и умпырская группировки зубров, несмотря на разную длительность существования, почти вдвое расширили свои пастбищные пространства. Резко упала плотность группировок зубров, стал снижаться и удельный прирост численности. С 1960 г. значения P и $\Delta N/N$ варьируют незначительно, $\Delta S/S$ постепенно падает до 4%.

Как видно из рис. 4, вне границ Кавказского заповедника скачкообразное расширение ареала произошло в 1969–1970 гг. вслед за первой в жизни зубров многоснежной зимой 1967–1968 гг. Удельный прирост площади освоенных территорий ($\Delta S/S$) в 1969 г. составил 105%. Плотность группировки зубров в Кишинском районе разведения в эту зиму достигла критической величины (13–15 особей/1000 га), и за пределы заповедника откочева-

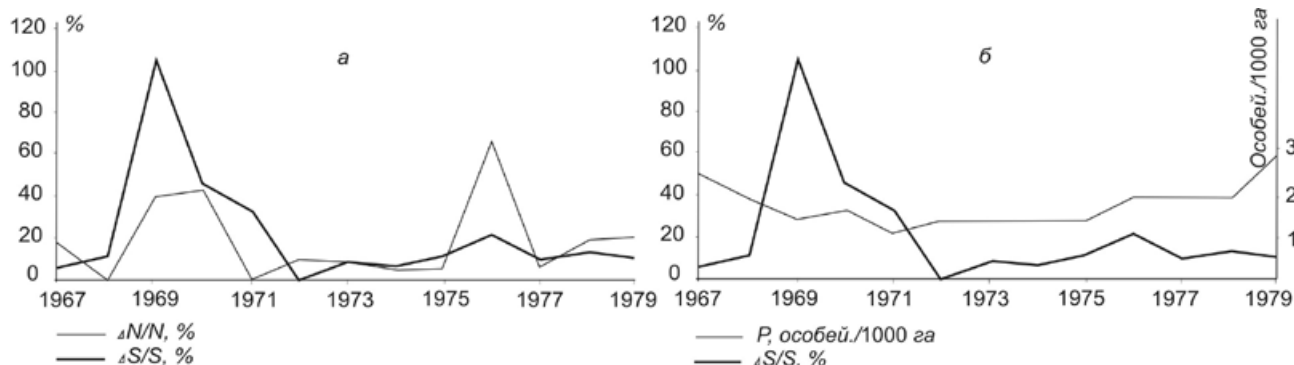


Рис. 4. Динамика удельного прироста численности ($\Delta N/N$) (а), плотности популяции зубров (P) (б) и удельного прироста площади освоенной территории ($\Delta S/S$) в период 1965–1979 гг. за пределами Кавказского заповедника

ло одновременно сразу несколько десятков животных. Плотность группировки зубров на смежной с заповедником территории при этом сократилась вдвое (с 3.1 до 1.5 особей/1000 га), несмотря на то, что удельный прирост численности ($\Delta N/N$) за счет мигрантов увеличился до 40%. Этот факт говорит о масштабах расселения зубров в новых местообитаниях. После 1972 г. значение $\Delta S/S$ было близко к 10% и лишь в 1976 г. составило 22%. В 1976 г. наблюдалось и резкое увеличение (с 5 до 67%) удельного прироста численности зубров, что также связано с влиянием многоснежной зимы 1975–76 гг., вызвавшей откочевку зубров из Кишинского района заповедника в предгорье. Увеличение плотности группировки зубров за пределами заповедника (с 1.4 до 2 особей/1000 га) в 1976 г. связано с тем, что к этому году процесс расселения животных в новые местообитания был близок к завершению.

Тенденцию сопряженного изменения площади освоенной территории и численности популяции в общем виде можно представить следующим образом. На первом этапе при постоянном росте численности происходит замедленный процесс освоения новых территорий. Животные постепенно повышают эффективность использования уже освоенной территории. При этом увеличивается плотность группировки, и к определенному времени она превышает допустимые пределы. Критическим для расселения значением плотности, по-видимому, следует считать 12.4–13.8 особей/1000 га. На следующем этапе темп расселения быстро увеличивается, ареал скачкообразно расширяется, а плотность, соответственно, уменьшается.

В процессе расселения и формирования ареала популяции зубров в Кавказском заповеднике, на наш взгляд, значительная роль принадлежит биоло-

гическому сигнальному полю. Основой, или каркасом, сигнального поля зубров является сеть троп, соединяющих жизненно необходимые объекты: сезонные пастбища, солонцы, броды. «Долгоживущими сигналами» биологического сигнального поля зубров являются катачки, большие скопления экскрементов в местах концентрации животных, в меньшей степени лежки и др. Согласно представлениям Н.П. Наумова эта так называемая «матрица стабильных элементов» (Наумов и др., 1981) представляет своеобразный аппарат памяти, позволяющий каждому последующему поколению использовать опыт предыдущих, сокращая время и энергию на освоение территории и ресурсов. Главная особенность этой матрицы – преемственность использования и обновления, это – «пространство событий» (Никольский, 2003), постоянно повторяющихся в ряду поколений. Для восстанавливаемых видов особенностью биологического сигнального поля является его развитие, последовательное формирование собственной видоспецифичной матрицы стабильных элементов.

В начальный период расселения (1955–1965 гг.) использование и освоение зубрами пастбищных пространств можно охарактеризовать как концентрическое, или исследовательское (рис. 5). Вероятно, это связано с отсутствием элементов биологического сигнального поля. Зубры последовательно изучали ближайшие окрестности уже знакомых районов, постепенно формируя и усложняя собственную систему троп.

Найденная зависимость между темпами увеличения численности и освоения территории с четырехлетним запаздыванием, когда прирост площади в конкретный год зависит от прироста численности за 4 года до него ($R^2=0.90$, $p<0.01$, $n=8$) в период 1955–1965 гг. косвенно может свидетельствовать

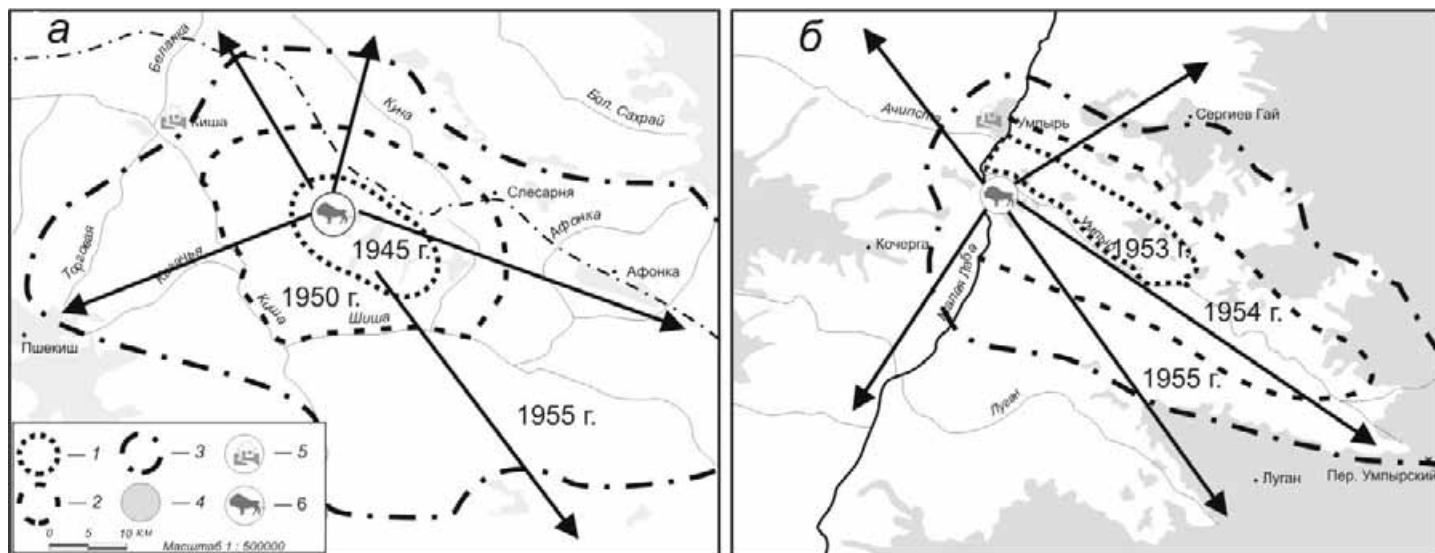


Рис. 5. Этапы освоения зубрами местообитаний в Кишинском (а) и Умльярском (б) районах разведения: 1, 2 и 3 – последовательные этапы расширения освоенной территории, 4 – нелесная территория, 5 – кордоны Кавказского заповедника, 6 – местоположение зубропарков. Стрелками показаны направления дальнейших перемещений зубров

в пользу того, что пионерами освоения новых мест обитания являются молодые половозрелые самцы, еще не допускаемые к размножению. По-видимому, именно они, являясь наиболее подвижной и независимой частью группировки (Калугин, 1968; Казьмин, Абрамов, 2004), первыми выходят за пределы знакомых местообитаний и постепенно осваивают новые, формируя каркас биологического сигнального поля. К моменту достижения возраста, когда они могут успешно конкурировать за самок, зубры вступают в размножение и, возможно, вместе с ними в новые освоенные местообитания уходит и часть самок с молодым потомком.

Большое влияние на процесс освоения новых местообитаний оказали первые в истории развивающейся популяции многоснежные зимы. По-видимому, не случайно практически все животные, погибшие зимой 1967–1968 гг. в Умпырской долине, были найдены в окрестностях бывшего зубрового парка, т.е. в месте их первоначального содержания. В этот год смертность популяции составила 23,9%. Примечательно, что в зимы 1971–1972 и 1975–1976 гг., близкие по климатическим условиям к предыдущей, потери оказались значительно ниже: 12,2 и 11,9%, со-

ответственно. Снижение эффекта депрессивных зим Немцев (Зубр на Кавказе, 2003) связывал с «*формированием адаптивной пространственной структуры популяции*»: неблагоприятные условия среды привели к повышению эффективности использования зубрами окружающих пастбищных пространств. Причем в разных частях ареала этот процесс имел свои особенности: в Умпырском районе зубры детально освоили горные склоны и речные долины (к концу 1980-х гг. здесь успешно зимовали не менее 250 животных), в Кишинском – появились миграционные традиции (зубры начали ежегодно спускаться на зимовку в малоснежные и богатые кормами предгорные районы).

Таким образом, освоение зубрами новых местообитаний в Кавказском заповеднике и за его пределами в период 1945–1979 гг. имело скачкообразный характер. Фактором, вызывающим резкое расселение зубров, являлось увеличение плотности популяции. Накоплению критических значений плотности способствовало отсутствие системы биологического сигнального поля зубров. С ее отсутствием был связан и концентрический характер первоначального расселения животных.



Зубры в Умпырском зубропарке, 1961 г. Фото А.Г. Сергеева

Формирование ареала зубров до 1980-х гг.

Дальнейшая история освоения горными зубрами пастбищных пространств связана с последовательным формированием сложной метапопуляционной структуры, включающей несколько локальных популяций или территориальных группировок, подразделяющихся, в свою очередь, на «экологические группировки» более низкого ранга. Разнообразие физико-географических условий, вариаций фитоценозов и неодинаковость антропогенного воздействия в различных частях ареала сформировали экологическое своеобразие каждой территориальной группировки. Высокая численность особей и большая площадь занятого ими пространства обеспечили репродуктивную самостоятельность каждой из них.

Территориальная организация популяции зубров, численность которых к концу 1980-х гг. превышала 1300 особей, включала 3 категории животных: 1) зубры, обитающие круглогодично на охраняемой территории (половина популяции) — представляли собой резервную часть поголовья, гарантированную от прямого истреб-

ления, контактов с домашним скотом и т.д. (Уруштенская (III, см. рис. 6) и Умпырская (IV) группировки); 2) существующие постоянно вне заповедника территориальные группировки (не менее 250 особей), обеспечивали устойчивый рост численности всей популяции за счет высоких темпов локального воспроизводства (Кунская (II) группировка и часть Кишинской (I) в верховьях Сахрая); 3) номадная, или мигрирующая, часть населения, объединяющая ежегодно до трети общего поголовья и поддерживающая оптимальную численность зубров в пределах ареала посредством сезонных кочевок (часть Кишинской группировки, занимающая долину Шиши).

Наиболее удачные условия для жизни зубров имелись в Кишинской части ареала. Животные здесь имели широкие возможности для сезонного перемещения. Собственно, это обстоятельство делало местообитания в долинах Шиши, нижнего течения Киши и притоков Сахрая самыми предпочитаемыми и, соответственно, освоенными, поскольку животные имели возможность полнее использовать пастбищные пространства в зимний период за счет участков, расположенных по северной периферии Кавказского заповедника. Эти среднегорные и предгорные районы весьма благоприятны для обитания копытных по

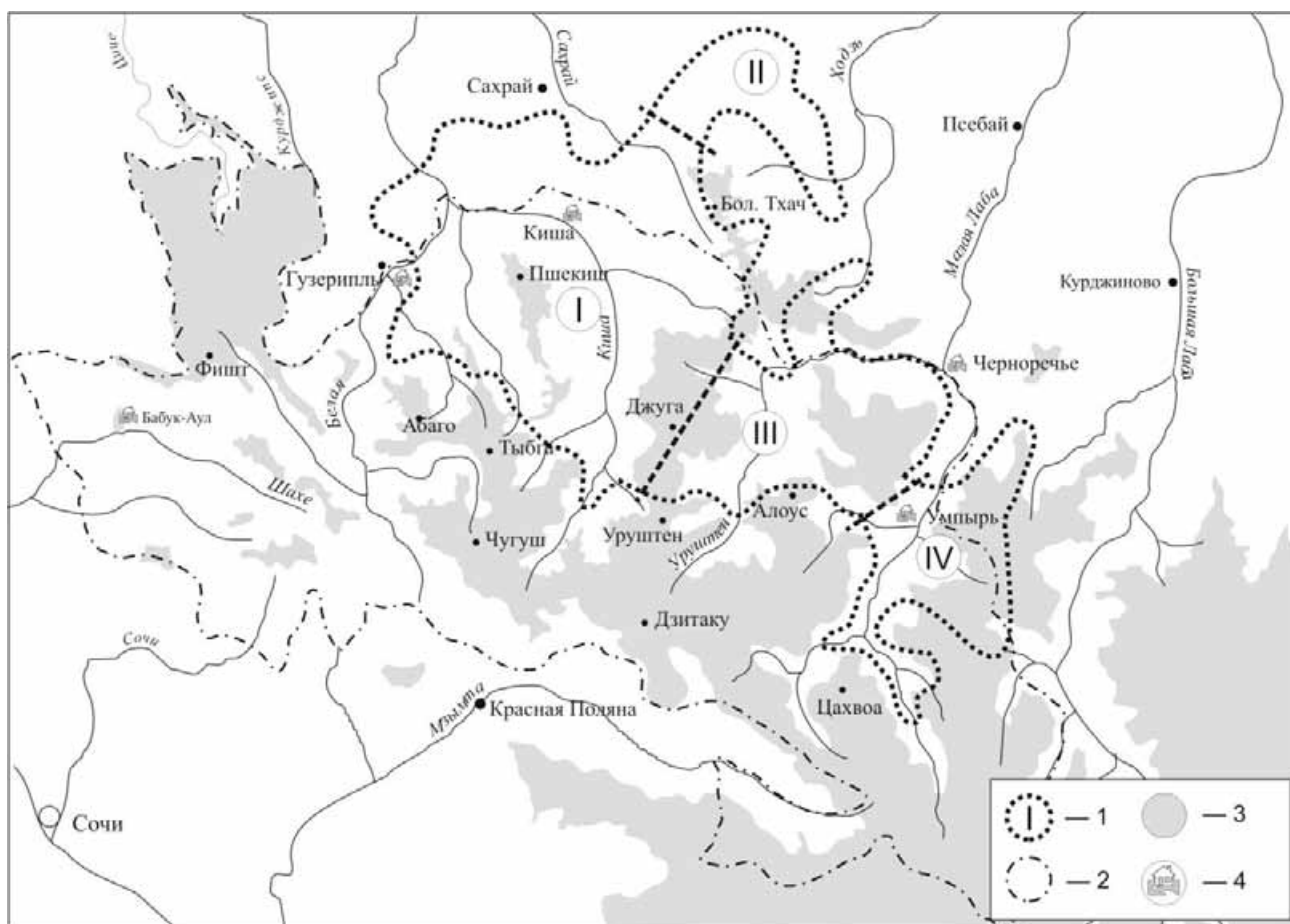


Рис. 6. Схема ареала зубров в Кавказском заповеднике и его окрестностях в 1980-х гг. 1 – границы территориальных группировок (I – Кишинская, II – Кунская, III – Уруштенская, IV – Умпырская), 2 – граница Кавказского заповедника, 3 – нелесная территория, 4 – кордоны Кавказского заповедника

причине более сглаженного рельефа, малой глубины снега и наличия многочисленных зарастающих делянок после недавних лесоразработок. Часть мигрантов Кишинской группировки нашли подходящие условия для круглогодичного обитания в бассейне Малого Сахрая и верховьях Ходзя. Впоследствии здесь сформировалась Кунская локальная популяция горных зубров.

Умпырская пространственная группировка горных зубров, объединявшая не менее 20% популяции (около 250 особей), занимала межгорную котловину хребтов Кочерга, Луган и отрогов гор Ахцархва и Сергиев Гай. Как уже было сказано, возможности для широких сезонных перемещений в этом районе ограничены, в то же время летние и зимние местообитания мало удалены друг от друга и отличаются лишь высотным расположением.

Зубры центральной Уруштенской пространственной группировки составляли не менее четверти всей популяции. Основной участок обитания этой группировки – горный массив Алоус–Хаджибей и Мастаканская долина, а также левобережье среднего течения Уруштена.

Таким образом, к середине 1980-х гг. зубры освоили доступные горные районы и предгорья на площади более 140 тыс. га. По-видимому, ареал зубров достиг

своего максимума как в границах заповедника, так и на сопредельных территориях. Конфигурация ареала и степень его сезонной освоенности имели много общего с аналогичными популяционными характеристиками абorigенных зубров этой части Кавказа до той поры, когда они были вытеснены человеком в темнохвойные леса среднегорий (Зубр..., 1979). Динамика ареала приобрела синхронный флуктуирующий характер внутри и вне заповедника, что свидетельствует о формировании и увеличивающейся изоляции локальных популяций зубров.

Сокращение ареала зубров в 1990-х гг.

Ситуация серьезно изменилась в конце 1990-х гг. Беспрецедентное браконьерство – следствие социального и экономического кризиса, поразившего Россию, привело к резкому сокращению численности зубров, разрушению локальных группировок за пределами Кавказского заповедника и трансформации пространственной структуры всей популяции (рис. 7).

Следует признать, что эти животные всегда истреблялись злоумышленниками. За период 1960–1990 гг.

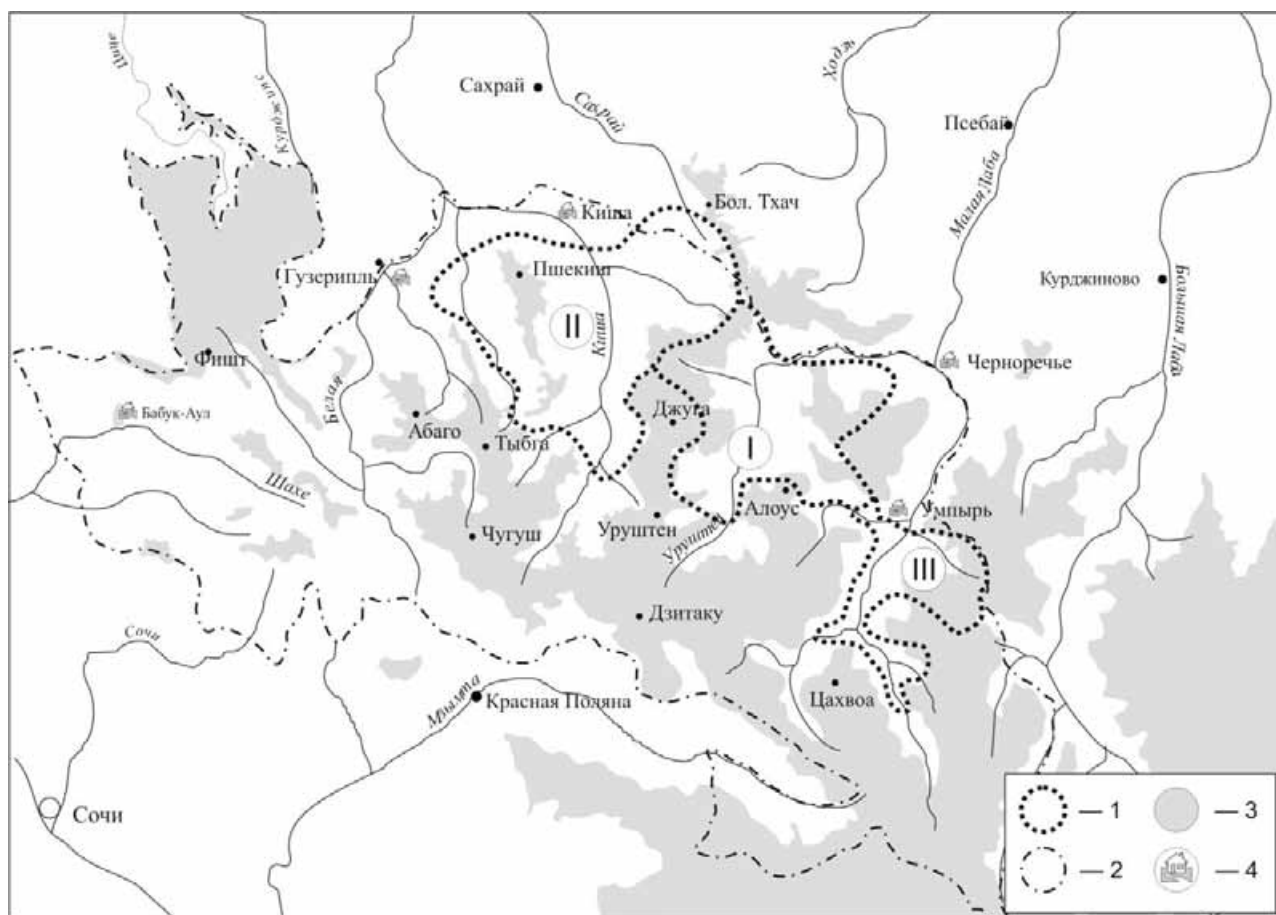


Рис. 7. Схема ареала зубров в Кавказском заповеднике и его окрестностях в 2003 г. 1 – границы территориальных группировок (I – Уруштенская, II – Кишинская, III – Умпырская), 2 – граница Кавказского заповедника, 3 – нелесная территория, 4 – кордоны Кавказского заповедника

случаи незаконной добычи зубров регистрировались регулярно. Даже в период вольерного содержания причиной гибели 12,3% зубров было именно браконьерство (Калугин, 1968). Однако до 1990-х гг. это социальное явление не достигало масштабов, превышающих стихийные бедствия. За период 1989–1997 гг. на территории заповедника в 40 из 264 случаев (или 15%) причиной смерти зубров были охота или ее последствия (ранения, попадание в петли, поставленные на волка) (Зубр на Кавказе, 2003). Более существенный пресс браконьерства на горных зубров наблюдался в местах их зимней концентрации, расположенных в Даховском и Псебайском заказниках, прилегающих к территории заповедника, которые, собственно, и были созданы ради охраны лесных копытных на зимовках. Из 254 случаев точно установленной причины смерти животных 144 (или 57%) приходится на браконьерство (там же). Этот факт еще раз подтверждает несостоятельность существования региональных природоохранных субъектов, какими являются видовые заказники, памятники природы, природные парки. Результаты мониторинга структуры зубровой популяции уже в начале 1990-х годов (Немцев, 1994) дали веские основания для неутешительного прогноза относительно жизнеспособности ее незаповедной части.

Стремительное сокращение численности и небеспокойных предгорных пастбищных пространств, обусловившее демографическую нестабильность, привело к исчезновению в первую очередь Кунской территориальной группировки зубров, наиболее удаленной от границ Кавказского заповедника и на территории которой новое развитие получила лесозащитная. В среднем за десятилетний период падение численности зубров за пределами заповедника составило 16% в год, однако в начале 90-х годов этот показатель превышал 30% и постепенно снижался вместе с численностью объектов охоты.

На территории Кавказского заповедника наибольшие потери зубров зарегистрированы в 1994–1995 гг., когда численность сократилась сразу на 35%, потеря взрослых самок при этом составила 42%, самцов – 27% (Зубр на Кавказе, 2003). Наиболее незащищенной от прямого преследования и беспокойства оказалась «пограничная» и самая сложно организованная Кишинская группировка горных зубров. Она, соответственно, понесла наибольшие потери также вследствие гибели самой продуктивной части населения – взрослых самок. В основном сокращение ареала этой группировки произошло за счет незаповедной его части, где зубры сохранились лишь на небольшом отрезке вдоль северной границы Кавказского заповедника.

Не менее серьезные изменения произошли в Умпырской пространственной группировке зубров: ее ареал к концу 1990-х гг. сократился с 18,6 до

9,9 тыс. га преимущественно за счет незаповедной части правобережных районов Малой Лабы (хребет Маркопидж).

Косвенным показателем, характеризующим сокращение пастбищных пространств Кишинской и Умпырской зубровых группировок, является изменение площади лесных полян. Существование на территории заповедника крупных полевых комплексов обусловлено в основном антропогенным фактором. При его прекращении происходит закономерное восстановление лесной растительности. Процесс зарастания может тормозиться в результате зоогенного влияния (Голубев, 1986; Смирнова, 2000), зубр при этом является крупным фитофагом, поддерживающим относительно стабильное существование опущенной мозаики лесного пояса. Сокращение площади обследованных полян (Ескина, 2003) среднегорного пояса в долине реки Киша варьирует в пределах 36–77%, составляя в среднем 55%. Аналогичный процесс зарастания среднегорных лесных полян произошел и в долине реки Умпырка. Здесь сокращение площади полян достигает 89%, составляя в среднем 70% (там же). Причем для всех полян зарастание произошло преимущественно в период 1985–2000 гг. В эти годы скорость зарастания полян составила в среднем 3,2% в год, в то время как в период 1955–1985 гг. этот показатель был равен в среднем 0,5% в год, т.е. скорость зарастания полян среднегорного пояса увеличилась более чем шестикратно.

Основой популяции зубров к концу XX в. стала Уруштенская группировка. Она в ареале зубров занимает наиболее удаленные, труднодоступные горные районы и расположена в бассейнах рек Местык и Алоус, притоков Уруштена в среднем течении. Несмотря на сокращение численности в 4 раза, она сохранила свой репродуктивный потенциал. В этот период она объединяла свыше 70% популяции, и за счет нее стало происходить восстановление Умпырской и Кишинской части популяции.

Склоны гор по обе стороны Уруштена, по-видимому, стали своеобразным рефугиумом для зубров. При обследовании этого района в 1998–2000 гг. здесь были обнаружены удобные регулярно используемые броды, множество крупных природных солонцов, а густая сеть свежих зубровых троп, покрывающая район, свидетельствует о постоянном, круглогодичном присутствии здесь многочисленной группировки животных. Наконец, здесь не были встречены следы пребывания человека, что, очевидно, сыграло немалую положительную роль в освоении зубрами этого района. По-видимому, здесь наблюдается стратегия агрегаций, названная У.Дж. Гамильтоном «образованием безопасных поселений» (Одум, 1986). В таких местообитаниях гарантировано получение необходимого количества ресурсов, кроме того, сведено к минимуму антропогенное беспокойство и прямое преследование животных.

Современные тенденции динамики ареала

В течение первого десятилетия XXI в. в ареале зубров вновь произошли изменения (Трепет, 2008). Восстановление эффективной системы охраны территории заповедника остановило процесс разрушения популяций копытных: постепенно соотношение полов в популяции зубра пришло в норму, численность стала расти, а ареал – расширяться. Как видно из рис. 8, изменения в ареале затронули в основном внутренние области заповедника. За пределами заповедника постоянные группировки зубров стали встречаться лишь на территории Псебайского заказника на южных склонах хребта Агиге и Солонковского охотничьего заказника на хребте Маркопидж. Постоянным местообитанием крупной группировки зубров стали центральные районы заповедника: склоны гор в истоках Аспидной и Грустной.

Судя по распределению брачных скоплений зубров, в Кавказском заповеднике сформировались и продолжают развитие несколько локальных пространственных группировок с центрами на хребте Пшекиш, в верховьях реки Бамбачка, на отрогах горы Уруштен, в Мастаканской долине, на Луганском перевале. Сохранив первоначальный ареал, локальные группировки зубров в пределах заповедника распределились несколько иначе, чем ранее¹ (см. рис. 8). На месте Кишинской группировки обособились *Пшекишская*, занимающая склоны хребта Пшекиш и горы Гефо, *Бамбакская* (в истоках рек Бамбачка, Княжеская, Мордовская) и *Аспидная*, занимающая склоны Аспидного хребта и горы Уруштен в истоках Аспидной и Грустной. Последняя группировка наиболее молодая. Впервые крупное брачное скопление зубров (основной признак локальной группировки) здесь обнаруже-

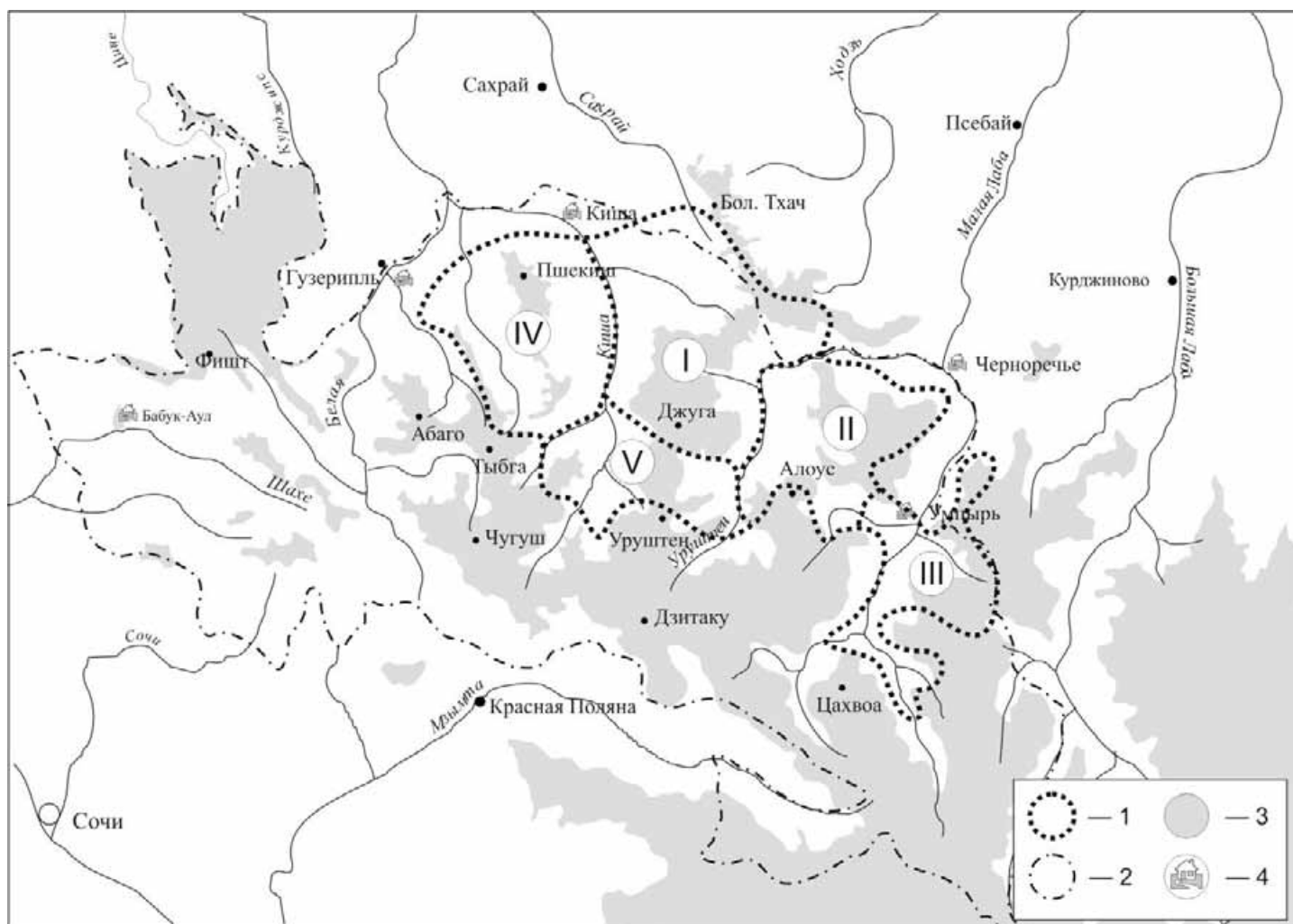


Рис. 8. Схема ареала зубров в Кавказском заповеднике и его окрестностях в 2013 г. 1 – границы территориальных группировок (I – Бамбакская, II – Мастаканская, III – Умтырская, IV – Пшекишская, V – Аспидная), 2 – граница Кавказского заповедника, 3 – нелесная территория, 4 – кордоны Кавказского заповедника

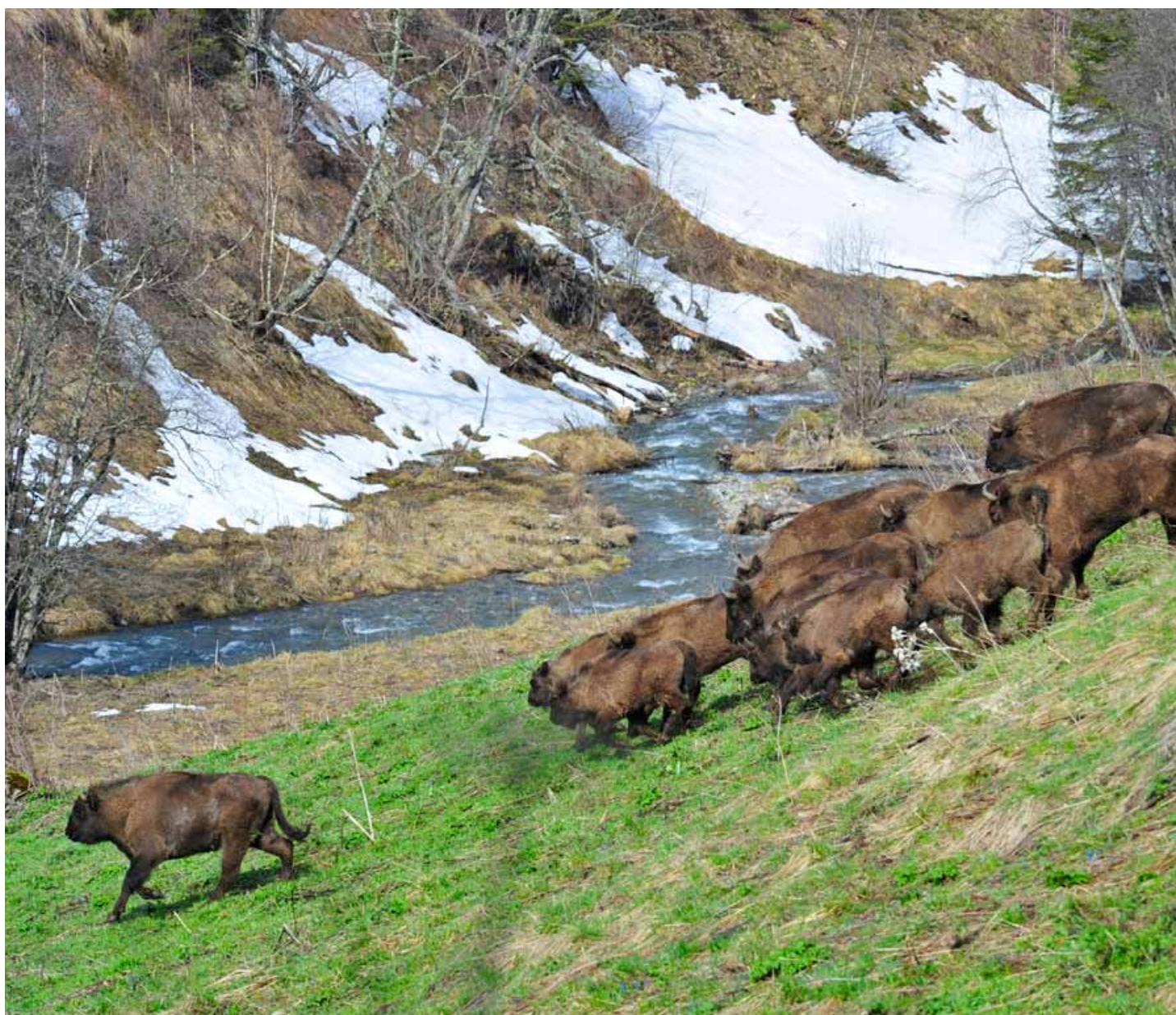
¹ Группировки выделены по распространению регулярных крупных брачных скоплений зубров.

но в 2008 г. Тогда же брачные скопления зубров перестали наблюдаться на горе Алоус, где гон у зубров проходил традиционно на протяжении десятилетий. По-видимому, весной часть животных из района Алоуса по отрогу Уруштена вдоль реки Аспидная перешла на горные луга в район истоков Аспидной и Грустной, здесь у зубров прошел гон, и здесь же в лесных массивах Аспидного хребта животные остались на зимовку. В 1980-х гг. зубры здесь встречались в небольшом количестве и только летом: центр Кишинской группировки находился в долине реки Шиша, а этот район являлся периферией ареала (Зубр на Кавказе, 2003).

Уруштенская группировка зубров трансформировалась в *Мастаканскую*. Брачные скопления зу-

бров этой группировки регулярно формируются в *Мастаканской* долине, но зимой животные этой группировки могут перемещаться и за реку Уруштен в район Солонцового хребта (участок Бамбакской группировки), и в долину Малой Лабы, район обитания Умпырской группировки (Трепет, 2011 а).

Пространственно-временная структура Умпырской группировки претерпела наименьшие изменения. Брачное скопление зубров образуется на Луганском хребте, а зиму животные проводят в лесных массивах Малой Лабы, Ачипсты, Цахвоа и Умпырки. Из долины Умпырки через гору Сергиев Гай зубры спустились за пределы заповедника в лесные массивы хребта Маркопидж.



Мастаканская долина и в прошлом, и сейчас является важнейшим местообитанием зубров, особенно весной. Апрель 2014 г.

Фото С. Трета

ЗИМОВКИ ЗУБРОВ

Зимовки аборигенных зубров Кавказа

Указания на расположение зимовок аборигенных зубров немногочисленны (Динник, 1885, 1898, 1899, 1910; Филатов, 1912), но они все же дают возможность определить границы наиболее предпочитаемых зимних местообитаний животных. Исследования этих авторов тем более ценны, что охватывают период относительного благополучия популяции зубров, занимавшей наиболее глухие и труднодоступные горные массивы верховьев Белой и Малой Лабы, где сегодня обитают современные зубры.

Общий характер сезонного размещения зубров оригинально сформулировал Калиновский (1900): «Летом зубр держится в травяной полосе [на горных лугах], с наступлением же холодов спускается в опушки лесов, а в суровые зимы и совсем уходит в лесную глушь». В том, что именно лесные массивы являются основными местообитаниями *B. b. caucasicus* в зимний период, единодушно признает большинство исследователей.

До русской колонизации, указывает Фортунатов (1932), зубры могли спускаться на зиму в «просторные долины, занятые ныне поселками и станицами (Хамышки, Даховская, Псебай и др.)». С этим утверждением можно согласиться лишь отчасти. Действительно, в особенно многоснежные зимы отдельные животные могли заходить в указанные районы. Однако следует учесть, что удобных для поселения мест в предгорьях немного и все они максимально использовались человеком: до Кавказской войны — черкесами, после — новыми поселенцами. Они же являлись и ареной сражений во время войны.

Как уже говорилось, причиной исчезновения зубров на большей части ареала еще до начала боевых действий в нагорной полосе Закубанья, в частности, в Дигории, в верховьях Уруха, Абхазии стала охота (Динник, 1899, 1910; Верещагин, Наниев, 1949). Прямые указания на охоту на зубров горских племен и новых поселенцев приводят Торнау (1999), Хутыз (1999), Динник (1909), Щербина (1910). По этой причине постоянная зимовка зубров вблизи предгорных черкесских аулов и поселений лесопромышленников и казачьих станиц вряд ли была возможной.

Скорее всего, зимовки зубров располагались в менее населенных районах этой местности, изолированных труднопроходимыми зимой ущельями рек, а именно, на обширных лесных террасах рек Большая и Малая Лаба, Белая, Киша, а ранее — рек Большой Зеленчук и Уруп. По сведениям Динника (1885, с. 53),

«с наступлением зимы зубры начинают малопомалу спускаться вниз, в Загдан [участок долины Большой Лабы в районе устья Дамхурца], на Уруп и т.д. В очень снежные зимы они подвигаются еще ниже». Обычным местом зимнего обитания зубров Динник считал и Умпырскую котловину (участок Малой Лабы в районе устьев рек Ачипста и Умпыр). Однако автор указывает, что они оставили эту удобную для них долину, когда лесопромышленники начали рубить там лес.

В северо-западной части ареала на рубеже XIX—XX вв. зубры зимовали в лесных массивах правого берега нижнего течения Киши, по Шише, в истоках Сахрая, в долинах Молчепы и Абаго (Динник, 1898; Фортунатов, 1932).

Следует считать ошибочным мнение (Башкиров, 1939) о постоянной зимовке зубров в Мастаканской долине (р. Местык), Мертвой балке (притоки Уруштена в среднем течении), а также на Козлиной поляне. Глубокий снежный покров (до 2 м) даже в обычные по снежности зимы делает передвижение животных и добывание корма практически невозможным. По этой же причине зубры не использовали для зимовок и район Сенной поляны (в среднем течении Киши), несмотря на то, что здесь егеря Кубанской охоты заготавливали для них сено (Шильдер, 1895).

Таким образом, анализируя наблюдения современников аборигенного зубра, можно утверждать, что именно лесные массивы указанных речных долин являлись местами их зимнего обитания. При этом совершенно исключалась возможность зимовки на горных лугах: «В верхних частях склонов даже в самые малоснежные зимы снегу наматывает столько, что выйти на опушку к лугам бывает невозможно» (Филатов, 1912, с. 17). Зимние стаии обеспечили и соответствующий набор кормов. Он включал преимущественно побеги и кору ряда древесных и кустарниковых пород, а также ежевику, падуб и другие зимне-зеленые растения (Филатов, 1912; Башкиров, 1939).

Начиная с конца 1900-х гг., особенно после прекращения существования Кубанской охоты, лесопромышленные, пастбищные и охотничьи нужды населения сформировавшихся станиц затронули ту относительно узкую часть оставшегося ареала зубров, где проходила зимовка (Динник, 1909; Слащевский, 1930). Зубры постепенно и неуклонно вытеснялись из этих мест. При этом летние местообитания зубров, расположенные в относительно труднодоступных горах по долинам рек Холодная, Киша, Китайка, а также высокогорные массивы Алоуса, Аспидного хребта, Мастакана продолжали оставаться не тронутыми и не посещаемыми людьми. В то же время, по сло-

вам Башкирова (1939), «зима для зубров с каждым годом все более и более становилась не просто «трудным периодом», как для прочих зверей, а периодом подлинных бедствий». Фортунатов (1932) и Крайнова (1947) также указывают на то, что именно разрушение привычных зимних местообитаний в начале XX в. вместе с истреблением обусловили резкое сокращение и полное вымирание популяции. Организация Кавказского заповедника в 1920–1924 гг. уже не способна была остановить этот процесс.

Примечательно, что в границы утвержденного заповедника в этой его части так и не вошли места, наиболее пригодные для зимовок лесных копытных, в частности, склоны Дудугуша, верховья рек Куна и Сахрай. Здесь, а также и в самом заповеднике не прекращалась заготовка пихтовой драни и другой лесной промысел, охота и выпас скота. Вопрос об изменении границ заповедника и создания по его периметру охранной зоны, а также об ограничении хозяйственной деятельности на его территории, в частности, с целью увеличения зимних стадий лесных копытных, был поставлен уже в 1928 г. (Григорьев, 1928). В 1940 г. Розмахов (1940) предлагал включить в состав заповедника места наиболее значительных зимовок вдоль северных и южных границ заповедника. Однако в реальности хозяйственные нужды всегда доминировали над природоохранными, и территория заповедника впоследствии не только не увеличивалась, но неоднократно сокращалась (Штильмарк, 1996).

Зимовки восстановленных зубров

Обратим внимание на то, что наряду с отбором исходного племенного материала важнейшей стратегической задачей восстановления зубра стал выбор места закладки зубрового парка. Необходимым условием такого места было его соответствие биотопическим потребностям восстанавливаемого вида не только в период загонного, но и вольного содержания. И, как указывает Калугин (1968), успешная практика разведения зубров и перевод их на вольное обитание показали, что места первичного завоза и выпуска зубров были выбраны удачно. Следует отметить соответствие мест расположения зубропарков зимним стадиям аборигенных зубров.

Особенности зимовок восстановленных зубров приведены по материалам наблюдений Калугина (1968) и Немцева (Зубр на Кавказе, 2003). Они охватывают период от начала натурализации в 1960 г. до конца 1980-х гг. Схема зимовок зубров в этот период показана на рис. 9 а.

Итак, зубры всех территориальных группировок предпочитали малоснежные участки лесных массивов, богатых древесно-веточными и зимне-зелеными кормами (Крайнова, 1951; Александров, 1958;

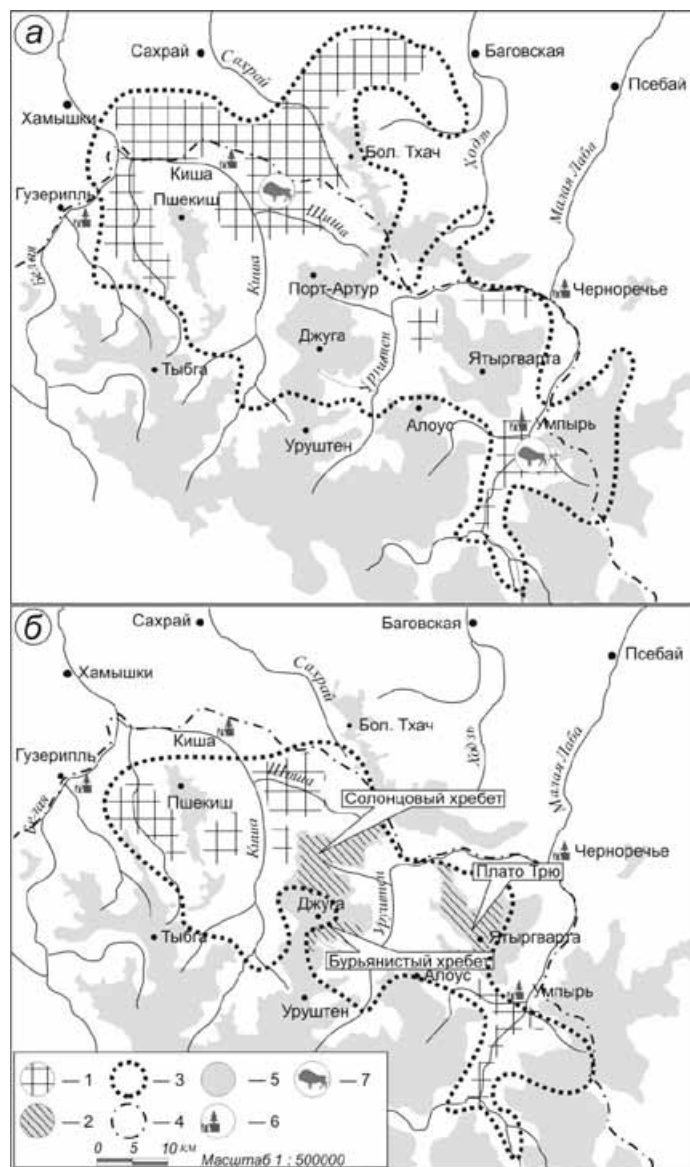


Рис. 9. Схема расположения зимних стадий зубров: а – 1988 г., б – 2006 г. 1 – районы основных зимовок в лесном поясе, 2 – районы основных зимовок в горно-луговом поясе, 3 – граница ареала, 4 – граница Кавказского заповедника, 5 – нелесная территория, 6 – кордоны Кавказского заповедника, 7 – места расположения зубропарков

Александров, Голгофская, 1965). Лес вообще, вне зависимости от породного состава, являлся основной зимней стадией зубров. Как указывает Калугин (1968), лес служил не только местом пастбы животных, но и имел для них большое защитное значение, а выход зубров на открытые пространства обычно носил временный характер. Автор считал, что горные дуга служат «естественной границей для расселения зубров» (Калугин, 1968, с. 46). Такая же схема зимнего обитания была характерна и для зубров в других пунктах разведения на Кавказе (Семенов и др., 2001; Липкович, 1985, 1993).



Зимовка зубров на хребте Сосняки. Поляна Широкая. Февраль 1977 г. Фото А.С. Немцева

Зубры Кунской группировки жили оседло и зимой занимали широколиственные леса среднегорья в долине р. Малый Сахрай. Кишинская часть популяции имела наиболее широкие возможности для расселения при меняющихся погодных и снежных условиях: ее зимовки включали лесные массивы хребтов Сосняки, Дудугуш и, в особо многоснежные зимы, — низовья рек Куна и Большой Сахрай. Зубры Уруштенской группировки на зиму откочевывали частью в Умпырскую долину, частью в низовье р. Уруштен, а также (**Зубр на Кавказе, 2003**) в низовья р. Местык, на склоны Орлиного хребта. В последнем районе зимовка более или менее значительного количества животных маловероятна. Как правило, уже в январе здесь, на высоте 1400–1700 м над ур. м., устанавливается глубокий снежный покров, нижняя же часть долины Местыка и особенно долина Уруштена ниже устья Додогачея представляют собой каньоны, не преодолимые для зубров. Умпырская группировка для зимовки использовала речные террасы Малой Лабы, Умпыря и Ачипсты, а также юго-западные лесные склоны Сергиевого Гая и Магишо.

Таким образом, восстановленные зубры стали использовать для зимовки те же местообитания, что и истребленные аборигены. Распределение снежного покрова определило первоначальные пути расселения животных из районов зубропарков, направления формирования системы троп и других элементов биологического сигнального поля зубров.

Современные зимовки зубров

Резкое обострение социально-экономических проблем в 1990-х гг. не только привело к быстрому сокращению ареала зубров, но и изменило условия существования вида в сохранившейся его части (**Немцев, 1999; Трепет, 2004, 2005**). Главной особенностью новой пространственно-временной организации популяции зубров стало смещение мест зимовок из лесного пояса гор и предгорий на альпийские луга горных массивов центральной части бассейна реки Уруштен.

Зимовки зубров на открытых пространствах горных лугов наблюдались и ранее. В частности, Немцев (**Зубр на Кавказе, 2003**) отмечает, что в малоснежные годы зубры (до 10 особей) оставались зимовать на лугах в верховьях Княжеской и Кабаньей балок. После установления снежного покрова часть животных Умпырской группировки использовала для пастбы юго-западные луговые склоны Сергиевого Гая. Часть зубров Уруштенской группировки (7–10 особей) нередко зимовали на высокогорном плато Трю. При этом во всех случаях животные не образовывали постоянных крупных скоплений, и, по-видимому, такие зимующие группы имели место лишь в отдельные малоснежные годы.

Картина зимнего распределения зубров на границе XX–XXI вв. оказалась диаметрально противополож-



Смешанная группировка зубров на Солонцовом хребте. Январь 2008 г. Фото С. Трепета

ной: именно на высокогорных лугах ежегодно формировались постоянные зимние скопления, объединявшие в общей сложности до 80% популяции.

Использование огромных пространств высокогорных лугов в качестве зимних пастбищ возможно потому, что на склонах южной экспозиции в луговом поясе гор никогда не образуется значительного снежного покрова. Прогреваемые южные и наветренные склоны быстро освобождаются от снега, который накапливается с подветренной стороны и в понижениях рельефа. Отличительной чертой таких пастбищ является их изоляция, связанная с мощным снежным покровом по верхней границе леса. Здесь животные не испытывают беспокойства со стороны людей. Высокий кормовой потенциал луговых пастбищ (Александров, Голгофская, 1965) способствует обеспечению зубров кормом (ветошью злаков) в течение всей зимы.

Регулярные зимовки крупных скоплений зубров на горных лугах начали наблюдаться с конца 1990-х гг. (Трепет, 1999) и продолжают в настоящее время. Они формируются на склонах Солонцового хребта, на плато Трю (хребет Скирда, урочище Мешок, окрестности перевала Трю), на южных склонах горы Ахцархва и на юго-западных склонах Джугтского массива (Бурьянистый хребет).

Наиболее крупное скопление зубров наблюдается на Солонцовом хребте и его окрестностях: здесь зимуют от 100 до 150 особей зубров. Основной миграцион-

ный путь зубров на Солонцовый хребет направлен из района летнего обитания в Мастаканской долине и ее окрестностях через Орлиный хребет и реку Уруштен. Первые группы самок с телятами появляются здесь в конце ноября, и вплоть до середины января их количество постоянно увеличивается.

В районе Трю зимует менее многочисленная группировка зубров, объединяющая в разные годы до 35 особей. Примечательно, что если на лугах Солонцового хребта и Трю, как упоминалось выше, появление зубров зимой отмечалось и ранее, то бассейн р. Аспидная не только зимой, но и летом почти не использовался зубрами. Немцев (Зубр на Кавказе, 2003) указывает на то, что этот район практически не освоен зубрами: летом здесь обитало около 15–20 животных, зимой их численность сокращалась вдвое (при численности зубров в заповеднике 900 особей). В 2005 г. зимовка зубров здесь объединяла 70 животных (при общей численности популяции 250–260 особей), и, по сравнению с предыдущим годом, их количество увеличилось вдвое. Схема зимовок горных зубров, сложившихся в начале XXI в., показана на рис. 9 б.

Наиболее важной особенностью зимовок на горных лугах является ограниченность передвижений зубров склонами одного хребта: их суточный ход составляет несколько сотен метров. Животные не спускаются в лес ни в снегопады, ни при сильных ветрах, предпочитая переждать непогоду, полагаясь на теплый мех, на открытых лугах. Приходилось неодно-



*Не почувяв человека, зубры проявляют явное любопытство к приближающемуся объекту. Солонцовый хребет. Февраль 2007 г.
Фото С. Тренета*

кратно видеть отдыхающих животных, которых почти полностью заметал снег. При этом не наблюдалось скопления зубров в тесную группу, что характерно для некоторых копытных во время непогоды (Верещагин и др., 2002).

Звери практически не используют кору и веточные корма у верхней границы леса, довольствуясь ветошью луговых злаков. Эта особенность питания, главным образом, состав и запасы кормов, заслуживает отдельного исследования. Однако следует сказать, что зимой пастба не довлеет в суточном ритме животных, как, например, весной, когда зубры почти непрерывно потребляют молодую зелень на лесных полянах. Часто можно встретить отдыхающих зубров, иногда на участках с глубоким снегом. Это может свидетельствовать о достаточной емкости луговых зимних пастбищ, по крайней мере, при такой численности популяции. Предварительные исследования показали, что только на Солонцовом хребте в зимний период могут прокормиться не менее 300 зубров.

Считалось (Калугин, 1968), что основными пищевыми конкурентами зубров в лесных зимних местообитаниях являются олени. Изучение различий питания этих видов на Западном Кавказе (Александров, 1968) дало основание сделать вывод об отсутствии конкурентных отношений между зубром и оленем (Зубр на Кавказе, 2003). Кроме того, численность популяций никогда не достигала величины, пороговой с точки зрения запаса кормов не только летних, но и зимних пастбищ (Дыренков и др., 1990). Смещение мест зимовок полностью исключило потенциально возможную конкуренцию: присутствие оленей на горных лугах не отмечено. Совместного выпаса зубров и высокогорных копытных также не наблюдали, как и следов пребывания и охоты на зубров волков. Впрочем, этот хищник и ранее не оказывал заметного влияния на численность популяции зубров (Зубр на Кавказе, 2003). Редкие случаи успешной охоты волков на зубров в лесу абсолютно исключены на открытых пространствах. Человека зимой в таких районах не бывает.

В пределах зимовочного района животные располагаются группами, состав которых постоянно меняется. В безве-

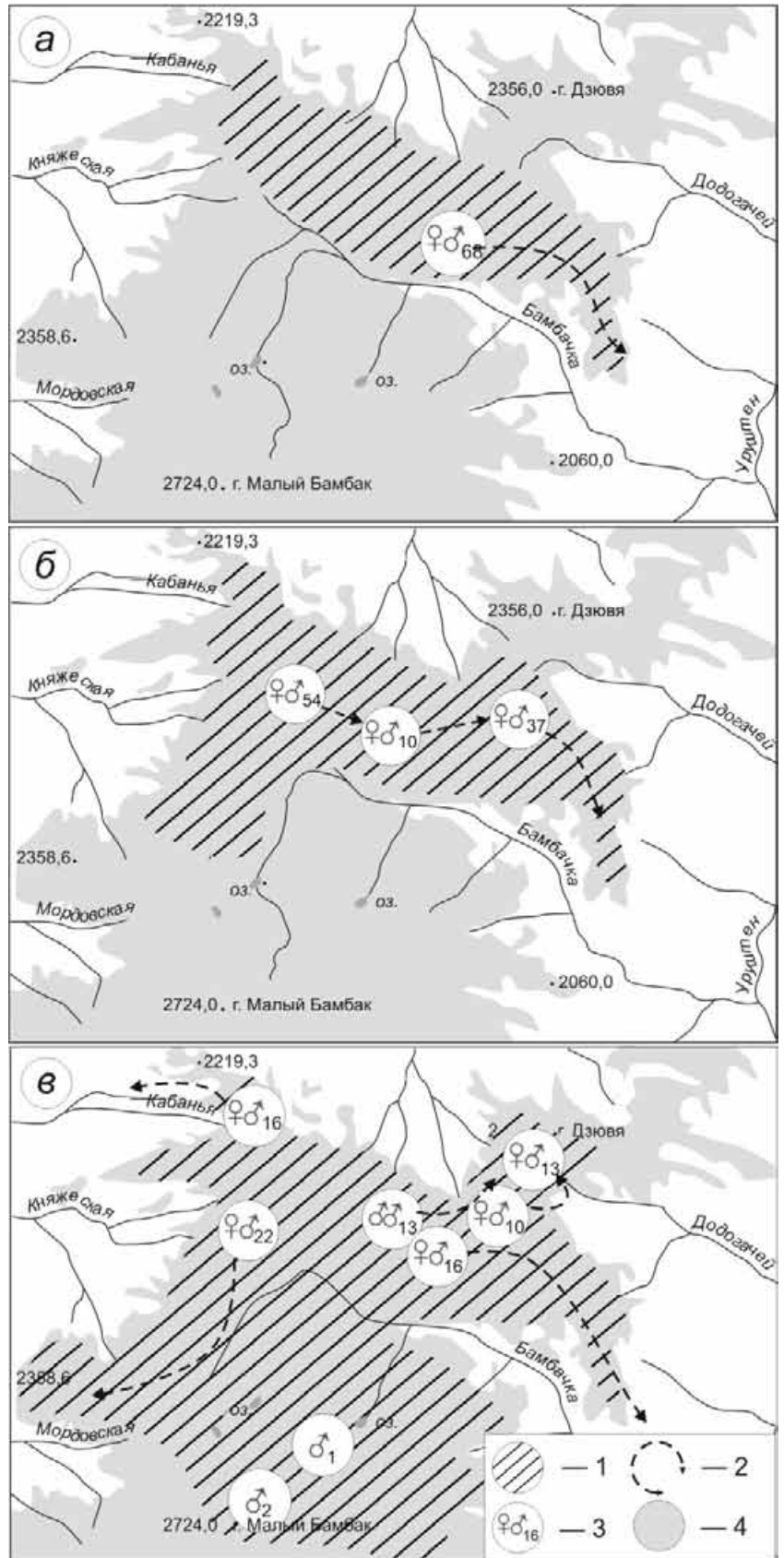


Рис. 10. Этапы освоения зубрами зимовочного района в долине р. Бамбанка: а – 1998 г., б – 2002 г., в – 2006 г. 1 – освоенная территория, 2 – направления локальных перемещений, 3 – отдельные группы животных, 4 – нелесная площадь

тренную и солнечную погоду группы самцов, самок с молодым, смешанные объединения, включающие до 20–25 животных, а также одиночные самцы более или менее равномерно распределены на площади зимовки. В непогоду или после снегопадов животные объединяются в более крупные скопления, 50–60 и более особей.

Интересна тенденция расширения используемых зубрами участков в пределах зимовочных районов. На рис. 10 показаны этапы освоения зубрами долины р. Бамбачка.

В 1998 г. зубры (около 70 особей) держались преимущественно левобережных склонов Бамбачки на Солонцовом хребте и на г. Порт-Артур (рис. 10 а), в 2002–2003 гг. зубры уже наблюдались на г. Малый Бамбак и подножия г. Дзювья (рис. 10 б). Зубры зимовали большими группами, локальные перемещения животных ограничивались склонами Солонцового хребта, в случае же беспокойства зубры, собравшись вместе, убегали в направлении Склярных полей и далее вниз к р. Уруштень, т.е. в ту сторо-

ну, откуда они откочевали осенью. К 2005–2006 гг. (рис. 10 в) были освоены практически все верховья Бамбачки, а также истоки Кабаньей, Княжеской, Мордовской балок, луговые участки горы Дзювья, южные склоны Большого и Малого Бамбака, в том числе пологие вершины этих гор, превышающие 2700 м над ур. м. Локальные перемещения зубров в эти годы стали более разнообразными. Группировка зимующих зубров разбилась на несколько более или менее постоянных относительно немногочисленных смешанных объединений и самцовых групп.

Следует отметить, что часть зубров продолжает зимовать в лесных массивах заповедника. В частности, в Умпырской части ареала, на склонах хребта Пшекиш, в окрестностях Сенной поляны, в междуречье Киши и Шиши и в некоторых других местах, как правило, труднодоступных и находящихся в удалении от источников антропогенного беспокойства. Основные направления сезонных перемещений зубров показаны на рис. 11.

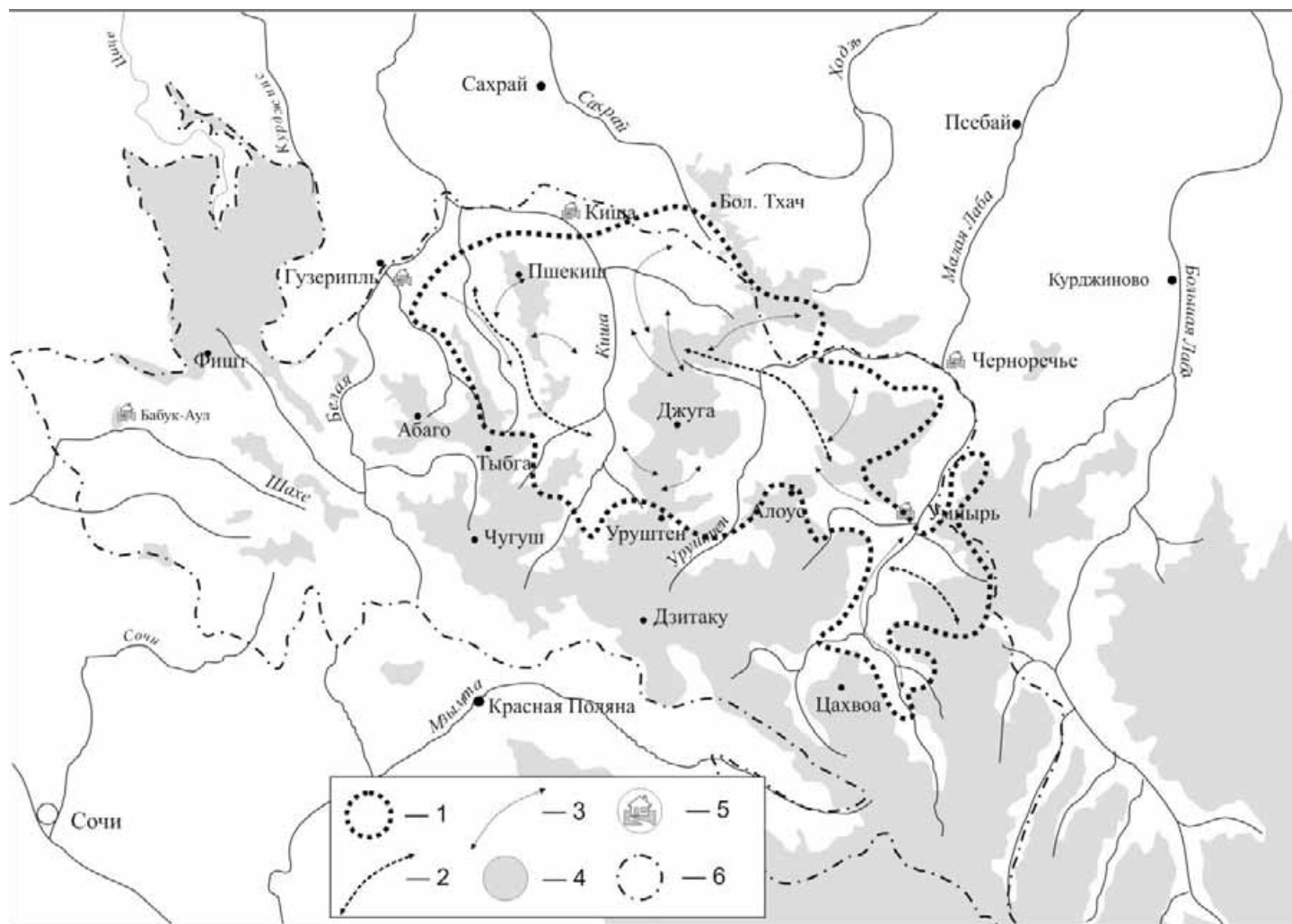


Рис. 11. Основные направления сезонных перемещений зубров (2013 г.): 1–граница ареала, 2–кочевки, 3–локальные перемещения, 4–нелесная территория, 5–кордоны Кавказского заповедника, 6–граница Кавказского заповедника

Динамика численности

Численность — один из основных популяционных параметров и наиболее очевидный индикатор состояния популяции. Данные наблюдений, проводившихся в Кавказском заповеднике, позволяют проследить динамику численности восстановленных зубров, начиная с 1946 г. (рис. 12). К сожалению, проследить динамику каждой территориальной группировки из-за неполноты данных невозможно.

Непрерывное увеличение численности зубров наблюдалось до 1967 г. К этому времени популяция достигла 600 особей, зубры появились за пределами заповедника, начали обособляться локальные территориальные группировки. Многоснежная зима 1967–1968 гг. вызвала первый спад численности зубров. Общие потери популяции составили около 120 особей, большая часть из которых погибла в Умпырской котловине, где нет возможности миграции животных в предгорья. Гибель взрослых самок привела к резкому снижению прироста популяции: с 12,6% в 1967 г. до 4,5% в 1969 г. (Зубр на Кавказе, 2003).

Ближкие по погодным условиям зимы повторились в 1971–1972 и 1975–1976 гг. Потери популяции в эти годы были меньше и составили, соответственно, 12,2 и 11,9% (Зубр на Кавказе, 2003). К этому времени из Кишинского района разведения зубры начали на зимовку кочевать в предгорья, поэтому основные потери популяция вновь понесла в Умпырской части ареала.

Несмотря на периодически повторяющиеся суровые зимы, средний ежегодный прирост популяции

зубров в период 1960–1986 гг. составлял 7,4%. К концу данного периода численность популяции зубров составляла около 1400 особей, рост численности зубров в заповеднике практически прекратился, а за его пределами оставался таким же высоким до новой многоснежной зимы 1986–1987 гг.

В эти же годы началось разрушение политической, социальной и экономической системы страны, приведшее к глубочайшему кризису во всех сферах жизни. Одним из следствий этого кризиса стало браконьерство, получившее разную социальную окраску: вместе с безработными жителями окрестных с заповедником деревень убивать зубров, как, впрочем, и других диких животных, стали коррумпированные чиновники, военные и сотрудники силовых структур. Процесс истребления зубров, начавшись за пределами заповедника в конце 1980-х гг., в начале 1990-х гг. распространился и в самом заповеднике.

Численность зубров к 2000 г. снизилась до 150 особей¹, которые сохранились в центральных наиболее труднодоступных районах заповедника. Популяция зубров была поставлена на грань вымирания. При столь низкой численности на популяцию значительно возросло влияние факторов средовой, катастрофической, генетической и, особенно, демографической неопределенности (Шаффер, 1989). Снижение численности зубров происходило не только за счет прямого истребления, но в основном (особенно в конце 1990-х — начале 2000-х гг.) за счет снижения рождаемости из-за разрушения оптимального соотношения полов. К тому же зубры приносят потомство не каждый год, а через год, и вероятность вы-



Рис. 12. Динамика численности популяции зубра в Кавказском заповеднике и на сопредельных территориях

¹ Возможно, зубров было несколько больше. При такой низкой численности было невозможно провести качественный учет.

мирования этого вида, рассчитанная по годовой плодовитости, значительно выше, чем даже для таких медленно размножающихся видов, как белый медведь, тигр или леопард (Полищук, 2003).

Однако зубры не вымерли. Постепенное восстановление системы охраны заповедника, оптимизация структуры полов, изменения в общей и особенно зимней пространственной организации популяции зубра привели сначала к стабилизации, а затем к росту численности вида. К 2006 г. численность зубров в заповеднике достигла 260 особей, и на протяжении последующих лет сохраняется тенденция увеличения числа зубров на уровне 10–11% в год (Трепет, 2011 б). К 2013 г. численность популяции достигла 650–680 особей.

Примечательно равномерное распределение зубров в пределах ареала: все локальные группировки зубров имеют примерно одинаковую численность (110–130 особей). Не наблюдается высокой концентрации зубров на зимовках: каждая локальная группировка имеет свой зимовочный участок. Наиболее динамично развивается группировка зубров на Аспидном хребте. В 2013 г. здесь было учтено 165 особей, ее прирост составляет 18–20%.

Однако все эти изменения происходят лишь в границах заповедника – территории с особым режимом охраны. За пределами заповедника постоянных устойчивых скоплений зубров пока нет. При этом в самом заповеднике численность приближается к уровню, после которого в середине 1980-х гг. рост численности зубров прекратился, и прирост популяции обеспечивал рост численности за пределами заповедника. Предельной для территории заповедника в 1980-х гг. была численность зубров около 850 особей. При сохранении существующей тенденции роста популяция зубра может достигнуть такой численности через 2–3 года, после чего можно ожидать скачкообразного расширения пастбищных пространств зубров за пределами заповедника.

И еще несколько слов о численности зубров. И. Башкиров в своей работе «Кавказский зубр» (1939) приводит доступные ему сведения о численности аборигенных зубров, согласно которым в 1880–1890-х гг. (в период относительного антропогенного покоя) в междуречье Белой и Большой Лабы (территория нынешнего заповедника) обитало от 700 (Шильдер, 1895) до 800–1000 зубров (Westberg, 1995, 1899), т.е. численность горных зубров и их предшественников в оптимальных условиях обитания оказывается очень похожей.

Половозрастная структура

На ранних этапах восстановления зубров в заповеднике самки значительно преобладали над самцами, их доля достигала 65.7% (Калугин, 1968). Такая ситуация

характерна в целом для полувольных группировок зубров (Заблоцкий, 1956; Буневич, Кочко, 1988; Krasinski et al., 1994; Углянец, 1999; Мизин, 2006; Буневич, 2007). В дальнейшем, на протяжении периода роста численности популяции (1960–1989 гг.) доля взрослых самок варьировала от 46 до 58.8% (Зубр на Кавказе, 2003), однако в среднем превышала долю самцов: соотношение полов было 1:1,2 как в первые годы натурализации горных зубров (Калугин, 1968), так и в период наиболее высокой численности популяции в начале 1980-х гг. (Немцев, 1987). Наблюдались лишь 2 периода, когда взрослых самок было меньше, чем самцов: в середине 1960-х и в середине 1980-х гг. Хотя причины такой динамики полового состава не выяснены (Зубр на Кавказе, 2003), можно предположить, что в обоих случаях снижение количества самок связано с ограничением роста численности в результате достижения популяцией емкости среды. В середине 1960-х гг. этот процесс наблюдался в местах первоначального разведения – Умпырской и Кишинской долинах. В дальнейшем произошло скачкообразное расширение ареала (Калугин, 1968), связанное с расселением зубров в заповеднике и за его пределами. Снижение плотности ниже емкости среды спровоцировало рост численности популяции, одним из механизмов которого, по-видимому, является увеличение доли самок. В середине 1980-х гг. численность популяции также достигла емкости среды, и, таким образом, в популяции вновь снизилась доля самок с целью ограничения роста численности, который в этот период не превышал 2% в год (Зубр на Кавказе, 2003)¹. Соотношение самцов и самок 1:1,12 рассматривалось как «равновесное» для неэксплуатируемой популяции зубров.

По мнению Г. Коли (1979), количество самок в популяциях крупных млекопитающих не может быть ниже некоей критической величины (по автору: 100 самок на 150 самцов, или 1:1.5), по достижении которой невозможен рост численности и популяция обречена на вымирание. По данным А.С. Немцева (1999), в конце 1990-х гг. (в период сокращения численности в результате массового браконьерства) соотношение взрослых самок и самцов в долине Киши составляло 1:1.3 и, таким образом, было близко к критическому. Автор приводит сведения, что в 78% жертвами охоты были именно самки, откочевавшие на зиму в среднегорные леса. Действительно, Кишинская пространственная группировка зубров так и не смогла восстановить свою численность и впоследствии перестала существовать.

В начале 2000-х гг. доля самок в популяции зубров стала постепенно расти, и к 2003 г. соотношение самцов и самок составило 1:1.17, а к концу 2000-х гг. – 1:1.2. Рост численности популяции зубров, наблюдаемый последние годы, сопровождается оптимизацией половой и возрастной структуры в каждой локальной группировке (табл. 2).

¹ Это подтверждает мнение авторов монографии «Зубр на Кавказе» (2003) о наличии в популяции горных зубров «механизмов саморегуляции плотности населения на стадии, далекой от истощения пищевых ресурсов» (с. 190).

Возрастная и половая структура некоторых группировок зубров¹

Участок обитания	♀♀ Ос./%	♂♂ Ос./%	♂:♀	Сеголетки Ос./%	Зубрята 1.5-лет. Ос./%	Всего зубров
Трю	35/45	30/38	1:1.2	7/9	6/8	78
Луган	30/44	24/35	1:1.3	8/12	6/9	68
Аспидный	30/39	28/36	1:1.1	11/14	8/11	76
Итого	95/42	82/36	1:1.2	26/12	22/10	222



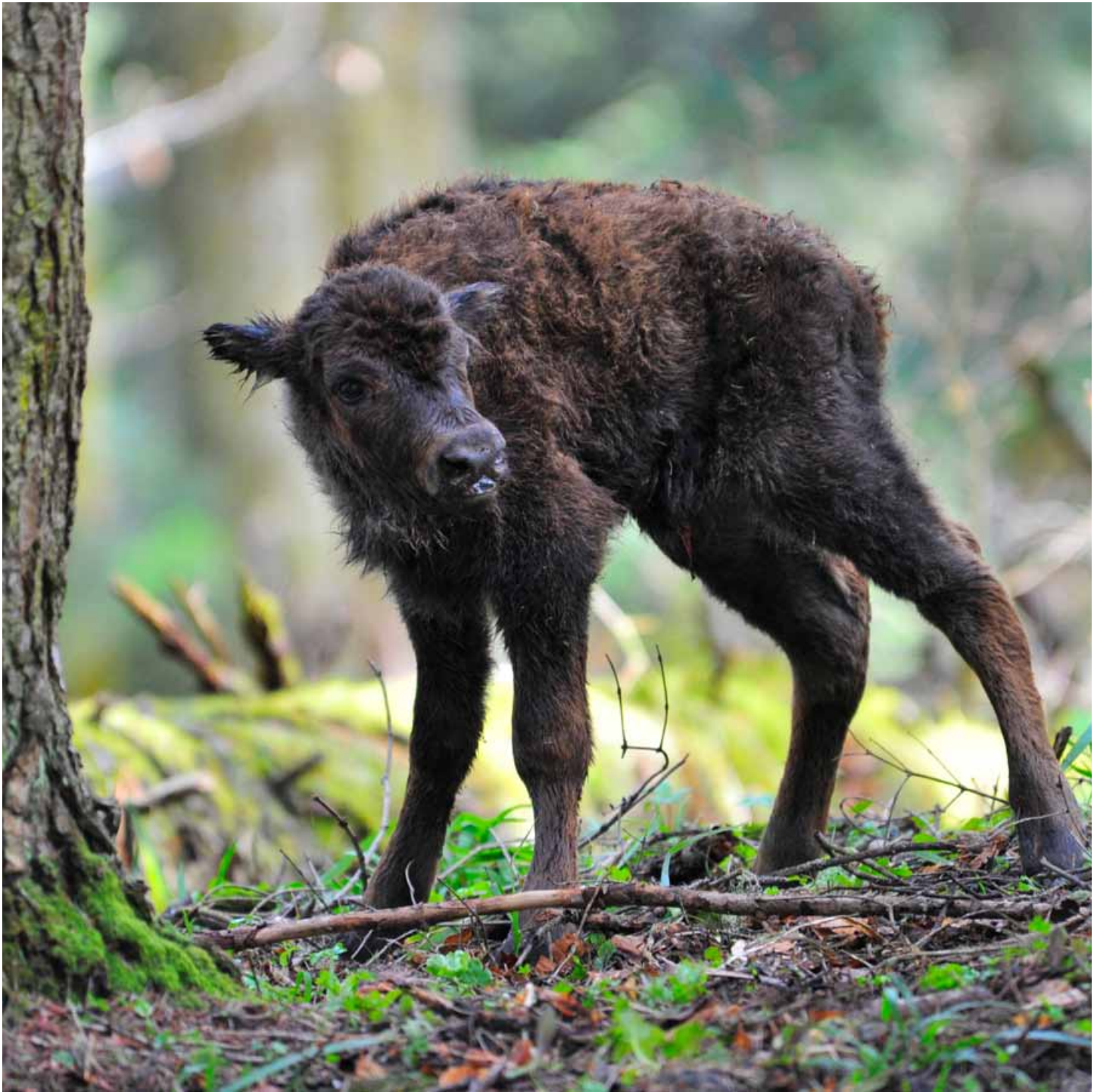
*Брачное скопление зубров объединяет практически всю локальную группировку. Окрестности озера Алоус. Август 2004 г.
Фото С. Третьяка*

В среднем по трем группировкам соотношение самцов к самкам составляет 1:1.2, среди наблюдаемых животных 12% сеголетки и 10% – полуторогодовалые зубрята. Эти показатели говорят о высокой выживаемости (98%) новорожденных зубрят. Следует отметить, что этот показатель в 2004 г. составлял 84% и уже рассматривался как достаточно высокий, свидетельствующий о благоприятном сочетании как факторов среды, так и демографических показателей популяции.

Возможно, структура полов в популяции зубра, сформированная под влиянием естественного от-

бора и в отсутствии антропогенного беспокойства, определила более ранний срок наступления и менее продолжительный период протекания гона. Этот сдвиг был замечен в конце 2000-х гг. Гон у зубров в 2008–2010 гг. проходил в первых числах августа, а в 2011–2013 гг. – в конце июля, т.е. на 2–3 недели раньше, чем в 1990-х гг. Подтверждением этому служат сроки отела: в последние годы к началу мая отел зубров уже заканчивается, в то время как в 1980-х гг. средняя дата отела приходилась на 21 мая (Зубр на Кавказе, 2003).

¹ По данным учета 2010 г.



Этот зубренок родился 23 апреля 2014 г. Фото С. Третьяка

Таким образом, популяция горных зубров, успешно преодолев кризис 1990-х гг., к 2013 г. вновь приобрела высокую устойчивость к воздействию совокупности факторов среды. Механизм обретения этой устойчивости заключался в изменении пространственной структуры популяции. Вслед за значительным снижением численности и сокращением ареала в относительно короткий срок произошла пространственная адаптация зубров к орографическим, климатическим и фитоценотическим особенностям центральных районов заповедника: животные освоили новые зимние и межсезонные пастбища, естественные солонцы, а также сформировали соответствующую сеть троп и других элементов биологического сигнального поля. Дальнейший рост численности популяции сопровождается расширением пастбищных пространств в пределах заповедника и формированием новых локальных группировок. Почти равное количество зубчат этого и прошлого года говорит об идеальных условиях современного существования популяции. Соотношение полов наблюдаемых животных дает основание к прогнозу дальнейшего увеличения численности популяции горных зубров.



БЛАГОРОДНЫЙ ОЛЕНЬ

Кавказский олень представляет сильное и необыкновенно стройное и изящное животное. Особенно красива его длинная сухая голова с впалыми большими темными и очень выразительными глазами, украшенная к тому же огромными, со многими отростками, ветвистыми рогами.

Н.Я. Динник

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ КАВКАЗСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ БЛАГОРОДНОГО ОЛЕНЯ

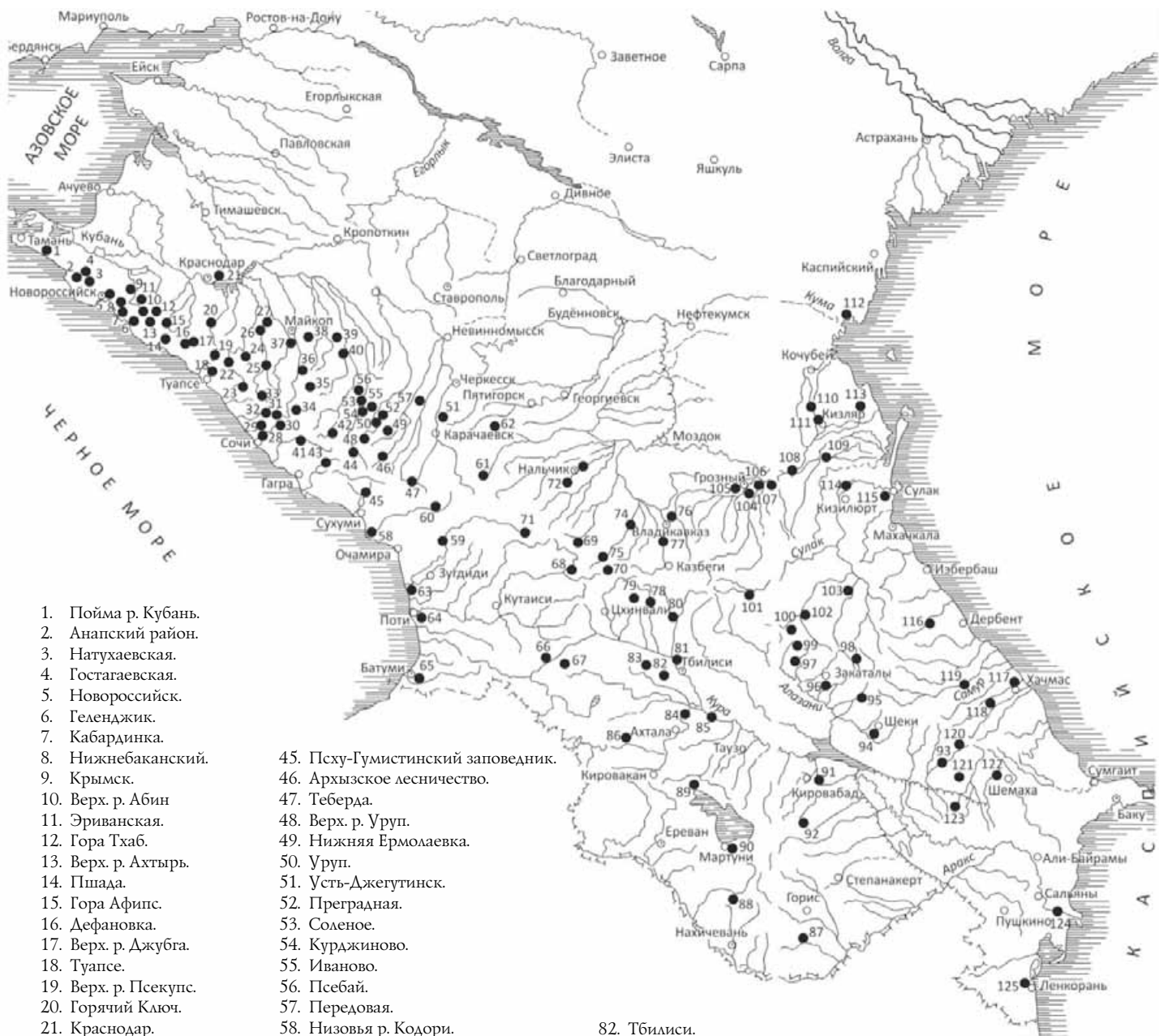
Несмотря на интенсивную охоту, проводившуюся человеком самыми различными способами, до середины XX в. олень оставался наиболее распространенным и обычным охотничье-промысловым видом Кавказа.

На рис. 13 показана схема распространения оленя на Кавказе, заимствованная из монографии Соколова

и Темботова (1993) и составленная по многочисленным литературным свидетельствам периода XX в. На схеме — данные встреч оленя за почти столетний период. Она наглядно показывает, что олень на Кавказе был распространен очень широко, практически на всей территории Кавказского перешейка.



Мастаканская долина и массив Алоус – район обитания крупнейшей локальной группировки оленя в Кавказском заповеднике. Июнь 2013 г. Фото С. Третьяка



1. Пойма р. Кубань.
2. Анапский район.
3. Натухаевская.
4. Гостагаевская.
5. Новороссийск.
6. Геленджик.
7. Кабардинка.
8. Нижнебаканский.
9. Крымск.
10. Верх. р. Абин
11. Эриванская.
12. Гора Тхаб.
13. Верх. р. Ахтырь.
14. Пшада.
15. Гора Афипс.
16. Дефановка.
17. Верх. р. Джубга.
18. Туапсе.
19. Верх. р. Псекупс.
20. Горячий Ключ.
21. Краснодар.
22. Верх. р. Туапсе.
23. Верх. р. Пшиш.
24. Хадыженск.
25. Нефтяная.
26. Апшеронск.
27. Пшехская.
28. Навагинка.
29. Бзыч.
30. Верх. р. Головинка.
31. Верх. р. Бзыч.
32. Бабук-Аул.
33. Верх. р. Пшеха.
34. Река Белая.
35. Новопрехладное.
36. Даховская.
37. Майкоп.
38. Тульский район.
39. Лабинский район.
40. Ходзь.
41. Красная Поляна.
42. Гора Абаго.
43. Рицинский заповедник.
44. Верх. р. Б. Лаба.
45. Псху-Гумистинский заповедник.
46. Архызское лесничество.
47. Теберда.
48. Верх. р. Уруп.
49. Нижняя Ермолаевка.
50. Уруп.
51. Усть-Джегутинск.
52. Преградная.
53. Соленое.
54. Курджиново.
55. Иваново.
56. Псебай.
57. Передовая.
58. Низовья р. Кодори.
59. Среднее течение р. Ингури.
60. Верх. р. Кодори.
61. Верх. р. Малка.
62. Кисловодск.
63. Низовье р. Ингури.
64. Дельта р. Риони.
65. Батуми.
66. Боржомский заповедник.
67. Боржоми.
68. Верх. р. Риони.
69. Стыр-Дигора.
70. Нарт.
71. Верх. р. Ингури.
72. Нальчикское охотхозяйство.
73. Нальчик.
74. Алагир.
75. Цей.
76. Владикавказ.
77. Балта.
78. Пасанаури.
79. Лианозинский заповедник.
80. Ананури.
81. Сагурамо-Мариамджварский з-к.
82. Тбилиси.
83. Алгетский заповедник.
84. Шулавери.
85. Караязский заповедник.
86. Каракилиса.
87. Кафан.
88. Азизбеков.
89. Дилижан.
90. Озеро Севан.
91. Кировабад.
92. Гейгельский заповедник.
93. Каланджак.
94. Нуха.
95. Илисунский заповедник.
96. Закаталы.
97. Лагодехи.
98. Закатальский заповедник.
99. Лагодехский заповедник.
100. Тлядал.
101. Ахметский заповедник.
102. Тляринский район.
103. Гуниб.
104. Щелковский район.
105. Грозный.
106. Река Сунжа.
107. Гудермес.
108. Гребенская.
109. Бабаюртовский район.
110. Тарумовка.
111. Кизлярский район.
112. Низовье р. Кума.
113. Низовье р. Терек.
114. Кизилюртовский район.
115. Низовье р. Сулак.
116. Маджалис.
117. Хачмасские низовые леса.
118. Кубинский район.
119. Кусары.
120. Исмаилинский заказник.
121. Исмаиллы.
122. Пиркулинский заповедник.
123. Окрестности Аксу.
124. Устье реки Кура.
125. Окрестности города Ленкорани.

Рис. 13. Распространение оленя на Кавказе в XX в.

По свидетельству Н.Я. Динника (1910), в начале XX в. на Кавказе ареал оленя выглядел следующим образом. На Западном Кавказе олень встречался восточнее, где были значительные леса, преимущественно горные леса. Северная граница ареала проходила недалеко от станиц Усть-Джегутинской, Передовой, Каладжинской, Махашевской, затем севернее Майкопа, недалеко от станицы Пшехской, Черниговской и далее вдоль линии лесов западной оконечности Главного Кавказского хребта до Новороссийска. Отдельным кластером олени встречались в Красном лесу близ Краснодара на правом берегу Кубани. По-видимому, в прежние времена ареал оленя охватывал и степной промежуток между горными лесами и Красным лесом. Наибольшее количество оленя водилось в верховьях рек Белой и Большой и Малой Лабь. По Черноморскому побережью олень спускался почти до уровня Черного моря и встречался в окрестностях г. Туапсе.

В центральной части Северного Кавказа олень встречался в меньшем количестве, но также повсеместно. Северная граница, по-видимому, проходила по линии Кисловодск—Нальчик—Грозный, но основные местообитания охватывали предгорные и горные леса в окрестностях Нальчика, Алагир, Владикавказа, Воздвиженской. К тому времени олень был истреблен на Ставропольской возвышенности, где встречался до середины XIX в., но, проникнув по долине Терека до устья этой реки, сохранился по Каспийскому побережью вплоть до нижнего течения Сулака.

На Восточном Кавказе, помимо Каспийского побережья, олени встречались в Андийском и Гунибском районах, в Кайтаго-Табасаранском округе, в лесистой местности недалеко от Маджалиса, в горах Дешлагара, а также в Высокогорном Дагестане на лесных склонах ГКХ, особенно в верховьях истоков Аварского Койсу в Тлярятинском районе.



Столовая во дворцѣ Е. И. В. Великаго Князя Михаила Николаевича.
Salle à manger au palais de S. A. I. le Grand Duc Mikhaïl Nicolaiévitch.

Олени были, пожалуй, самым распространенным и популярным трофеем кавказских великокняжеских охот. 1890-е гг. Библиотека Кавказского государственного заповедника, фотоальбом «Охоты Кавказа»

Закавказская часть ареала в начале XX в., очевидно, была такой же обширной, как и на Северном Кавказе, но она обладала существенными региональными особенностями. Так, в Западном Закавказье олени практически не жили в верховьях рек Риони, Ингури,

Цхенис-Цхали и других местах, где выпадает очень много снега и снежный покров держится долго¹. Что касается среднегорья, предгорья и Колхидской низменности, то благородный олень встречался там довольно широко, хотя и, вследствие влияния антро-

¹ По этой же причине олени всегда были довольно редки и на южных склонах ГКХ в истоках рек Шахе, Мзымты, Псоу и др.

погенных факторов, не равномерно. Юго-восточнее Сурамского хребта в бывшей Тифлисской губернии олени населяли все большие леса, в том числе в окрестностях Тбилиси, долины рек Арагвы, Алазани, Куры и т.д. Особенно много было оленей в охотничьем имении Великих Князей вблизи Боржоми.

Как отмечает Динник, в Азербайджане олени были крайне малочисленны и встречались в немногих местах уже в начале XX в., в частности в Талыше. Н.К. Верещагин (1959) приводит сведения об исчезновении оленей в Хачмасских низовых лесах в начале XX в. и в лесах Кубинского района в 1880-х гг. Примечательно, что в соседней Персии в начале XX в. олени были довольно обычны. Довольно крупная локальная популяция благородного оленя здесь сохранилась до сих пор: она обитает в Голестанском национальном парке (Иран) (Kiabi et al., 2004).

Что касается Армении, то и здесь олени были широко распространены в конце XIX в. Олени встречались в большом количестве на Зангезурском хребте, на восточных склонах Гегамского хребта, в лесах Азизбековского (Вайоцзорского), Ехегнадзорского районов, в окрестностях озера Парзлич близ Дилижана, в Кафанском районе. Олени встречались на территории Карабаха и, по данным Верещагина (1959), исчезли здесь в 1920-х гг. Видимо, еще раньше, а также в историческое время много оленей было в окрестно-

стях озера Севан, где они могли играть важную роль в жизни еще древних людей. По данным С.К. Даля (1950), олени на г. Аде-Теле были истреблены в 1860–1865 гг. Севернее Севана, на склонах Севанского хребта олени просуществовали дольше, чем на его южных и юго-западных берегах, на склонах Гегамского (Аглаганского) хребта. По сведениям того же автора (Даль, 1954), в районе города Кафан олени исчезли в 1912 г. Примерно в это же время оленей не стало на Зангезуре и во всей Армении, хотя могли иметь место их заходы из Грузии и Азербайджана (там же). По мнению А. Малхасяна (личное сообщение), олени в Армении дольше всего сохранились в Сюникском районе, на склонах Мегринского, Баргушадского, Зангезурского хребтов. Здесь они исчезли в начале 1950-х гг.

Таким образом, уже в начале XX в. наблюдался процесс исчезновения и сокращения численности популяции оленя в различных частях Кавказа. Наиболее интенсивно этот процесс протекал в Восточном Закавказье. Жизнеспособные группировки оленя к тому времени здесь сохранились лишь в отдельных, обычно охраняемых лесных участках (Боржомский, Закатальский, Лагодехский). Истреблению оленей способствовал комплекс факторов, связанных с человеком, и получивший развитие в начале и середине XIX в.: рост численности населения и, соответственно, масштабов охоты, распространение огнестрельного оружия, усиление пастбищной нагрузки на горные луга, сведение лесов.

В наиболее выгодных условиях в начале XX в. находилась популяция оленя, обитающая на северо-западе Кавказа в верховьях Белой, Большой и Малой Лабы. С окончанием Кавказской войны к середине XIX в. этот район почти на полвека практически обезлюдел. Популяции копытных и хищников, развиваясь под влиянием естественных факторов, приобрели устойчивое внутри- и межпопуляционное равновесие. Новые поселенцы (со всеми негативными последствиями для диких животных) в большом количестве появились здесь лишь в начале XX в. К тому времени в верховьях Белой и Малой Лабы на огромном пространстве в 400 тыс. десятин была



Наскальные изображения оленя: вверху – Гобустанское плато, Азербайджан. Фото С. Тренета; слева – Гегамский хребет, Армения. Фото А. Малхасяна; справа – хребет Нарат-Тюбе, Дагестан, Россия. Фото С. Тренета



Кубанская охота
въ присутствіи Е. И. В. Вел. Князя Сергія Михайловича.
Убитый олень.

Chasse au Kouban
honorée de la présence de S. A. I. le Gr. Duc Serge Mikhallowitch.
Cerf tué.

Охота на оленей в Мастакане. 1890-е гг.

Библиотека Кавказского государственного заповедника, фотоальбом «Охоты Кавказа»

организована Великокняжеская Кубанская охота, существование которой на 15 лет продлило относительно спокойное существование диких животных. Истребление оленей в северо-западной части Кавказа началось с окончанием срока аренды территории охотничьих угодий в 1909 г. и, конечно, достигло апогея в период Гражданской войны и революции.

Не вдаваясь в подробности постепенного исчезновения или сокращения численности локальных группировок оленя в различных частях Кавказа, рассмотрим современный ареал вида.

На Западном Кавказе к концу XX в. олень был вытеснен из зоны предгорных широколиственных лесов, и в настоящее время ареал этой географической популяции охватывает верховья бассейнов Шахе, Белой, Киши и Малой Лабы, расположенные преимущественно в пределах Кавказского заповедника. К сожалению, режим особой охраны заповедника не был способен противостоять развитию массового браконьерства в 1990-х гг., которое привело к практически полному исчезновению оленей на его периферии и значительному сокращению их числа в центральных

районах (Трепет, 2002, 2006). По данным учетов в 2007–2011 гг. численность популяции оленя составляет 1200–1300 особей.

Официальные данные Департамента природных ресурсов и государственного экологического надзора Краснодарского края свидетельствуют о наличии в охотничьих угодьях края в 2012 г. еще не менее чем 1180 особей оленя, но, по-видимому, эта чиновничья структура не вполне отдает себе отчет, что произошло и происходит с популяцией оленя на подведомственных ей территориях. Абсурдность таких цифр опровергают даже заявленные в 2010 и 2011 гг. квоты отстрела вида: 3–5 особей на территории единственного Соленовского охотхозяйства, сопредельного с территорией Кавказского заповедника. Конечно, олени встречаются в охотничьих лесных массивах в окрестностях Геленджика, Туапсе, Хадзыженска, Апшеронска, однако их совокупная численность, по нашей оценке, не превышает 200–250 особей. Олени микрогруппировки численностью от 15 до 30 особей территориально разобщены и почти изолированы друг от друга. В Республике Адыгея олени обитают только в пределах Кавказского заповедника, вид вне-

сен в региональную Красную книгу со статусом «Находящийся в критическом состоянии» (1А, КС).

В других районах Западного Кавказа олени в небольшом количестве сохранились в Карачаево-Черкесской Республике. На обоих участках Тебердинского заповедника численность оленя составляет около 60–70 особей, при этом в Домбайском участке олени встречаются единично. Олени в небольшом количестве (до 10–15 особей) сохранились в верховьях Б. Лабы и Урупа, а также на горе Уруп.

В Абхазии олени могут (?) встречаться в районе Псху, заходы оленя в район оз. Рица из Кавказского заповедника маловероятны.

На Центральном Кавказе судьба благородных оленей в XX в. была более трагична. Как пишут исследователи, в Кабардино-Балкарии олень был полностью истреблен в начале 1930-х гг. (**Темботов, 1982; Темботов, Шхашмишев, 1984**), в Северной Осетии последний олень был убит у селения Балты в 1928 г. (**Наниев, 1956**). В целях предотвращения полного исчезновения вида с территории Северного Кавказа во второй половине XX века в этих регионах были начаты работы по реинтродукции оленя. В частности, в Кабардино-Балкарию партия оленей была завезена из Крымского государственного заповедно-охотничьего хозяйства в 1958 г. (**Воронин, Саншюков, 1972**), где обитает крымский подвид благородного оленя (*Cervus elaphus brauneri* Char., 1920).

Следует сказать, что происхождение крымского оленя неясно. Как пишет Данилкин (1999), «не исключено, что крымский олень представляет собой всего лишь постепенно измельчающую форму северокавказского интродуцента» (с. 413)¹. Так или иначе, современные представления систематики *Cervus elaphus* (**Grubb, 1990; Grubb, Gardner, 1998**) объединяют в группу *elaphus* и европейский, и крымский, и кавказский подвиды. Как замечено еще ранее (**Гелтнер, Цалкин, 1947**), основным критерием выделения подвидов чаще всего служат не морфологические или генетические параметры, а географическая локализация животных. По этой причине мы рассматриваем оленей, реинтродуцированных в Кабардино-Балкарии, как «кавказский» ресурс *Cervus elaphus*.

В Кабардино-Балкарии следы жизнедеятельности благородного оленя обнаружены в верховьях рек Хеу и Белая (от верховьев р. Хеу до правобережья р. Баксан) в пределах 1000–2000 м над ур. м. (**Темботова, Пхитиков, 2010**). Общая площадь биотопов составляет около 10 тыс. га. На этом участке проводилась реинтродукция оленя в середине прошлого века. Режим охраны и биотехнические мероприятия здесь были на более высоком уровне, чем на других участках. Примечательно, что за прошедший период олени не расселились в другие благоприятные биотопы. Отмечены лишь единичные заходы в район госзаказников «Карасу» и «Чегемский». Общая численность этой локальной популяции достигала 1700 особей (**Темботова, Пхитиков, 2010**), однако в 1990-х гг. значительно сократилась. По данным охотпользователей,

численность благородного оленя в рассматриваемом районе в конце 2000 гг. составляла 250–320 особей.

К сожалению, в этом же районе обитает и пятнистый олень, акклиматизированный здесь ранее. Из официальных данных следует, что численность его группировки в 2000 г. была относительно стабильна и варьировала в пределах 440–500 особей, в 2010 г. отмечено сокращение численности практически на треть. Проверка, предпринятая учеными Кабардино-Балкарского научного центра РАН Темботовой и Пхитиковым (2010), показала, что совокупная численность животных обоих видов² в этом районе около 200 особей. При условии наличия небольших группировок в районе заказников «Чегемский» и «Карасу» общая численность благородного и пятнистого оленей не превышает 250 особей.

В Северной Осетии работы по реинтродукции оленя начаты в 1963–1964 гг. В этот период на территории Северо-Осетинского охотничьего хозяйства были выпущены 26 оленей, привезенных из Ростовской области (вероятно, европейского подвида) и давших начало современной популяции. Олени расселились в горной части республики от ущелья р. Терек до р. Ардон. Первоначально олени проникли в федеральный заказник «Цейский». По последним данным (**Липкович, 2001**) в лесной части заказника обитают около 25–30 оленей. Общая численность в республике около 300 особей, однако, по мнению П.И. Вейнберга (экспертная оценка), это число завышено.

В Дагестане ареал благородного оленя в настоящее время представлен двумя изолированными очагами: 1) в низовьях Терека: встречаются на Аликазганской гряде, некоторых островах Терека и по берегу Аграханского залива и 2) на северных склонах Главного Кавказского хребта на территории Тляратинского и Цунтинского районов.

В низовьях Терека олени обитают в тростниковых зарослях. Они придерживаются участков с относительно большими площадями тростниковых крепей. Ведут крайне скрытный образ жизни. Олени горной локальной группировки встречаются в широколиственных лесах северных склонов Главного Кавказского хребта и его отрогов. На территории Дагестана они держатся в бесснежный период, с выпадением снега большая часть поголовья уходит на южные склоны Главного Кавказского хребта на территорию Лагодехского (Грузия) и Закатальского (Азербайджан) заповедников.

Точные данные по численности благородного оленя на территории Дагестана отсутствуют. Ориентировочно, общая численность равнинной популяции не превышает 30 особей, горной — 200 особей.

В Закавказье к началу XXI в. жизнеспособные группировки оленя сохранились лишь в Грузии, в Лагодехском и Боржомском заповедниках, и в Азербайджане, в Закатальском заповеднике. Это одни из старейших особо охраняемых территорий Кавказа³, и этот статус в немалой степени способствовал сохранению природных комплексов этих районов. Популяция Лагодехского заповедника в

¹ Известно, что в начале XX в. в Крым завозили оленей для Великокняжеских охот именно с Северного Кавказа.

² Безусловно, это правильный подход в данном случае, поскольку однозначно дифференцировать благородного и пятнистого оленя по следовой деятельности трудно.

³ Свое начало они берут с конца XIX в., когда во многих местах Кавказа были организованы «охотничьи дачи» Великих Князей Романовых. Лагодехское же ущелье на площади 3500 десятин в 1912 г. стало, по сути, первым заповедником Российской империи.

1980-х гг. насчитывавшая более 1000 особей оленя, в 1990-х гг. сократилась почти на порядок. По мнению Шоты Эриашвили, большую роль в сохранении лагодехской локальной популяции сыграло соседство с Дагестаном: животные, испытывая антропогенный пресс, частично мигрировали на северные склоны ГКХ на территорию федерального Тляртинского заказника. В настоящее время популяция оленя в Лагодехи восстанавливается, ее численность составляет около 200 особей.

Еще одна крупная группировка оленя обитает на территории Боржомского заповедника, ее численность в настоящее время составляет около 300 особей. Сохранению вида будет способствовать недавнее увеличение площади этой ООПТ в 4 раза.

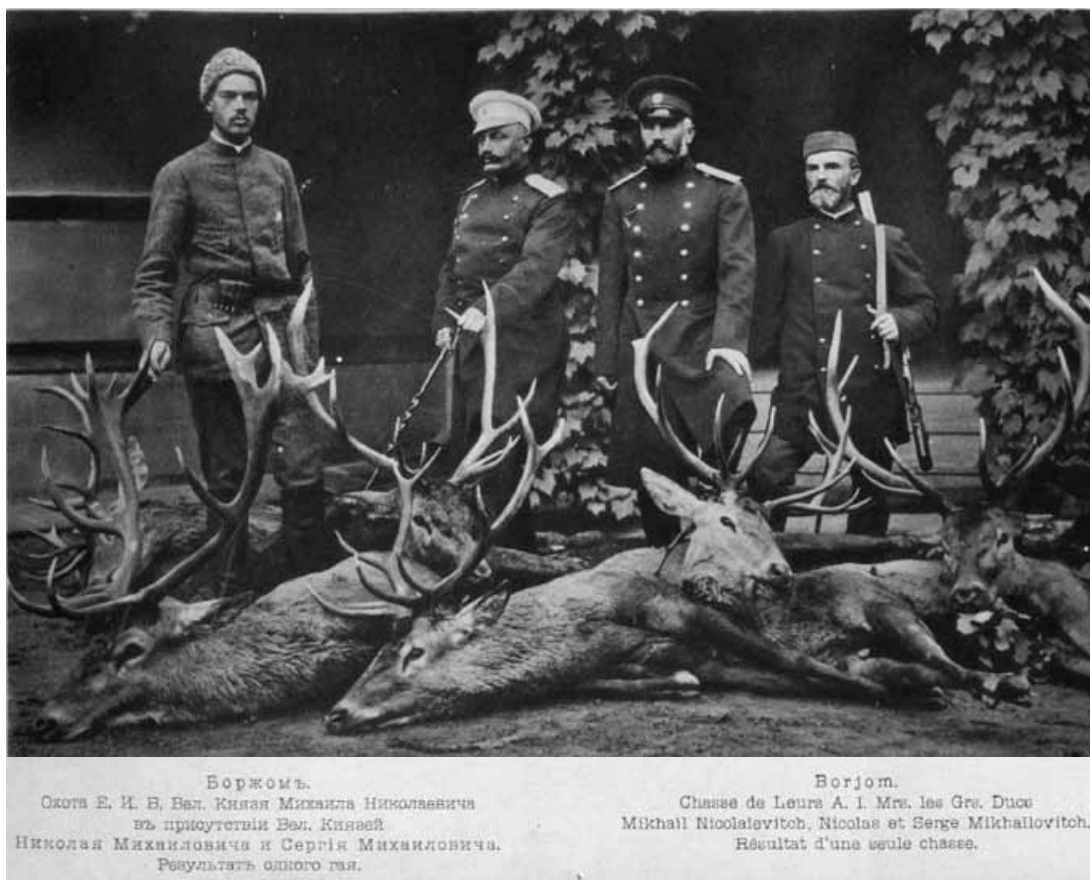
В других районах Грузии олени встречаются в незначительном количестве: в Сагурамском заповеднике около 10 особей, в Гардабане — около 30, в Тушетии — единично. По-видимому, исчезли причерноморские группировки оленя, а также группировки в долине реки Ингури, в верховьях Риони.

На территории Азербайджана олени в настоящее время встречаются в горнолесном поясе Большого Кавказа. Их общая численность может достигать пятисот особей, большая часть из которых обитает в Белокаанском, Закаатальском и Кахском районах. В восточном направлении численность животных значительно

уменьшается в Шекинском и Огузском районах, далее вид вновь обычен в Габалинском и Исмайылинском районах (Аскеров, 2006).

Таким образом, ареал благородного оленя на Кавказе к началу XXI в. стал представлять собой несколько изолированных участков, отстоящих друг от друга на сотни километров.

Наиболее жизнеспособная и устойчивая часть географической популяции расположена на Северо-Западном Кавказе на территории Кавказского заповедника. В лесных массивах ГКХ вдоль побережья Черного моря сохранились небольшие относительно изолированные друг от друга группировки оленя общей численностью около 250 особей. Совокупная численность северо-западнокавказской популяции может достигать 1500–1700 особей. Еще две крупные группировки оленя сохранили в Грузии: в Лагодехском и Боржомском заповедниках. Они также изолированы друг от друга. В Боржоме численность оленя составляет около 300 особей. Группировка оленя в Лагодехи представляет собой часть более крупной восточно-кавказской популяции, занимающей верховья Джурмута и Самура, склоны ГКХ в районе массива Гутон. Численность этой популяции может достигать 500–600 особей, часть из них обитает в Лагодехи (Грузия) и Тляртинском районе Дагестана (Россия), а часть в Закаатальском заповеднике (Азербайджан).



Боржомь.
Охота Е. И. В. Вел. Князя Михаила Николаевича
въ присутствіи Вел. Князей
Николая Михайловича и Сергія Михайловича.
Результатъ одного гая.

Borjom.
Chasse de Leurs A. I. Mts. les Grs. Ducs
Mikhail Nicolalévitch, Nicolas et Serge Mikhallovitch.
Résultat d'une seule chasse.

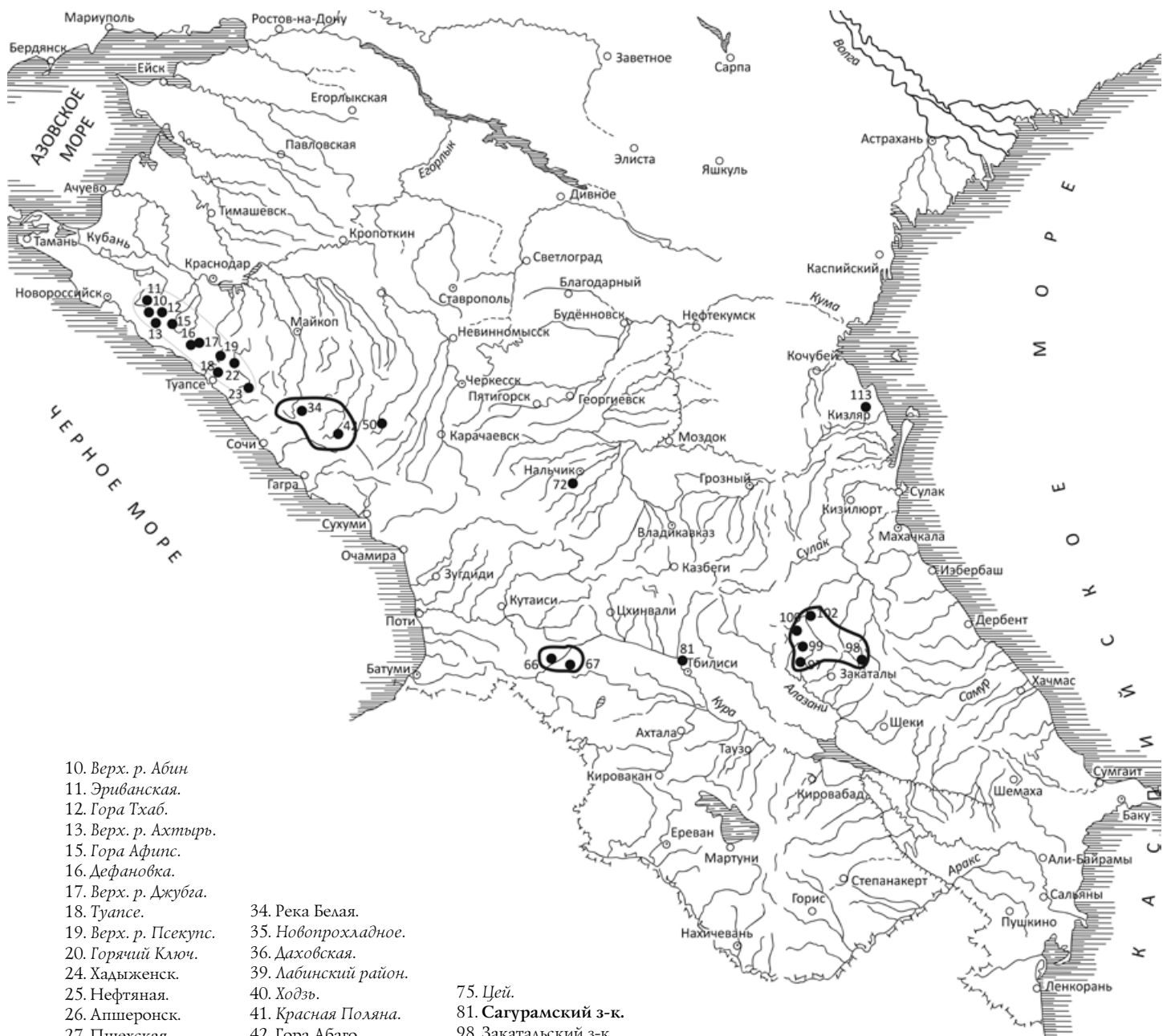
Охота в Боржоме. 1890-е гг. Библиотека Кавказского государственного заповедника, фотоальбом «Охоты Кавказа»



Местообитания оленя в Гляртинском районе Дагестана поразительно напоминают западнокавказские, но здесь очень большая плотность населения людей. Окрестности селения Кутлаб. Июль 2011 г. Фото С. Тренета



А так выглядят местообитания оленя в плавнях. Не так давно олень обитал и здесь, в низовьях Кумы. Октябрь 2013 г. Фото С. Тренета



- 10. Верх. р. Абин
- 11. Эриванская.
- 12. Гора Тхаб.
- 13. Верх. р. Ахтырь.
- 15. Гора Афинс.
- 16. Дефановка.
- 17. Верх. р. Джубга.
- 18. Туапсе.
- 19. Верх. р. Псекупс.
- 20. Горячий Ключ.
- 24. Хадыженск.
- 25. Нефтяная.
- 26. Апшеронск.
- 27. Пшехская.
- 29. Бзыч.
- 30. Р. Головинка.
- 31. Верх. р. Бзыч.
- 32. Бабук-Аул.
- 33. Верх. р. Пшеха.
- 34. Река Белая.
- 35. Новотрохладное.
- 36. Даховская.
- 39. Лабинский район.
- 40. Ходзь.
- 41. Красная Поляна.
- 42. Гора Абаго.
- 44. Верх. р. Б. Лаба.
- 46. Архыз.
- 50. Уруп.
- 66. Боржомский з-к.
- 67. Боржоми.
- 75. Цей.
- 81. Сагурамский з-к.
- 98. Закатальский з-к.
- 99. Лагодехский з-к.
- 100. Тлядал.
- 101. Ахметский з-к.
- 102. Тляртинский район.
- 113. Низовье р. Терек.

Примечание: в списке использована нумерация мест встреч оленя Соколова и Темботова (1993); курсивом обозначены места обитания с низкой плотностью оленя, жирным шрифтом — экологически исчезнувшие группировки.

Рис. 14. Распространение оленя на Кавказе в современный период

На рис. 14 показана схема распространения благородного оленя на Кавказе в начале XXI в. В различных районах Кавказа сохранились небольшие изолированные группировки оленя, которые можно считать экологически исчезнувшими, т.е. роль которых в экосистемах равна нулю, и полное исчезновение кото-

рых, по-видимому, дело времени. К ним можно отнести группировки оленя в плавнях Терека (Дагестан), в Сагурамском заповеднике (близ Тбилиси), на массиве Уруп (Карачаево-Черкесия). Сохранилась также смешанная с пятнистым оленем группировка на территории Нальчикского охотхозяйства (Кабардино-Балкария).

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ БЛАГОРОДНОГО ОЛЕНЯ

Популяция оленя на Северо-Западном Кавказе занимает горно-лесные и горно-луговые местообитания в верховьях рек Белая, Малая Лаба, Шахе, Мзымта и их притоков, преимущественно на территории Кавказского заповедника. Олень обитает в самых разнообразных ландшафтах от 600 до 3000 м над ур. м.

Популяцию оленя можно разделить на несколько формирующихся в различные фазы годового жизненного цикла локальных группировок. Наиболее устойчивыми и постоянными такие группировки образуются в период гона. Именно это обстоятельство позволяет вести учет ревущих оленей на протяжении десятков лет на одних и тех же участках (Насимович, 1941; Александров, 1963) и в результате сравнить изменение этих популяционных субъединиц. Александровым (1968) выделены 19 локальных группировок оленя (рис. 15), занимающих определенный участок.

Каждый участок представляет собой более или менее обособленный горный массив, включающий необходимые для оленей местообитания и ресурсы. Он имеет развитую сеть троп, соединяющих пастбища,

солонцы, водопои, места брачных агрегаций, убежища, т.е. характеризуется определенным биологическим сигнальным полем (Наумов, 1973; Никольский, 2003), поддерживающимся из поколения в поколение.

В период гона (сентябрь – октябрь) здесь формируются одна или несколько брачных группировок оленя. Эти элементарные группировки являются наиболее существенным компонентом сложной и подвижной внутривидовой структуры благородного оленя, поскольку обеспечивают воспроизводство и одновременно регулируют пространственное размещение и использование кормовых и других ресурсов. Для оленей характерна их высокая территориальность, и они перестают существовать только при полном уничтожении. Подобные группировки Н.П. Наумов (1967, 1971) назвал «популяционными парцеллами», которые в свою очередь объединяются в «элементарные популяции» (Наумов, 1967), занимающие определенные участки ареала. Эти популяционные субъединицы включают не только собственно брачные группировки, но и неорганизованную в парцеллы часть особей. Последняя суще-

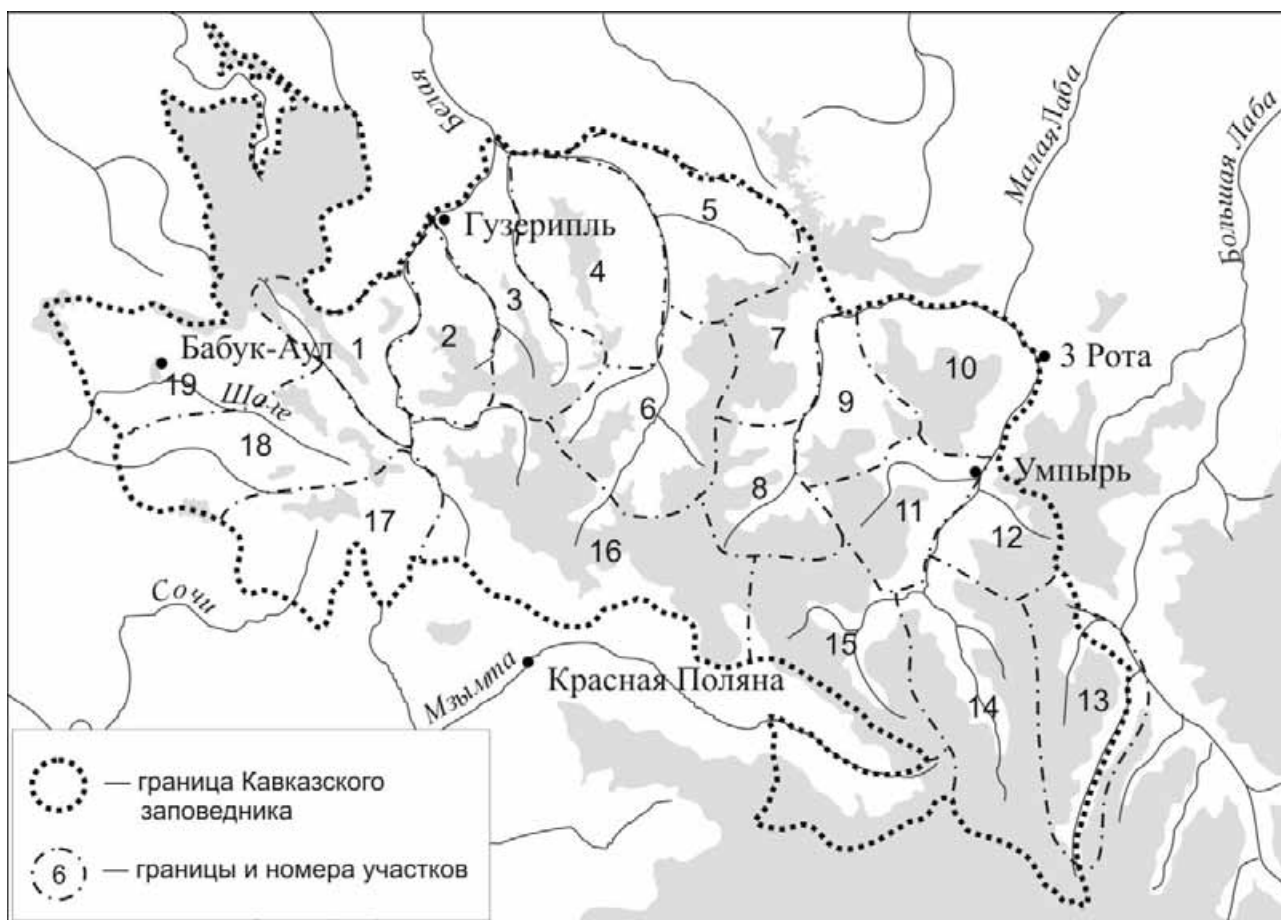


Рис. 15. Карта-схема границ локальных группировок оленя в Кавказском заповеднике



Группа оленей на Аспидном хребте. Июль, 2012 г. Фото С. Тренета

ственно меняется в разные годы и, как правило, увеличивается при климатических депрессиях или высоком уровне антропогенного беспокойства.

Таким образом, популяция благородного оленя на Северо-Западном Кавказе состоит из взаимосвязан-

ных частей, которые можно рассматривать как локальные популяции. Такая внутривидовая иерархия с некоторыми допущениями согласуется с теорией метапопуляционной динамики видов (Hansky, Gilpin, 1991; Хански, 2010).

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

Общая динамика численности популяции оленя показана на рис. 16. Весь период наблюдений можно разделить на несколько отрезков.

1958¹–1966 гг. — численность популяции быстро увеличивается с 2.5 тыс. до 8–8.5 тыс. особей из-за вне-

дрения в заповеднике комплекса биотехнических мероприятий. Массовый отлов волков (до 1965 г.) привел к сокращению популяции этого хищника до 50–60 особей (Кудактин, 1978), закладывалось свыше 70 солонцов с общей массой соли 15 т. В немалой сте-

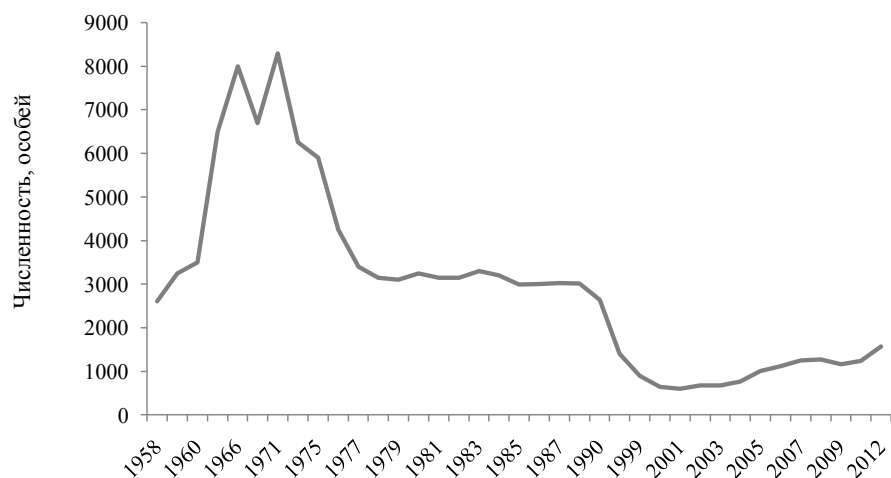


Рис. 16. Динамика численности популяции оленя в Кавказском заповеднике за период 1958–2012 гг.

пени увеличению кормового потенциала популяции оленя способствовали значительные площади лиственных молодняков, возобновляющихся на недавних вырубках вокруг заповедника. Происходило своего рода экспериментальное нарушение популяции оленя за счет устранения хищника и увеличения кормовых ресурсов. Высокая численность и оптимальная попу-

ляционная структура обеспечивали высокую рождаемость, которая компенсировала потери популяции от различных факторов, в том числе и антропогенных.

1966–1980 гг. — вначале численность оленя стремительно сокращается, а к концу периода она стабилизируется на уровне 3–3.5 тыс. особей. На протяжении этих лет была полностью прекращена за-

¹ С этого года площадь заповедника уже не менялась, а учеты стали проводиться ежегодно.

кладка соли для копытных, а также почти не проводилось специальной регуляции численности волка в заповеднике, хотя его и продолжали отлавливать в окрестностях кордонов. Это привело к увеличению численности популяции хищника к 1969–1972 гг. до 150–160 особей, объединенных в 20–23 стаи (Кудактин, 1978), что в свою очередь увеличило роль хищничества в общей смертности копытных, в том числе и оленя. Совокупная численность копытных в Кавказском заповеднике к концу 1960-х гг. достигла 30 тыс. особей, и, как указывает К.Ю. Голгофская (1970), в этот период зарегистрированы отчетливые признаки деградации зимних пастбищ. Важную роль в ограничении численности оленя сыграли многоснежные и продолжительные зимы 1967–1968, 1971–1972, 1975–1976 гг. По-видимому, такие погодные аномалии являются не только причиной сильных падений численности оленя, как, впрочем, и других копытных (Котов, 1968, 1969; Дуров, 1987; Зубр на Кавказе, 2003), но и основным фактором, лимитирующим их число на уровне, значительно более низком, чем допускает наличие кормовых ресурсов (роль хищничества и многоснежья в динамике популяции оленя мы рассмотрим позже).

1980–1988 гг. – период стабилизации численности оленя. Этот временной отрезок нами принят как эталонный для популяции оленя. Отсутствие избира-

тельной по отношению к оленю биотехники и распространение режима особой охраны на большей части ареала в этот период позволяют рассматривать популяцию как находящуюся в равновесии со средой: численность – близкую к емкости среды, а структуру популяции как оптимальную по отношению к совокупности воздействующих факторов. Данные по плотности (P) и численности (N) группировок оленя в этот период приведены в табл. 3.

1988–2003 гг. аналогичен периоду 1969–1980 гг. – численность вначале снижается, а потом стабилизируется на уровне 600–700 особей. Конец 1980-х гг. для популяции благородного оленя является своеобразным рубежом, началом разрушения привычной, адаптированной к изменчивым природным условиям пространственной структуры популяции. Браконьерство, поразившее вначале смежные территории и периферийные участки заповедника, а впоследствии центральные его районы, новое развитие лесозаготовки привели к смещению мест зимовок оленя, разрушению крупнейших брачных компаний и обусловили устойчивую тенденцию снижения численности оленя в последующие годы.

2004–2012 гг. – наблюдается постепенный рост численности популяции, достигшей к концу периода уровня 1300–1500 особей. В этот период изменение численности популяции оленя в Кавказском

Таблица 3

Оптимальная средняя плотность и численность локальных группировок оленя
(по данным периода 1980–1988 гг.)

№ уч-ка	Район заповедника	P	N	№ уч-ка	Район заповедника	P	N
7	Гора Джуга	48.3	338	5	Верх. р. Бамбачка	11.2	146
12	Долина р. Умпырка	41.1	304	2	Гора Абаго	8.4	75
6	Хребет Аспидный	44.2	296	14	Горы Цахвоа, Юха	5.2	68
9	Массив Алоус–Хаджибей	25.7	229	19	Хребет Хуко	4.9	68
8	Верх. рек Уруштен, Синяя	24.1	195	17	Долина реки Сочи, гора Б. Чура	4.7	52
11	Хребет Кочерга	19.0	169	16	Долины рек Ачипсе, Чвежипсе	4.6	55
10	Массив Трю–Ятыргварта	17.4	216	18	Верх. рек Шахе, Бзыч	3.9	70
3	Хребет Пастбище Абаго, гора Тыбга	12.8	153	15	Верх. реки М. Лаба	3.3	29
1	Хребет Армянский	12.2	104	13	Долины рек Закан, Имеретинка	3.2	55
4	Хребет Пшекиш	11.5	127				

Обозначения: N – численность. P – плотность оленя в группировке (особей/1000 га).

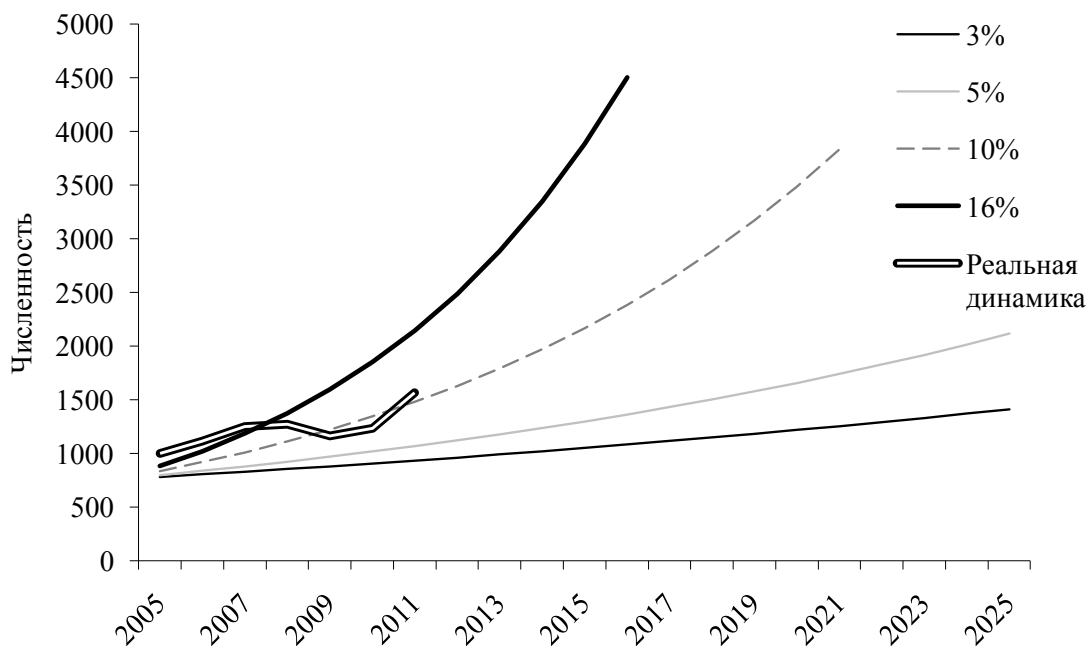


Рис. 17. Прогноз роста популяции при разном уровне прироста численности и реальная динамика численности популяции оленя

заповеднике варьировало от -10 до 20% , и в среднем составило 9% в год. Численность популяции на 2012 г. составляет около 50% от нижней границы оптимума 1980-х гг.

На рис. 17 показаны реальная динамика численности популяции оленя и несколько модельных изменений при различных уровнях прироста.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА

Сходные тенденции многолетней динамики численности оленя разных группировок позволяют объединить их в три района: Южный, Северный и Восточный. Рис. 18 иллюстрирует общую динамику и уровень нестабильности локальных группировок оленя выделенных районов. Наименьшими значениями коэффициента вариации, а значит относительным постоянством, при высокой численности животных характеризуются группировки Восточного района, нестабильностью и невысокой численностью – Северного и Южного.

Восточный район объединяет 7 локальных группировок оленя в бассейнах рек Уруштен и Малая Лаба: хребты Джуга, Аспидный, Алоус, Уруштен, Трю-Ятыгварта, Кочерга, Ачипста, Сергиев Гай, Магишо, Луган. Эти территории изолированы от предгорных местообитаний, но тем не менее из-за высокого биотопического разнообразия характеризуются благоприятными условиями для зимовки оленя и, по сравнению с другими районами заповедника, практически не испытывают негативного антропогенного влияния. Среднемноголетняя плотность оленя в этом районе

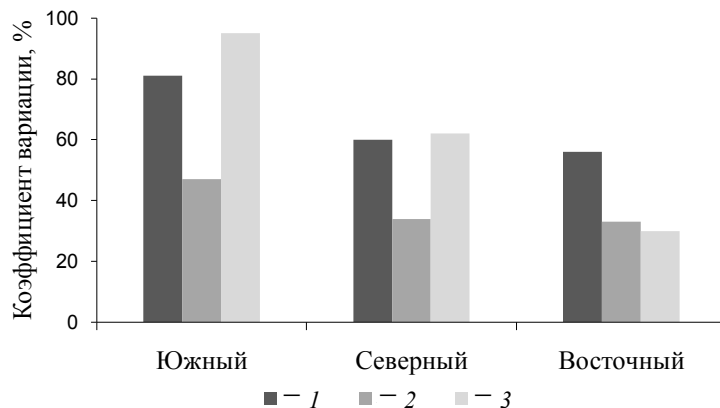
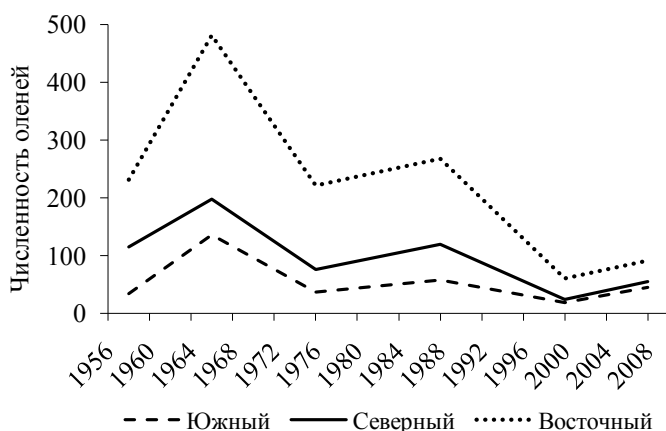


Рис. 18. Общая динамика (слева) и вариация среднего числа оленей (справа) для разных районов в период: 1 – максимальной (1966–1969 гг.), 2 – оптимальной (1980–1988 гг.) и 3 – минимальной (2000–2003 гг.) численности популяции

наибольшая – 26 ос./1000 га (7–57) (табл. 4). Значительные колебания численности всей популяции происходили за счет изменения локальных группировок

этого района (Трепет, Ескина, 2007), так как их вклад в общую численность составляет 64% на менее чем 1/3 ареала.

Таблица 4

Плотность оленя в различных районах ареала

Район	Площадь, тыс. га	Площадь зимовок, тыс. га	Плотность оленя, особей/1000 га			
			многолетняя	оптимальная	максимальная	минимальная
Восточный	59.4	36.7	26.0	29.0	57.0	7.0
Северный	52.6	36.7	9.6	11.0	19.0	2.7
Южный	93.5	10.3	3.9	4.2	10.0	1.4
Вся территория	205.5	83.7	12.0	13.0	56.6	3.4

Северный район объединяет 5 участков и включает верхнюю часть бассейна р. Белая: хребты Армянский, Абаго, Пастбище Абаго, Пшекиш, Сосняки, Солонцовый. Вклад группировок этого района в общую численность популяции составляет 22%, занимаемая площадь – 26%. Район характеризуется высокой емкостью среды для благородного оленя: здесь преобладают среднегорные формы рельефа, обильны и доступны зимние пастбища. В особенно многоснежные годы животные имеют возможность откочевки в предгорные лесные массивы, расположенные за пределами заповедника. Однако средняя плотность оленя за многолетний период в Северном районе составляет лишь 9.6 ос./1000 га (2.7–19). Это может быть связано с исторически сложившимся в этом районе высоким уровнем антропогенного беспокойства: здесь расположены несколько действующих автомобильных дорог, в том числе в самом заповеднике (на кордон Киша и хребет Пастбище Абаго), в предгорьях развита лесозаготовка и охотпользование, неблагоприятна социально-экономическая обстановка в близрасположенных поселках. Браконьерство – обычное явление в этой части ареала оленя.

Южный район объединяет 7 группировок и включает массивы Главного Кавказского хребта в верховьях рек Малая Лаба, Безымянная, Дамхурц, Цахвоа, а также его южного макросклона: истоки рек Мзымта, Шахе, Бзыч, Сочи. Несмотря на большое число участков и значительную часть занимаемой территории (45% ареала в границах заповедника), общий вклад группировок этого района в численность популяции незначителен и составляет всего 14% (по состоянию на 1980-е годы). Здесь практически отсутствуют естественные доступные зимние пастбища. Высота снежного покрова превышает критический уровень для животных даже в среднегорной полосе (60–120, см: Александров, 1968). По этой же причине район труднодоступен зимой и для человека. На протяжении всего периода наблюдений средняя плотность оленя в Южном районе остается постоянно невысокой – 3.9 ос./1000 га.

Пространственная структура популяции оленя характеризуется определенным соотношением многочисленных, среднечисленных и малочисленных локальных группировок (Трепет, Ескина, 2007). На рис. 19 показано соотношение числа этих группировок в период 1980–1988 гг.

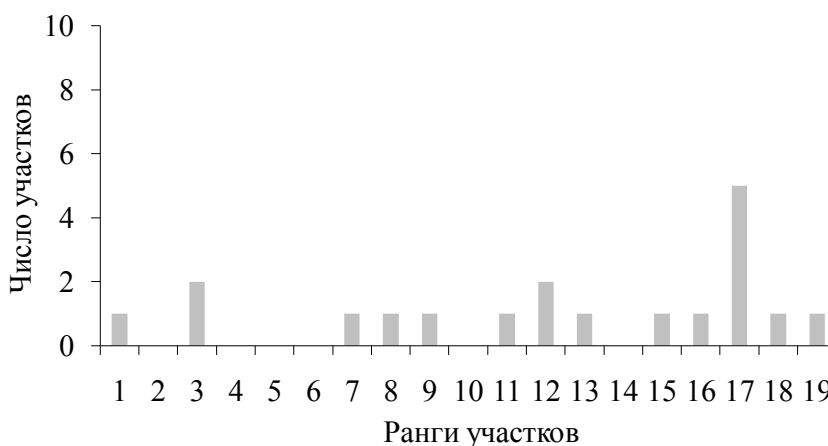


Рис. 19. Соотношение много-, средне- и малочисленных участков в популяции благородного оленя в период 1980–1988 гг.

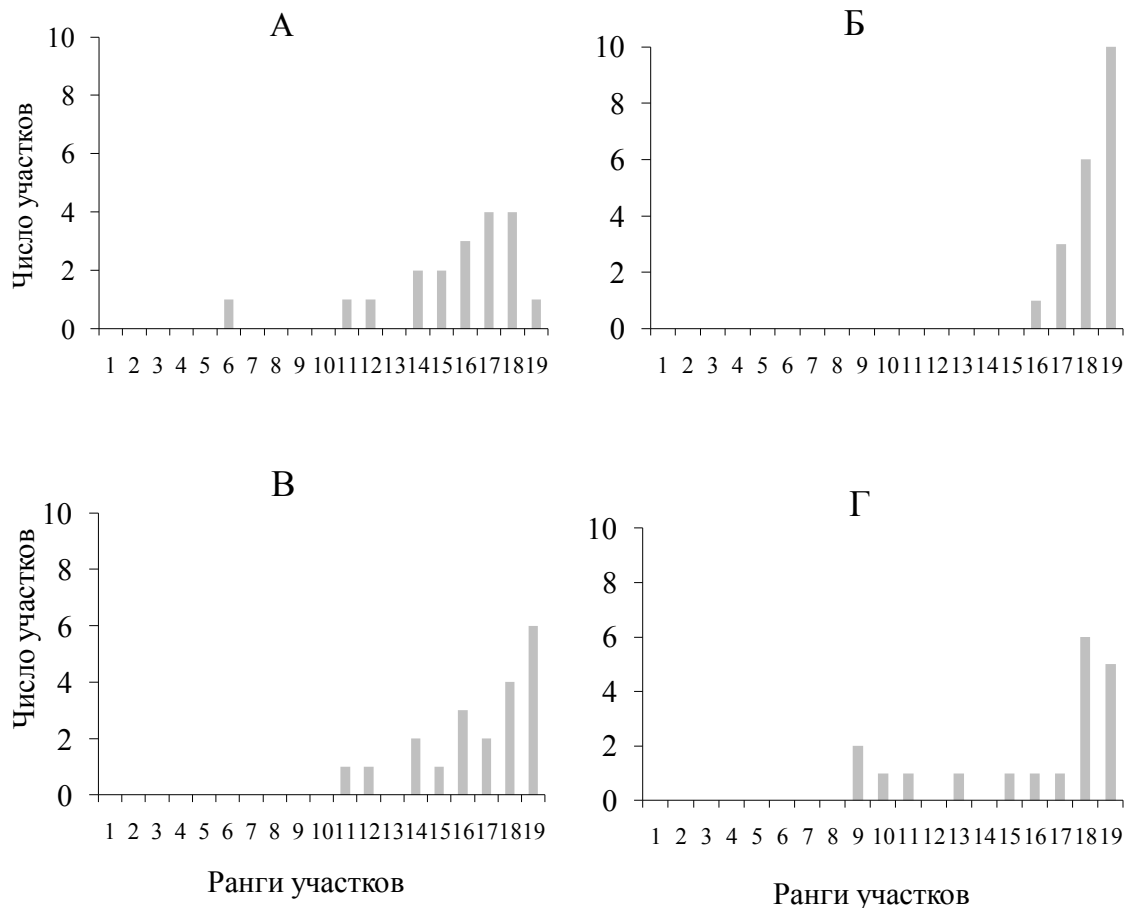


Рис. 20. Соотношение много-, средне- и малочисленных участков в популяции благородного оленя в периоды: А – 1990–1999 гг., Б – стабилизации численности 2000–2002 гг., В – роста численности 2007–2010 гг., Г – 2012 г.

Видно, что в популяции преобладают относительно малочисленные группировки: в период стабилизации численности 1980–1988 гг. их количество в среднем было 9, участков со средней численностью – 7, многочисленных – всего 3. По данным этого периода, во время гона число ревущих самцов на малочисленном участке не превышало 50 особей (в среднем составляло 25 ± 10.2), на среднечисленном – находилось в пределах 50–100 (70 ± 20.0) особей, на многочисленном – более 100 особей (120 ± 22.3).

Малочисленные группировки оленя занимали преимущественно периферийные районы Кавказского заповедника на южном макросклоне Главного Кавказского хребта (учетные участки 15–19), а также массивы Пшекиш (4), Абаго (2), Дамхурц (13), Армянский (1). Средние по численности группировки оленя сформировались в верховьях Уруштена и Синей (8), Ачипсты (11), Бамбачки (5), на Пастбище Абаго (3), массивах Трю–Ятыргварта (10), Алоус–Хаджибей (9). Высокая численность оленя наблюдалась лишь на Джугском массиве (7), Аспидном хребте (6) и в долине Умпырки (12). Такое ранговое распределение и численность оленя на каждом участке соответствуют емкости среды (Трепет, Ескина, 2007).

Представляет интерес изменение соотношения разных по численности группировок оленя, произошедшее вместе с сокращением численности популяции в 1990-х гг.

Как видно из рис. 20 А, в период сокращения численности в 1990–1999 гг. произошло исчезновение относительно многочисленных (ранги 1–6 в соответствии с ранговым распределением оленя в период 1980–1988 гг.) группировок оленя, значительное сокращение числа участков со средней численностью (ранги 7–12) и, таким образом, увеличение числа относительно малочисленных (ранги 13–19) локальных субъединиц. В последующие годы, несмотря на кажущуюся стабилизацию и даже некоторый рост численности, в популяции продолжают развиваться тенденции предыдущего временного отрезка: исчезли среднечисленные, и популяцию образуют исключительно малочисленные группировки оленей (рис. 20 Б). Однако ни на одном участке не произошло полного исчезновения оленей, и общее число участков сохранилось. В период снижения влияния неблагоприятных факторов в ареале оленя в 2007–2012 гг. наблюдается процесс восстановления пространственной структуры популяции: изменяется ранговое распределение малочисленных участков и появляются средние по численности участки (см. рис. 20 В и Г).

ЗИМОВКИ ОЛЕНЯ

В Кавказском заповеднике лесные зимние пастбища, несмотря на мощность залегания снежного покрова, в целом легкодоступны для оленей из-за неравномерного его распределения (Насимович, 1936, 1955; Формозов, 1990). В многоснежные годы площадь благоприятных местообитаний оленей может сокращаться на 60–70% (Александров, 1968).

В период 1990-х гг. произошло смещение вертикального распределения оленя в лесном поясе в зимний период. По данным В.Н. Александрова (1968), к основным зимним стадиям оленя в 1960-х гг. относились лесные широколиственные и темнохвойные формации до высоты 1500 м над ур. м., а полоса верхней части лесного пояса имела второстепенное значение. Животные на зимовке концентрировались в нескольких зимовочных районах (рис. 21): Умпырском (в среднем течении Малой Лабы), Уруштенском (в нижнем течении Уруштена), Кишинском (в среднем течении Киши), Гузерипльском (в долинах

Молчепы и Безымянной), Юго-Западном (в долине Шахе).

Зимние маршрутные обследования на рубеже XX–XXI вв. показали, что в наиболее беспокоимых человеком районах (урочища Сосняки, Кoryто, Большой Тхач, Порт-Артур, Абаго, Пастбище Абаго) животные (преимущественно самки и молодняк) зимуют в верхней части лесного пояса от 1600 до 1800 м над ур. м. (Трепет, 2002) на участках с высотой снежного покрова до 60–80 см (рис. 22). Хвоя и ветви пихты, ели и сосны, а также мхи и лишайники в таких местообитаниях стали преобладать в зимнем питании, соответственно, уменьшились показатели встречаемости ветвей и коры лиственных пород и кустарников. По-видимому, кормовая ценность биотопов здесь носит подчиненный характер, определяющее же значение имеет их защитная роль: труднодоступность делает эти участки безопасными в отношении антропогенного преследования.

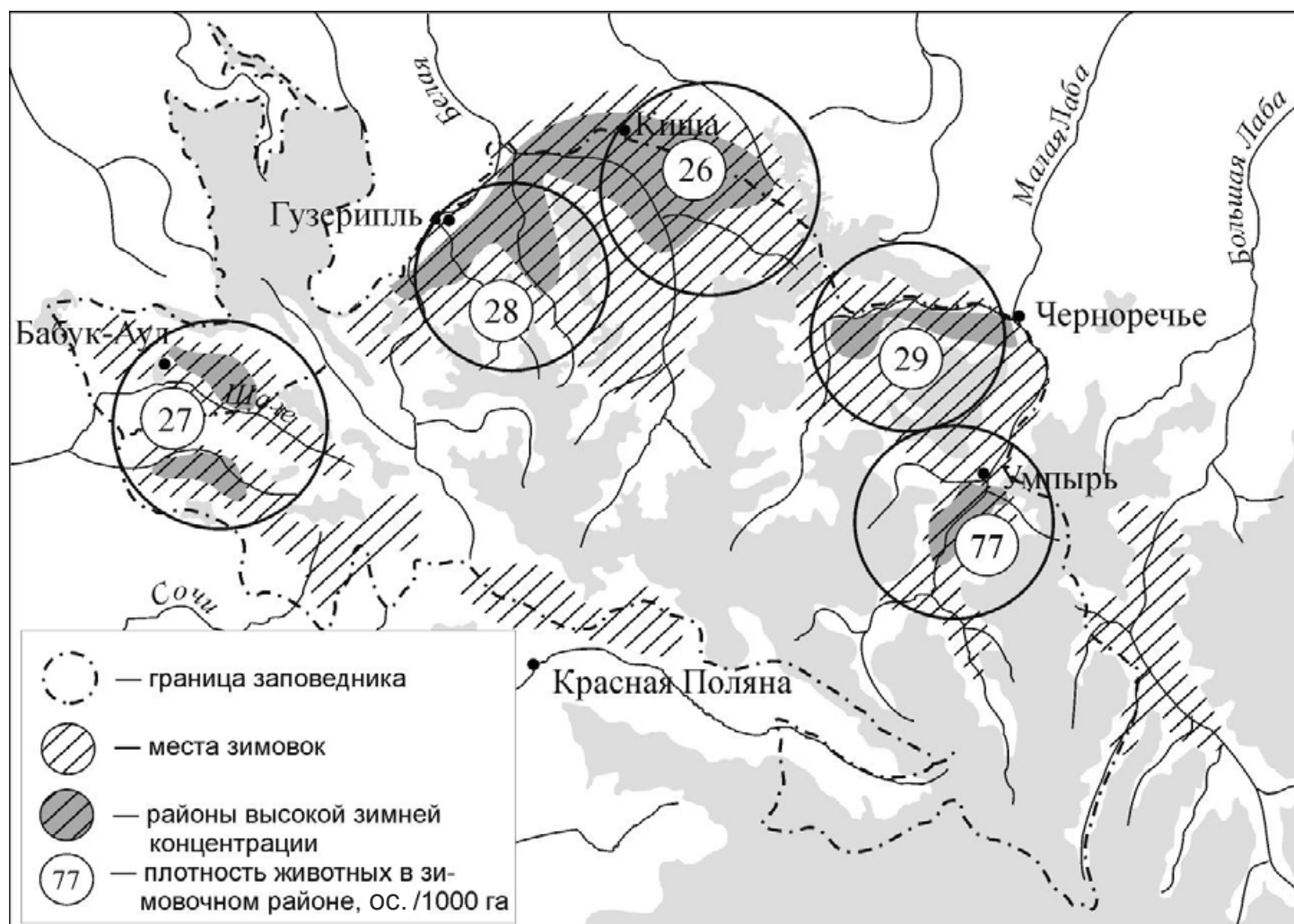


Рис. 21. Зимовки оленя в Кавказском заповеднике в 1960-х гг.



Изредка оленей можно увидеть зимой и на горных лугах. Истоки Бамбачки. Январь, 2011 г. Фото С. Тренета

Наиболее благоприятные условия для зимовки оленя сложились в Умпырском районе. Зимний маршрутный учет 2003 г. показал здесь самую высокую плотность животных (7.25 особей/1000 га), по сравнению с другими районами: Кишинский – 5.7, Гузерипльский – 1.5, Юго-Западный – 3.6 особей/1000 га. В настоящее время плотность оленей на зимовке здесь достигает, вероятно, 10–12 особей/1000 га. Высокая

концентрация оленей имеет место на правом берегу Умпырки по склонам Сергиевого Гая и Магишо, а также в лесном поясе Ахцархвы. Значение плотности рассчитано в среднем для всего зимовочного района. Локальная же плотность может быть значительно выше.

По-прежнему неблагоприятной остается обстановка в Гузерипльском районе: олени здесь зимуют преимущественно на юго-западных склонах Пшеки-

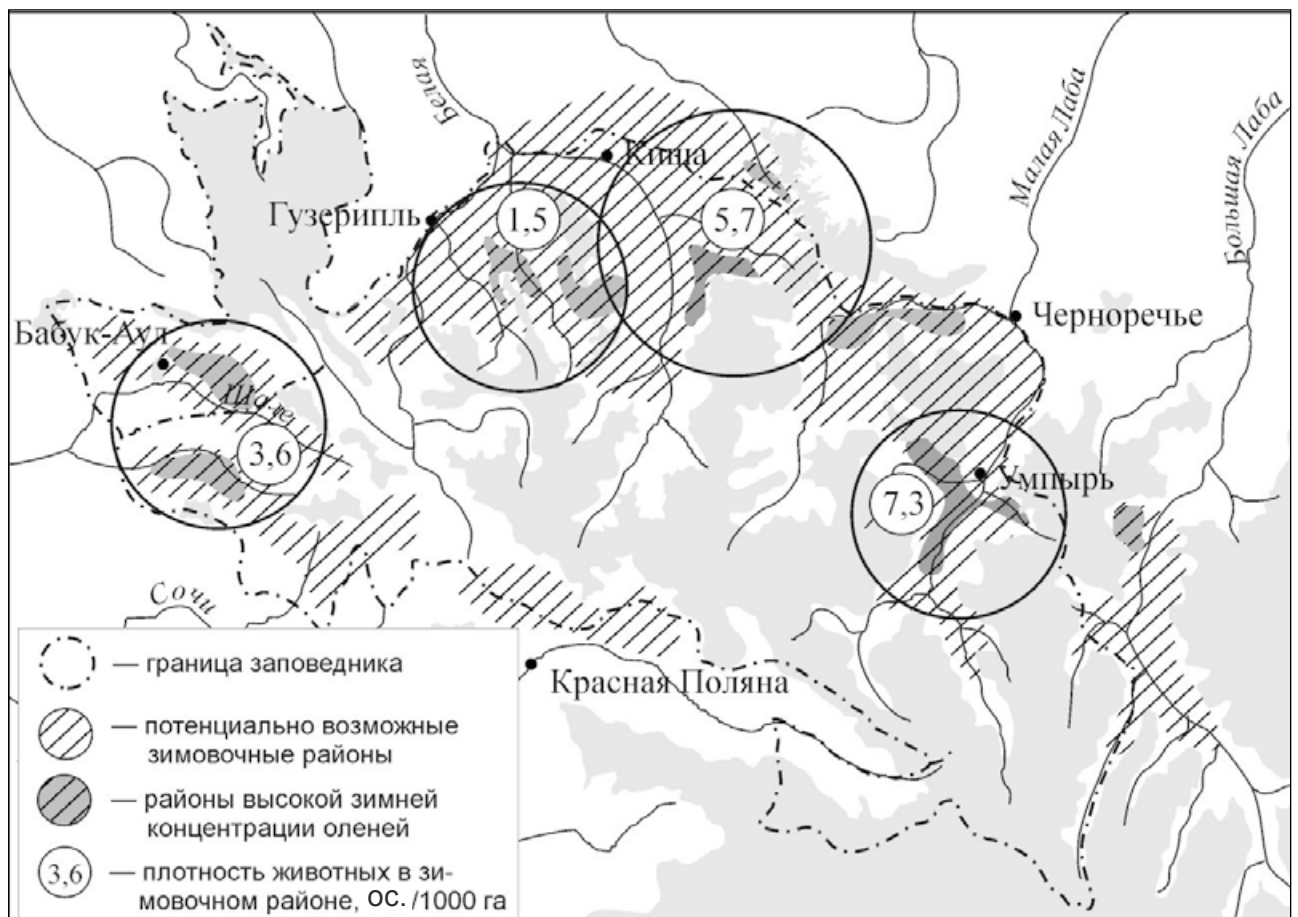


Рис. 22. Зимовки оленя в Кавказском заповеднике в 2000-х гг.

ша. В многоснежные зимы территория, пригодная для зимовки, здесь значительно сокращается и представляет собой узкую полосу буко-пихтарников в средней части хребта. На хребтах Абаго и Пастбище Абаго олени встречаются спорадически, а за пределами заповедника отсутствуют вовсе по причине антропогенного беспокойства. Последнее во многом связано с близостью населенных пунктов и подъездных путей, развитием рекреации, а также продолжающимся использованием дороги на хребет Пастбище Абаго.

Кишинский зимовочный район, несмотря на то, что является наиболее благоприятным для круглогодичного обитания оленя, также и наиболее браконьероопасный. В широколиственных лесных массивах Дудугуша, долин Куны и Сахрая развита дорожная сеть. Активно используется дорога и к Кишинскому

кордону, расположенному практически в центре зимовочного района. Периодически возобновляется лесозаготовка на хребте Корыто и склонах Дудугуша. За пределами заповедника и в приграничных районах олени практически перестали встречаться даже зимой. Относительно труднодоступные склоны хребта Порт-Артур стали основным местом зимней концентрации животных.

На южном макросклоне Главного Кавказского хребта зимы значительно более снежные, а потому в пределах заповедника возможности зимовать у оленя еще более ограничены, несмотря на отсутствие (по той же причине) антропогенного беспокойства. В Юго-Западном зимовочном районе олени зимуют преимущественно в прирусловых частях долины Шахе и Бзыча.

ПОЛОВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА

Как видно из рис. 23 А, в оптимальных условиях в популяции преобладают самки (в 1.6 раза), сеголетки составляют 10% общей численности. Для расчетов использованы данные визуальных встреч оленей в период

учета во время гона (сентябрь—октябрь). Обращает на себя внимание практически одинаковое соотношение взрослых самцов и самок и сеголеток на участках с разной численностью.

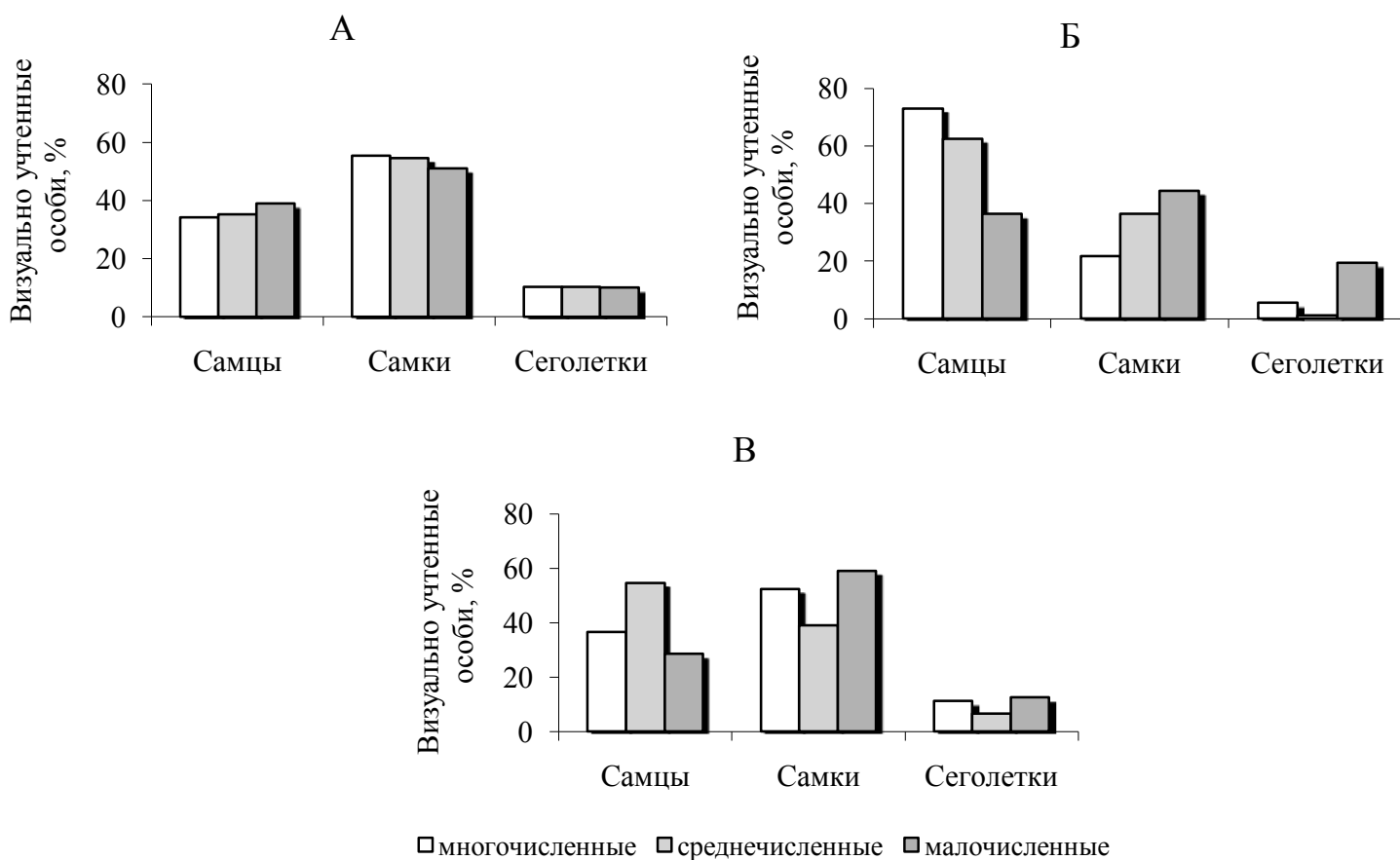


Рис. 23. Демографическая структура популяции благородного оленя в Кавказском заповеднике в периоды: А – 1980-х гг., Б – 2003 г., В – 2004–2006 гг.



*Два самца: один совсем взрослый, другой совсем молоденький – только отростли первые рожки.
Аспидный хребет. Август 2011 г. Фото С. Тренета*

Впоследствии это соотношение оказалось полностью разрушенным (рис. 23 Б). При этом в наибольшей степени пострадали многочисленные участки: соотношение полов сместилось в пользу преобладания самцов (на многочисленных участках в 3.3 раза, на участках со средней численностью в 1.8 раза); значительно уменьшилось количество сеголетков (до 5% и 1%, соответственно). Малочисленные участки пострадали в меньшей степени: здесь сохранилось преобладание самок (в 1.2 раза), а количество сеголетков даже увеличилось (до 19%).

Такое распределение демографических показателей может объяснить наблюдающийся в период 2005–2006 гг. более быстрый рост оленей на малочисленных участках: к концу 2006 г. соотношение полов и число сеголетков здесь стало соответствовать норме (рис. 23 В). Также приближается к нормальному распределению оленей разного пола и возраста на ранее многочисленных участках. На среднечисленных сохраняется преобладание самцов (в 1.4 раза) и низкая численность сеголетков (6%).

Иллюстрировать масштабы разрушения демографической структуры популяции оленя помогут рис. 24 и табл. 5. На рис. 24 показана динамика численности ревуших самцов, самок и нерепродуктивной части группировок оленя в период 1986–2004 гг.; соответствующие уравнения регрессии и величины достоверности аппроксимации (R^2) представлены в табл. 5. Для анализа использованы данные учетов оленей на участках северного макросклона заповедника, сгруппированных по степени антропогенного беспокойства и преследования животных. Группа периферийных

участков объединяет территории с максимальным уровнем антропогенного влияния (как правило, по северной периферии заповедника), группа центральных участков характеризуется минимальным беспокойством (центральные районы заповедника), группа промежуточных участков занимает, соответственно, промежуточное положение.

Процесс сокращения численности первоначально затронул периферийные районы заповедника: количество учитываемых здесь самцов за период 1986–1996 гг. снизилось на 76%, самок – на 63%, нерепродуктивной части – на 73%. Беспокойство вдоль границ заповедника привело к некоторому увеличению количества самок в промежуточных районах (20%) и к значительному – в центральных (111%). При этом количество самцов практически не изменилось, хотя и несколько снизилось (11%), в центральных районах заповедника. В промежуточных же, особенно в начале 1990-х гг., начался процесс сокращения самцов (71%), приведший к разрушению большинства брачных группировок оленей. В период 1986–1990 гг. резко снизилось число сеголетков, одно- и двухлетков оленей в центральных и промежуточных районах заповедника. Это может быть прямым следствием многоснежья, наблюдавшегося в зимний период 1986–1987 гг., при этом репродуктивный потенциал популяции оленя продолжал оставаться высоким, и впоследствии количество сеголетков увеличилось, но так и не достигло уровня 1986 г. Снижение этой возрастной группы за весь период составило 43% – для центральных и 29% – для промежуточных участков заповедника.



Самки оленя очень осторожны, и увидеть таких вот любопытствующих зверей удастся нечасто.
Аспидный хребет. Август 2008 г. Фото С. Тренета

Таблица 5

Тенденции изменения численности оленей различных
половозрастных групп в период 1986–2004 гг.

Группы оленей	Группа участков	R ²	Уравнение регрессии
Самцы	Центральные	0.91	$y = 0.0429x^3 - 257.08x^2 + 513063x - 3E+08$
	Промежуточные	0.99	$y = 0.0312x^3 - 186.86x^2 + 372522x - 2E+08$
	Периферийные	0.86	$y = 0.0121x^3 - 72.064x^2 + 143554x - 1E+08$
Самки	Центральные	0.95	$y = 0.1482x^3 - 888.12x^2 + 2E+06x - 1E+09$
	Промежуточные	0.69	$y = 0.0164x^3 - 98.601x^2 + 197660x - 1E+08$
	Периферийные	0.79	$y = -0.0148x^3 + 88.698x^2 - 177361x + 1E+08$
Нерепродуктивная часть популяции	Центральные	0.84	$y = -0.0115x^3 + 68.623x^2 - 136995x + 9E+07$
	Промежуточные	0.76	$y = -0.0238x^3 + 142.27x^2 - 284065x + 2E+08$
	Периферийные	0.99	$y = 0.0006x^3 - 3.8155x^2 + 7591.4x - 5E+06$

В период 1996–2000 гг. уровень антропогенного беспокойства и преследования животных продолжал оставаться высоким не только на периферии заповедника, но и в его центральных районах. Именно в этот временной отрезок произошло значительное сокращение самцов в центральных (72%) и промежуточных (56%) участках, при этом на периферийных количество ревунов увеличилось на 52% (в абсолютных значениях этот показатель выглядит гораздо скромнее: увеличение произошло всего на 15 самцов).

Это может быть связано с тем, что на периферийных участках брачные группировки оленей были разрушены ранее, до 1996 г., в то время как в центральных районах этот процесс только начал развиваться. Таким образом, в этот период происходит некоторое выравнивание числа самцов в различных участках ареала, включающего практически территорию Кавказского заповедника. Однако этот процесс происходит за счет снижения численности оленей в центре, а не за счет увеличения на периферии.

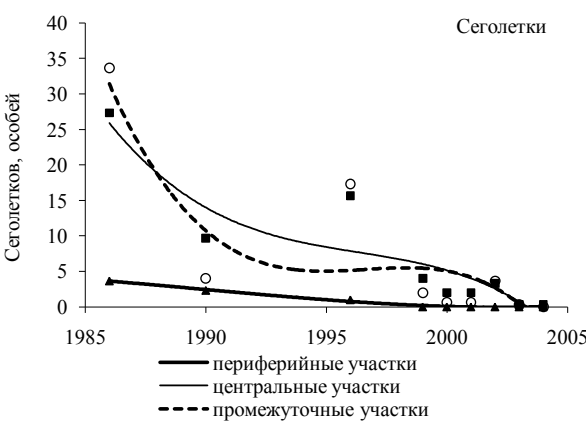
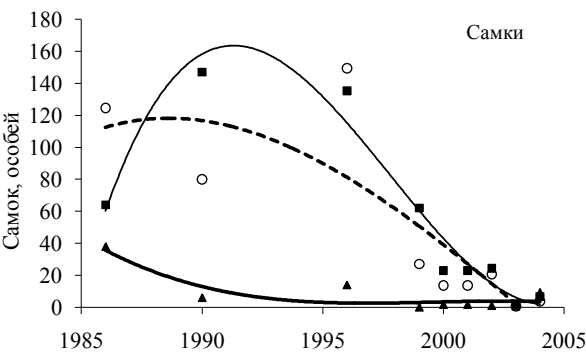
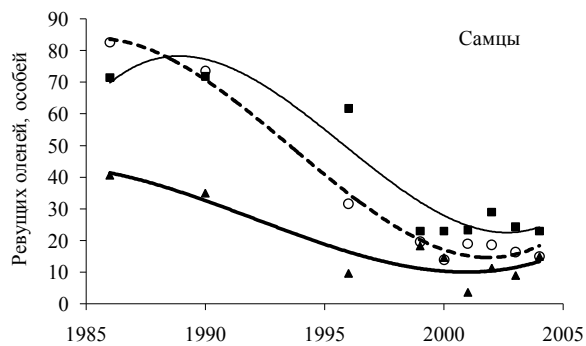


Рис. 24. Тенденции изменения численности оленей в различных частях ареала в период 1986–2004 гг.

Численность самок в этот период также значительно снизилась в центральных (83%) и промежуточных районах (91%), в периферийных же самки перестали встречаться практически полностью. Сокращение самок немедленно отразилось на численности сеголетков. В большинстве райо-

нов заповедника количество встреч оленей младших возрастных групп сократилось на 87–100%.

Устойчивые тенденции снижения численности оленей всех половых и возрастных групп во всем ареале были не только продолжением процессов трансформации структуры популяции, начавшихся ранее. В этот период продолжали действовать те же факторы беспокойства и уничтожение животных, причем не только на периферии, где браконьерство стало традиционным, но и в центральных районах заповедника.

Как видно из табл. 6 и рис. 25, в период 2006–2012 гг. соотношение полов в популяции оленя и количество сеголетков относительно стабильны (за исключением 2007 г., когда в результате плохих погодных условий очень низким оказалось количество наблюдаемых самцов оленя).



Оленята растут очень быстро, в месячном возрасте уже пасутся вместе со взрослыми. Долина р. Умпыр. Июль 1998 г. Фото С. Третьяка

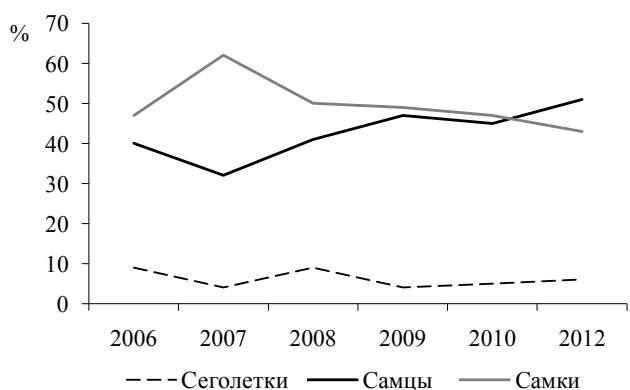


Рис. 25. Динамика доли самцов, самок и сеголетков в популяции оленя в период 2006–2012 гг.

Таблица 6

Характеристика основных параметров популяции оленя в период 2006–2012 гг. (особи/доля, %)

Годы	2006	2007	2008	2009	2010	2012
Самцы	168/40	92/32	169/41	181/47	164/45	269/51
Самки	198/47	179/62	203/50	187/49	170/47	224/43
Сеголетки	36/9	12/4	36/9	14/4	17/5	30/6
Двухлетки	21/5	6/2	н/д	н/д	14/4	н/д
Все определенные	423	289	408	382	365	523
Общая численность	1115	1248	1288	1163	1233	1567
Изменение численности, %		12	3	-10	6	21

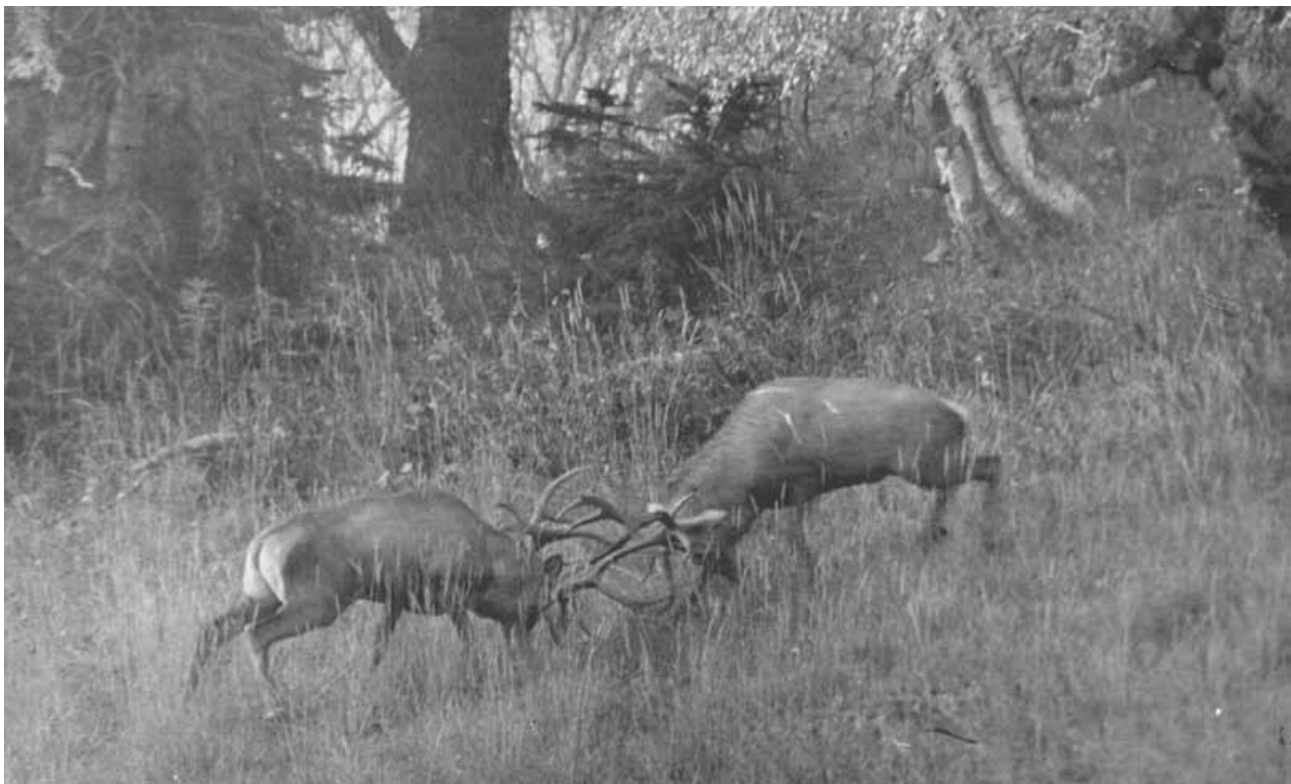
ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИИ БЛАГОРОДНОГО ОЛЕНЯ

ОБЗОР ФАКТОРОВ

Негативное воздействие снежного покрова на динамику численности популяции благородного оленя статистически подтверждает ряд исследований, при этом отмечается плотностно-зависимый механизм этого влияния и усиление действия в многоснежные зимы пресса хищников и браконьерства (Fuller, 1990; Messier, 1991; Lamoureux et al., 2001; Post, Forchhammer, 2001; Hervieux et al., 2005; Ревуцкая, 2009). Резкие изменения погодных условий могут быть также мощным фактором, не зависящим от плотности населения, а определяющим ее (Okarma et al., 2009). Некоторые авторы наблюдают отсроченный отклик плотности популяций копытных на многоснежные зимы, что объясняется как избирательным влиянием таких зим на смертность самок и последующим снижением рождаемости, так и негативным влиянием плохих условий зимовки на выживаемость животных в дальнейшем, в особенности молодняка и самок (Forchhammer et al., 1998; Saether, 1985; Pettorelli et al., 2002). Рост среднегодовой температуры, теплые и малоснежные зимы сказываются на динамике популяции, наоборот, положительно, но также с опозданием на 1–3 года (Jedrzejewska et al., 1997; Post, Stenseth, 1998). Другими словами, влияние климатических факторов на популяции копытных живот-

ных оказывается косвенным. Прямая же связь плотности и климатических изменений обнаруживается в системе «пастбища–копытные–хищники» для ее основания и верхнего уровня (Кудактин, 1994; Post, Forchhammer, 2001), для популяций же копытных животных – значительно реже. Такую связь В. Patterson и V. Power (2002) нашли в случае совокупного действия суровых зим, следующих друг за другом. Они же говорят и о неодинаковом характере действия одной и той же зимы на различные локальные группировки животных. F. Messier (1991) в своих исследованиях объясняет отсутствие зависимости прироста популяции с уровнем снежного покрова чрезвычайно низкой плотностью населения оленей. Вместе с тем, в период высокой плотности 80% популяционной динамики определялось демографической структурой, плотностью и наступлением многоснежной зимы два года подряд. Автор делает вывод о ведущей роли хищничества и конкуренции в популяционной динамике крупных лесных копытных.

Волк единодушно признается одним из основных факторов, лимитирующих численность благородного оленя (Jedrzejewska et al., 1997, 2002; Nelson, Mech, 1986; Ricca et al., 2002; Кожечкин, Кельберг, 2005; Степанова, 2009), в том числе и кавказского подвида



Такие турнирные бои иногда заканчиваются гибелью обоих оленей. 1966 г. Фото В.А. Котова

(Александров, 1968; Дуров, 1983). Несмотря на то, что трофические связи волков и, соответственно, их роль в сообществах копытных варьируют, олени всё же являются их предпочитаемой добычей (Кудактин, 1978, 1982 б; Jedrzejewski et al., 2000; Баркан, 2007; Okarma, 2009). На других копытных волки интенсивно охотятся лишь при условии недостаточной плотности населения оленей. Хищничество волка может составлять от 37 до 66% общей смертности популяции оленя (Vreeland et al., 2004; Jedrzejewski, 2009; Okarma, 2009).

Как правило, колебания численности популяций жертвы и хищника рассматриваются с позиции математической модели Лотки-Вольтерры (Одум, 1975). Однако в реальности эта модель не подтверждается в чистом виде (Гиляров, 1990). Между плотностью популяций волка и его основных жертв исследователи часто не находят зависимости (Eberhardt et al., 2003; Кожечкин и др., 2003; Корыгин, 2003; Vucetich et al., 2005). В ряде случаев это объясняется наличием плотностно-зависимого механизма влияния хищников на популяции (Ricca et al., 2002) и отдельные группировки жертв (Кожечкин, Кельберг, 2005). Найденная обратная связь между плотностью популяции оленя и долей смертности по вине волка в диапазоне плотности населения оленей от 30 до 60 особей/1000 га позволила Jedrzejewska et al. (2002) прийти к выводу об ограничении численности оленя волком, но не регуляции ее. Волк всё же может быть ведущим фактором, препятствующим росту популяции жертв, при ее крайне низкой численности (Hervieux et al., 2005; Owen-Smith et al. 2005). Отсутствие классической связи между движением численности оленя и волка было отмечено и на Западном Кавказе (Кудактин, 2009).

Недостаточная изученность отношений в системе «хищник—жертва» приводит к необоснованному и неуспешному управлению популяциями волка с целью увеличения численности копытных животных (Кудактин, 1982, 2009; Баркан, 2007; Мордосов, Кривошапкин, 2008). В популяциях волка существуют сложные механизмы, регулирующие их состояние в зависимости от кормовой базы, собственной плотности населения, воздействия условий среды обитания и антропогенных факторов. Даже самая активная локальная борьба с волком не гарантирует сохранность диких копытных и даже может оказаться благоприятной для нетерриториальных волков из соседних районов, что в дальнейшем принесет больше вреда, чем пользы (Allen, 1974; Mech, 1977; Кудактин и др., 1979; Кудактин, 1982; Суворов, Кириенко, 2008).

Исключительное влияние антропогенного беспокойства и прямого преследования на численность и структуру популяции благородного оленя, по сравнению с другими оленями, отмечают все исследователи

(Насимович, 1939; Александров, 1968; Лавов, 1973; Кудактин, 1978; Дуров, 1983; Соколов, Темботов, 1993; Простаков, 1996; Трепет, 2000, 2002; Козло, 2003; Нормирование..., 2008). Вклад нелегальной охоты в общую смертность европейских и американских популяций оленей чаще невелик (Schaller et al., 1996), ведущую роль здесь играет уменьшение площади подходящих местообитаний и связанное с ним антропогенное беспокойство (Gavin et al., 1984; DeYoung, 1989; Deelen et al., 1997; Ricca et al., 2002; Vreeland, 2002; White et al., 2004; Zeng et al., 2005; Okarma et al., 2009). К сожалению, в странах СНГ депрессивное состояние популяций или низкая продуктивность охотничьих ресурсов диких копытных напрямую связаны с нелегальной охотой (Корыгин, 2003; Кожечкин и др., 2003; Данилкин, 2005). Механизм действия последней может рассматриваться с позиции отношений «хищник—жертва» и предполагает плотностно-зависимый характер (Одум, 1975). Действительно, размеры браконьерства оленей в Англии, как отмечает Р. White с соавторами (2004), находятся в прямой пропорции от их плотности. Снижение численности популяции оленей на Западном Кавказе в период крупномасштабного браконьерства 1990-х гг. также отражает реализацию плотностно-зависимого механизма, спрогнозированного математически (Трепет, Ескина, 2007).

В Кавказском заповеднике в многоснежные зимы, когда в местах основных зимовок высота снежного покрова превышала 100 см, гибель оленей от бескормицы и хищников, как отмечают А.А. Насимович (1939) и В.Н. Александров (1968), была существенной, однако конкретные величины авторами не приводятся. Вместе с тем А.Н. Кудактин (1994) считает роль волка в многоснежные зимы компенсаторной для популяций копытных: в такие зимы размеры охотничьего участка волчьей семьи сокращаются, и жертвами становятся ослабленные от бескормицы животные. Увеличение численности волка наблюдалось лишь на следующий год после многоснежной зимы.

По данным исследований, хищничество — один из основных факторов, лимитирующих выживаемость молодняка оленей в Кавказском заповеднике: до 60% седелетков погибает по вине волка (Теплов, 1938; Александров, 1968; Дуров, 1983)¹. Даже в годы регуляции численности волка, когда их популяция сокращалась до 25–30 особей, доля участия волка в общей смертности оленя составляла не менее 30% (Александров, 1968). Тем не менее, по мнению А.Н. Кудактина (2009), волк не играет определяющей роли в динамике популяции оленя на территории заповедника. Пространственная организация популяции волка включает 11–12 постоянных семей, имеющих исторически сложившиеся границы охотничьих участков (Кудактин, 1978). Территориальное распределение семей приурочено к наиболее благоприятным для копытных животных районам, где их общая численность наибольшая. Размеры

¹ Медведь также может поедать новорожденных оленят, но оценить масштаб этого влияния сложно.

охотничьего участка волчьей семьи динамичны и могут варьировать от 10 до 50, реже до 100 км² (Кудактин, 1994). Часто его границы совпадают с границами территориальных группировок оленей (хр. Пшекиш, г. Ятыргварта, долины рек Умпыр, Местык, Цахвоа, Березовая, Ачипсе). Когда число оленей невелико, границы волчьей семьи объединяют две оленьи группировки (хр. Большая Чура — долина р. Шахе — хр. Хуко), или, наоборот, в пределах одной оленьей группировки могут пересекаться границы двух волчьих семей (хр. Джуга, хр. Пастбище Абаго — г. Тыбга). Часть периферийных районов заповедника (хр. Солонцовый, хр. Армянский, верховья М. Лабы, Уруштена, долина р. Закан) являются пограничными для постоянных волчьих семей, здесь часто наблюдаются нетерриториальные волки, размеры охотничьих участков которых непостоянны и в 2–3 раза превышают таковые для стабильной волчьей семьи (Кудактин, 1994).

Как показывают многолетние наблюдения (Кудактин, 1978, 1979), в сбалансированной системе на территории заповедника число оленей на 1 волка, с учетом 36% их участия в рационе хищника¹, в среднем составляет около 35 особей. Этот показатель может существенно отличаться для разных районов, так как в каждом из них существует определенная пищевая специализация волчьей семьи (Кудактин, 1978).

Постоянную угрозу для заповедника представляет браконьерство, имеющее социальную природу и до-

стигающее крупных масштабов в периоды экономических кризисов. В относительно благополучные 1960-е годы доля случаев гибели оленей от браконьеров в общей смертности популяции составляла 12%, для прилегающих к границе заповедника охотхозяйств — 40–50% (Александров, 1968). Такие данные отсутствуют для кризисных 1990-х годов, но за один только 1999 год общая численность популяции снизилась на 33%. В эти же годы беспрецедентное браконьерство, как указывают исследователи (Немцев, 1999; Бобырь, 1999; Вейнберг, Комаров, 2004; Трепет, 2006), стало главной причиной катастрофического уменьшения численности всех видов копытных на Западном Кавказе. Кроме прямого преследования животных, большое значение имеет повышенный уровень антропогенного беспокойства, который приводит к трудно обратимому территориальному перераспределению группировок и, как следствие, снижению их численности. Так, по материалам А.Н. Кудактина (1994), сокращение числа оленей в наиболее многочисленной группировке на хр. Джуга было вызвано антропогенным беспокойством, связанным с организацией и дальнейшим функционированием высокогорной метеостанции, а также необоснованной закладкой искусственных солонцов. Ее численность за один год уменьшилась на 36%, на следующий год, несмотря на многоснежную зиму, число оленей несколько увеличилось, но уже не приближалось к максимуму.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ²

Для оценки зависимости численности оленей от действия того или иного фактора нами использовались стандартные методы статистической обработки данных (Лакин, 1980; Microsoft Excel).

Влияние многоснежных зим на численность локальных группировок оленя (N_i) анализировалось через ошибку разности средних изменений численности (ΔN_i) в многоснежные и малоснежные годы, а также с помощью регрессионного анализа. За многоснежные годы были приняты те, для которых нормированное отклонение (t) суммы осадков холодного полугодия (ноябрь–апрель) существенно ($t > 0,5$) превышало среднее многолетнее значение (363 мм). Данные по осадкам в зимний период были взяты из ежегодных отчетов работы на территории заповедника метеостанций «Гузерипись» и «Джуга». При этом не учитывались два временных отрезка: период «искусственного» увеличения численности оленей до 1966 г., когда проводился целый ряд биотехнических мероприятий, и период неуклонного снижения в 1990-х гг. вследствие крупномасштабного браконьерства. Наблюдаемые различия в изменении численности группировок в много- и малоснежные годы оценивались с использованием t -критерия Стьюдента и непараметрического

z -критерия знаков. Для анализа механизма действия фактора зимы на динамику численности нами также использовались данные по плотности оленя в разных районах в пересчете на площадь доступных зимних пастбищ (Александров, 1968).

Связь между численностью и плотностью популяций волка и оленя оценивалась посредством корреляционного и регрессионного анализов. Данные по численности волков были взяты из ежегодных отчетов Летописи природы Кавказского заповедника. Анализировался также баланс между хищником и жертвой, показывающий, сколько оленей приходится на 1 волка (N_w).

Также использовался множественный регрессионный анализ связей между плотностью популяций оленя, волка и снежностью зимы (Statistica).

Для анализа влияния антропогенного фактора на динамику численности и пространственной структуры популяции оленя нами использовался один из основных социально-экономических индикаторов уровня жизни населения (A) — отношение размера среднемесячной пенсии к прожиточному минимуму в регионе. Этот показатель наиболее достоверно отражает социальную, политическую и экономическую нестабильность, что, в свою очередь, оказывает непо-

¹ Этот показатель может меняться в зависимости от численности важнейшего объекта в питании волка — кабана.

² Эти же методы использовались и при изучении влияния факторов среды на популяции серны и тура (см. ниже).

средственное влияние как на уровень браконьерства, так и на качество охраны территории заповедника. С помощью показателя **A** такой неочевидный параметр, как браконьерство, становится измеряемым. Для анализа были взяты официальные данные Госкомстата (www.gks.ru) за 1992–2007 гг. – период наибольшей социально-экономической нестабильности. Чем меньше значение **A**, тем больше нестабильность и, соответственно, следует ожидать большую степень

негативного влияния антропогенного фактора на динамику популяции оленя.

Для уменьшения учетных ошибок и роли субъективного фактора в наблюдениях во время учета животных мы предпочитали использовать усредненные данные как территориально, объединив по сходным динамическим тенденциям отдельные локальные группировки животных, так и в некоторых случаях по временным интервалам.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние многоснежных зим

Анализ корреляционных отношений плотности оленя в группировках и степени многоснежности зимы не обнаруживает достоверной связи между эти-

ми параметрами ($0.05 < R^2 < 0.11$). Существует разница между средними величинами изменений численности оленей в много- и малоснежные годы, однако она достоверна лишь для группировок оленей Южного района (табл. 7).

Таблица 7

Изменение численности оленя после много- и малоснежных лет

Район	Годы	Среднее значение ΔN_i	S_d	t-критерий Стьюдента ($t_s=2.07$)	z-критерий знаков ($z_{st}=8$)
Восточный	Многоснежные	-1.3 ± 6.6	7.6	0.5	5
	Малоснежные	2.3 ± 4.4			
Северный	Многоснежные	-1.3 ± 5.2	9.6	1.1	6
	Малоснежные	9.0 ± 7.1			
Южный	Многоснежные	-3.0 ± 4.5	9.5	1.5	8
	Малоснежные	11.5 ± 7.2			
Вся территория	Многоснежные	-2.4 ± 5.4	6.0	1.2	5
	Малоснежные	4.6 ± 3.4			

Примечание: ΔN_i – изменение средней численности оленя на участке, % в год; S_d – ошибка разности выборочных средних; t_s, z_{st} – критические значения критериев.

Разница результатов может объясняться отсроченным откликом популяционной плотности на климатический фактор (Saether, 1985; Forchhammer et al., 1998; Pettorelli et al., 2002, 2005). Действительно, рис. 26

иллюстрирует зависимость плотности группировок в разных районах заповедника от степени многоснежности зимы с опозданием на 1 год. Она статистически достоверна ($P < 0.05$ и $P < 0.01$) для Северного и Южного районов.

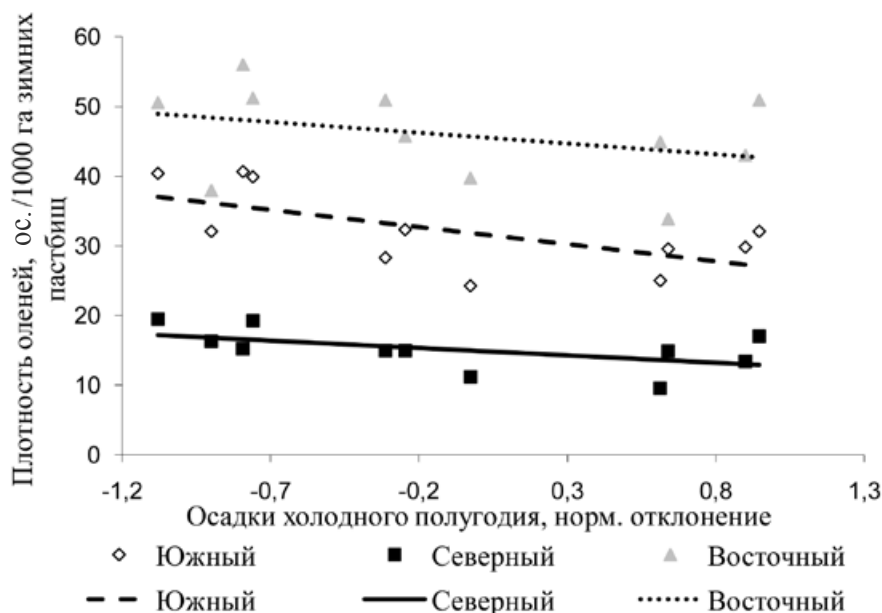


Рис. 26. Зависимость плотности оленя в $p+1$ году от многоснежности зимы в p году в период 1975–1986 гг.



Глубокий снег оленей в горах заповедника ничуть не пугает. Хребет Порт-Артур. Январь, 2003 г. Фото С. Трепета

Также мы попытались проверить плотностно-зависимый механизм влияния климатического фактора на динамику популяции оленя в заповеднике, предполагавшийся ранее (Голгофская, 1970; Александров, 1968; Кудактин, 1994; Трепет, Ескина, 2007). С помощью регрессионного анализа обнаружена обратная линейная связь между плотностью оленя до наступления многоснежной зимы и их плотностью после нее. Значения коэффициентов детерминации недостоверны, но достаточно высоки для того, чтобы можно было говорить о существующей тенденции. Из рис. 27 видно, что максимальная локальная плотность населения животных, после достижения которой происходит неизбежное снижение численности оленя, для Восточного района составляет 40–50 ос./1000 га зимних

пастбищ, Южного — около 20. Эти величины близки или превышают установленную допустимую среднюю емкость зимних пастбищ для оленей в обычные зимы (28 ос./1000 га: Александров, 1968), что может свидетельствовать об отсутствии механизмов саморегуляции в популяции оленя (Post, Forchhammer, 2001). По этим значениям можно сделать еще одно предположение: 2/3 зимней емкости пастбищ Северного района ограничивает действие другого фактора, возможно, повышенного антропогенного беспокойства. Имея равнозначную площадь зимних пастбищ с Восточным районом (36.7 тыс. га: Александров, 1968), Северный район по критической плотности оленя приближается к Южному, где площадь пастбищ зимой в 3 раза меньше (10.3 тыс. га).

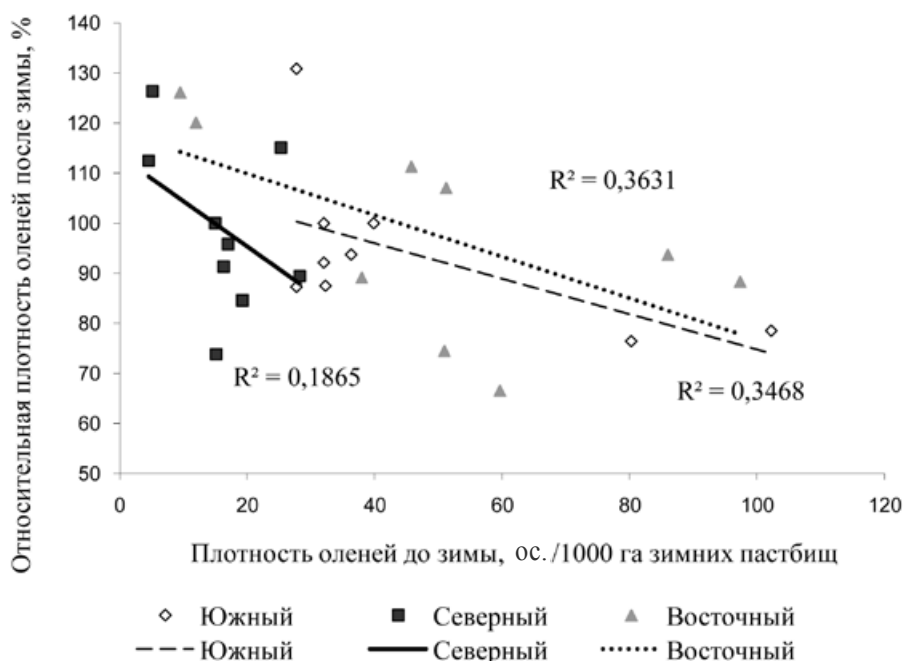


Рис. 27. Изменение плотности оленя после многоснежной зимы по районам в зависимости от их плотности до наступления зимы

Влияние хищничества волка

За весь анализируемый промежуток времени (1958–2008 гг.) существуют лишь данные по общей численности волка в заповеднике. Регрессионный анализ показывает линейную, статистически достоверную связь между численностью популяций оленя (N_o) и волка (N_w) на протяжении 1958–2008 гг. с опозданием отклика популяции волка с максимумом связи через 3 года ($N_w = 0.013N_o + 54.7$, $R^2 = 0.69$, $P < 0.001$). До 1965 г. численность волка в пределах заповедника регулировалась. Ежегодно изымалось 5–38 особей (до 50% от общего числа). Несмотря на это, их численность продолжала повышаться на фоне повышения численности оленя. Наибольшие значения коэффициента положительной корреляции найдены именно для этого периода (0.98, $P < 0.05$). Ни на одном из временных промежутков не получено отрицательной связи в отношениях волка и оленя.

Имеющиеся архивные материалы по волку позволяют проанализировать его отношения с отдельными локальными группировками оленя лишь за период 1980–2002 гг. Смещая временные ряды данных в ту или другую сторону ($n-1, 2, 3$ – плотность популяции волка бралась на 1, 2, 3 года позже; $n+1, 2, 3$ – с опозданием бралась, наоборот, плотность оленя; где n – год наблюдения), мы получили результаты, которые можно интерпретировать как следствие сопряженных колебаний численности хищника и жертвы согласно модели Лотки-Вольтерры (табл. 8). Величины коэффициентов корреляции относительно невысоки для установления достоверной связи, однако и объем выборки недостаточен, чтобы можно было говорить о ее достоверном отсутствии.

Статистически достоверна связь лишь для Южно-го района, где условия зимовки для оленя неблагоприятны, а благополучные откочевки в предгорья невозможны, и, следовательно, связь с хищником должна быть более тесная. Сопряженную динамику плотности оленя и волка по районам иллюстрирует и рис. 28.

Таблица 8

Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между плотностью популяции волка и плотностью оленя в разных районах

Район	n-3(8)	n-2(10)	n-1(10)	n(9)	n+1(8)	n+2(7)	n+3(6)
Восточный	0.38	-0.02	-0.09	0.14	-0.12	-0.72	-0.43
Северный	-0.66	0.50	0.46	0.56	0.16	-0.34	-0.44
Южный	0.90*	0.62*	0.58	0.71*	-0.09	0.09	-0.53
Вся территория	0.19	0.41	0.47	0.47	0.09	0.00	-0.74

Примечание: n – год наблюдения, в скобках – объем выборки, число лет наблюдения. * $P < 0.05$.

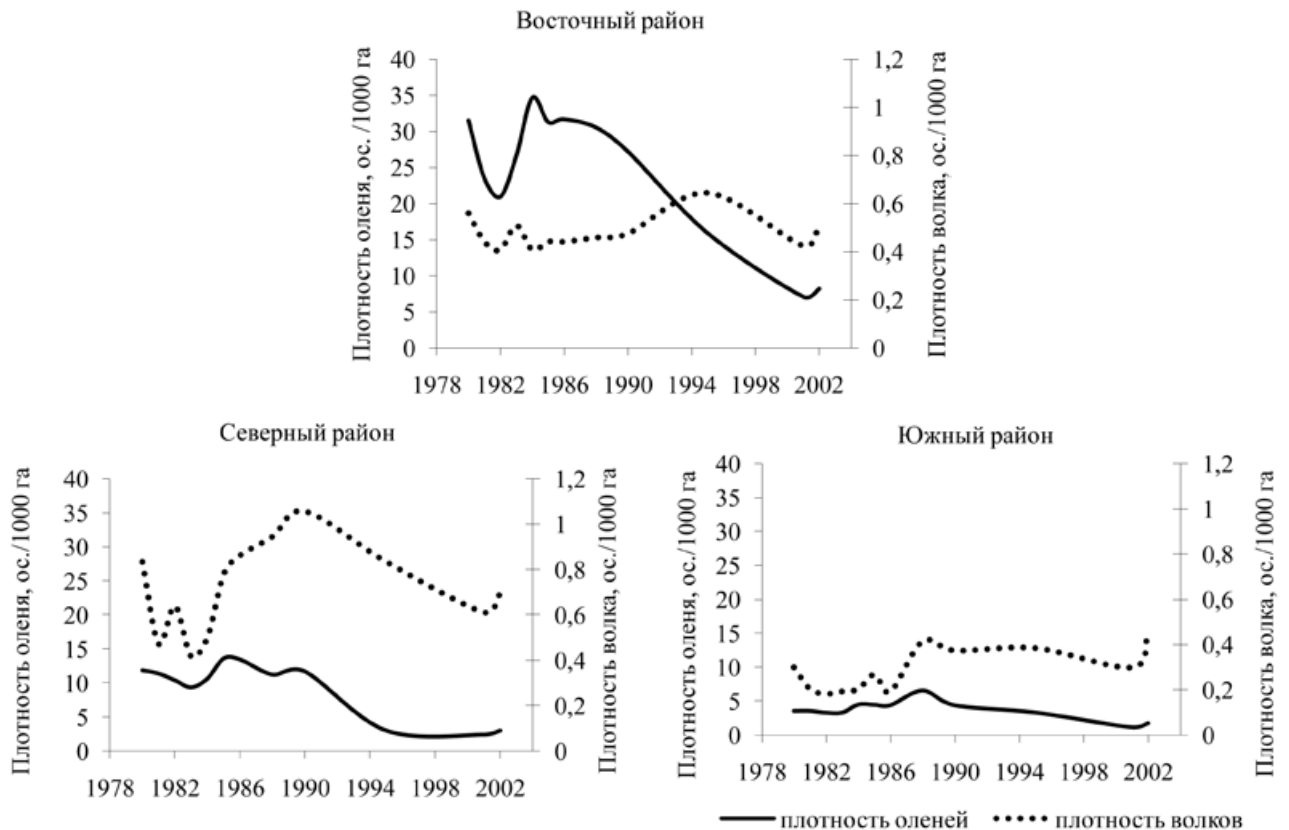


Рис. 28. Динамика плотности оленя и волка по районам



На открытых пространствах горных лугов волку справиться со взрослым оленем почти невозможно.
Гора Алоус. Июль 2010 г. Фото С. Тренета

Из него видно, что колебания численности разных группировок оленя и волка в анализируемый период времени не одинаковы. Если следовать модифицированной Розенцвейгом и Мак-Артуром (1963; по Гилярову, 1990) модели Лотки-Вольтерры, то в Восточном районе, вероятно, отражена фаза восходящей плотности оленя, после которой наступает снижение численности сначала оленя, затем волка. Такие колебания могут продолжаться с возрастающей амплитудой, когда хищник быстро увеличивает свою численность даже при низкой плотности жертв. В двух других районах плотность оленя нисходящая, колебания могут быть рассмотрены как затухающие. Последние соответствуют ситуации, когда хищник ощутимо воздействует на популяцию жертв (Гиляров, 1990).

Приняв во внимание, что на протяжении 50-летнего периода численность волка и оленя в заповеднике

коррелирует положительно (т.е. число волка определялось количеством оленя, а не наоборот), можно считать, что рис. 29 иллюстрирует зависимость рои хищника в популяционной динамике оленя от плотности последних. Из него видно, что при низкой плотности оленя плотность волка может оставаться высокой, а связь между параметрами обнаруживается лишь при плотности жертв 30–50 ос./1000 га, при дальнейшем увеличении численности оленя плотность волка не увеличивается. Это неплохо согласуется с найденной Jedrzejewski с соавторами (2002) обратной связью между плотностью оленя и смертностью «по вине» волка в диапазоне 30–60 ос./1000 га.

Интересна динамика среднего числа оленей, приходящихся на 1 волка (рис. 30). Оптимальная величина этого показателя – 35 особей (Кудактин, 1975). За последние 50 лет близкое к оптимуму значение наблюдается

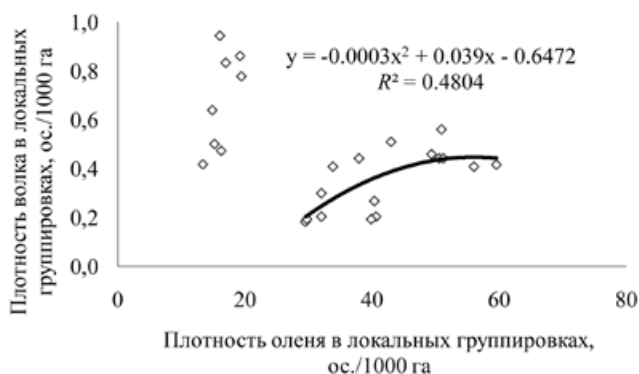


Рис. 29. Зависимость плотности оленя и волка в локальных группировках

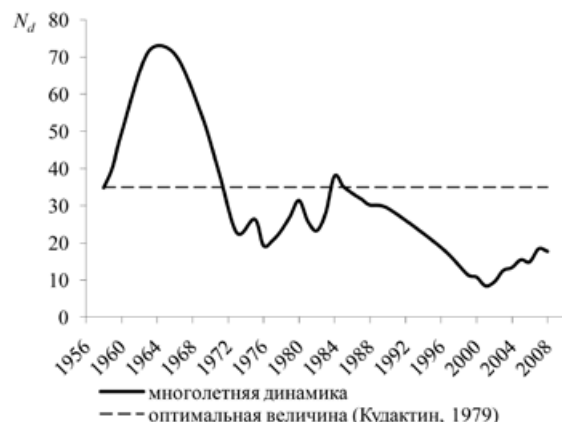


Рис. 30. Динамика среднего числа оленей, приходящихся на 1 волка

лишь в период относительной автономности природных систем заповедника — в 1980-е годы. В остальное время баланс соотношений «волк — олень» смещен в результате вмешательства в систему человека: в 1960-е — направленного на повышение численности копытных животных, в 1990-е — крупномасштабного браконьерства.

При подробном рассмотрении этого показателя применительно к локальным группировкам соотношение, близкое или выше оптимума, даже в 1980-е годы наблюдалось лишь в центральных районах заповедника (табл. 9). Это вдвое ограничивает площадь природных систем заповедника, о которых можно говорить, как о действительно равновесных.

Так как, безусловно, существует совокупное влияние факторов на популяцию оленя, мы провели многомерный анализ корреляционных связей между генеральными параметрами, по которым выборка данных оказалась достаточной: плотностью оленя, плотностью волка и снежностью зимы. Его результаты приведены в табл. 10 и в целом подтверждают выявленные выше закономерности. Так, плотность популяции волка и снежность зимы действительно в значительной степени определяют плотность оленя в локальных группировках Северного и Южного районов заповедника (R^2 0.83 и 0.59). Однако связь с плотностью популяции волка — положительная, следовательно, не числен-

Таблица 9

Соотношение «волк — олень» в 1980-е гг. в локальных группировках

Район	n	N _d	Район	n	N _d
г. Чугуш, хр. Иегош	0	12	Долина р. Синяя, г. Уруштен	6	35
г. М. и Б. Чура	0	13	хр. Хуко	7	38
Верховья М. Лабы, г. Аишха	1	14	г. Алоус, Хаджибей	7	38
хр. Сосняки, Солонцовый	0	17	хр. Аспидный, г. Джемарук	6	41
хр. Пастб. Абаго, г. Тыбга	0	18	Долина р. Умпырка	8	49
хр. Пшекиш	0	21	г. Цяхвоа, Юха	7	53
Долина р. Закан, Имеретинка	2	29	хр. Кочерга	8	54
Долина р. Шахе, Бзыч	3	32	г. Джуга	10	60
г. Трю, Ятыргварта	7	35			

Обозначения: n — число лет с соотношением между числом волков и оленей, близким к норме; N_d — среднее число оленя, приходящееся на 1 волка.

Таблица 10

Соотношение между плотностью оленя, плотностью волка и снежностью зимы

Районы	n	Факторы	Коэффициент корреляции		Beta	R ²
			r	R		
Южный	8	Плотность волка	0.78	0.91**	0.66	0.83
		Снежность зимы	-0.64		-0.49	
Северный	8	Плотность волка	0.65	0.77*	0.55	0.59
		Снежность зимы	-0.55		-0.41	
Восточный	8	Плотность волка	0.05	0.49	0.39	0.24
		Снежность зимы	-0.37		-0.59	

Примечание: n — объем выборки, число лет наблюдения; r — парный коэффициент корреляции (Пирсона); R — коэффициент множественной корреляции; R² — коэффициент множественной детерминации; Beta — стандартизированный коэффициент регрессии (standard regression coefficient). * P<0.1. **P<0.01.

ность оленя определяется волком, а, наоборот, число последних зависит от численности жертвы. Это подтверждает вывод, образно сформулированный С.А. Северцовым: «Там, где много дичи, будет много и хищников» (Северцов, 1941).

Влияние браконьерства

Связь между показателем антропогенного влияния и численностью оленя в период снижения численности популяции 1990-х гг. оказывается статистически достоверной для 12 группировок из 19 (табл. 11). Большая их часть занимает пограничные, легкодоступные районы (хр. Армянский, Трю-Ятыргварта, Пастбище Абаго, Хуко, М. Чура, Пшекиш), однако высокие значения коэффициента корреляции обнаруживают-

ся и для ряда центральных участков заповедника (долина р. Умпыр, хр. Кочерга, Алоус, Синяя, Аспидный, Джуга). Это может свидетельствовать о внутреннем характере браконьерства и, соответственно, его масштабности в период социально-экономической нестабильности. Группировки, где численность оленя не связана с уровнем браконьерства, расположены, в основном, в труднодоступных высокогорных районах с нехарактерными для оленя биотопами.

Кроме того, найденная логарифмическая связь между величиной коэффициента корреляции и плотностью оленя ($y = 0.2063\ln(x) + 0.1593$, $R^2 = 0.47$, $P < 0,001$) может характеризовать плотностно-зависимый механизм влияния браконьерства на популяцию оленя. При концентрации животных менее 10 ос./1000 га связи плотности оленя и уровня браконьерства не наблюдается.

Таблица 11

Связь между уровнем антропогенного влияния и численностью оленя

Район заповедника	r	Район заповедника	r
Хребет Армянский	0.95**	Долина р. Синяя, гора Уруштен	0.72*
Горы Трю, Ятыргварта	0.96**	Гора Джуга	0.68*
Хребет Пастбище Абаго, гора Тыбга	0.94**	Долина р. Шахе, Бзыч	0.62
Хребет Аспидный, гора Джемарук	0.93**	Горы Абаго, Атамажи	0.58
Долина р. Умпырка	0.92**	Хребты Сосняки, Солонцовый	0.46
Горы Алоус, Хаджибей	0.86**	Гора Чугуш, хребет Иегош	0.36
Хребет Кочерга	0.76*	Горы Цахвоа, Юха	0.28
Горы М. и Б. Чура	0.74*	Верховья М. Лабы, гора Аишха	0.21
Хребет Хуко	0.74*	Долина р. Закан, Имеретинка	0.05
Хребет Пшекиш	0.72*		

Примечание: r — коэффициент корреляции Пирсона. * $P < 0.05$. ** $P < 0.001$.

Таким образом, результаты анализа влияния основных природных лимитирующих факторов (многооснежные зимы и хищничество волка) свидетельствуют о высоком уровне приспособления оленя к их действию. Животные на основной части ареала адаптированы к зимам с высокой снежностью, а их численность способна находиться в динамическом равновесии с численностью волка при условии невмешательства в систему человека.

На действие многооснежной зимы в локальных группировках оленя обнаружен отсроченный отклик только для Южного района. Т. е., если и происходит снижение численности после таких зим, то преимущественно за счет снижения рождаемости в дальнейшем, а не увеличения смертности во время зимы.

Численность оленя на протяжении полувекового периода наблюдений никогда не определялась влиянием волка. Опыт регуляции его численности на территории заповедника подтверждает ее неэффективность, когда целью является ограничение лимитирующего влияния хищника на популяцию оленя.

На протяжении рассматриваемого периода динамика популяции оленя в значительной степени определялась влиянием браконьерства. Размеры этого влияния зависят от уровня социально-экономической стабильности в регионе. Особенно сильным негативное воздействие человека наблюдалось в 1990-е гг. Связь антропогенных факторов с динамикой локальных группировок не обнаружена в случаях с низкой плотностью оленя.



КАВКАЗСКАЯ СЕРНА

В самых глухих горах сернам живет вполне привольно и они беззаботно бродят по открытым, легко доступным даже для человека местам, пасутся с утра до вечера и нередко в течение целого дня остаются почти на одном месте.

Н.Я. Динник

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ КАВКАЗСКОЙ СЕРНЫ

«Самое проворное, ловкое, красивое и стройное животное европейских горных стран есть, бесспорно, серна; кроме этих качеств, она обладает еще необыкновенной силой, выносливостью и смелостью, которые более всего обнаруживаются в то время, когда ей приходится, спасаясь от опасных врагов, бросаться с отвесных скал и, цепляясь за самые незначительные выступы их, спускаться в страшные

пропасти, прыгать через них или взбираться на отвесные скалы», — вот как описывает серну Н.Я. Динник (1910), и, конечно, всякий, кто хоть раз встречался с этим удивительным животным, обладающим к тому же изрядным любопытством, согласится с известным исследователем Кавказских гор.

Серна во времена Динника являлась одним из самых многочисленных и широко распространенных

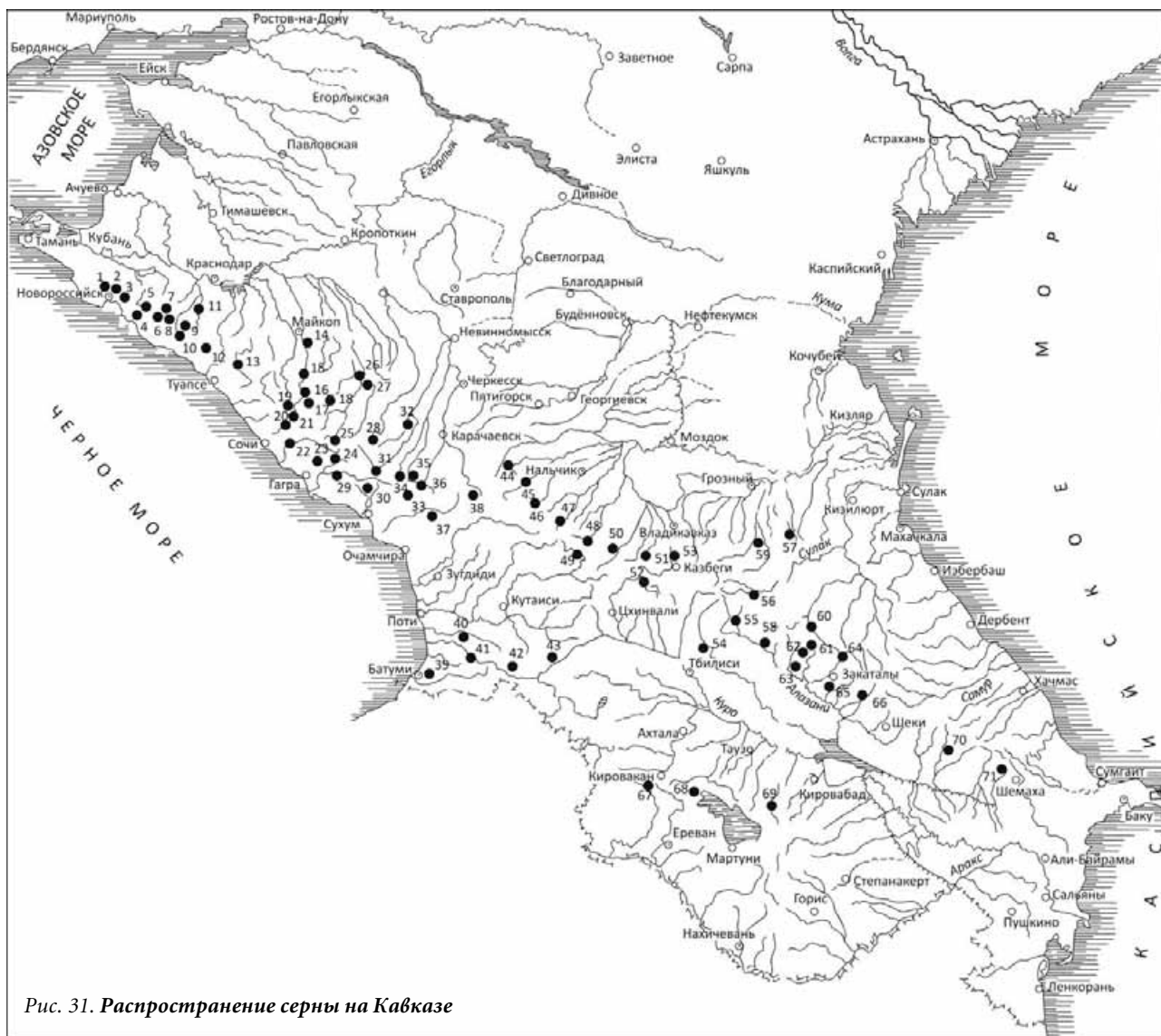


Рис. 31. Распространение серны на Кавказе

- | | | | |
|---------------------|----------------------------|--------------------------|-----------------------|
| 1. Гайдук. | 19. Гора Фишт. | 37. Кодорский хр. | 55. Ахметский з-к. |
| 2. Новороссийск. | 20. Верх. р. Белая. | 38. Верх. р. Кубань. | 56. Ахметский з-к. |
| 3. Кабардинка. | 21. Верх. р. Сочи. | 39. Батуми. | 57. Ведено. |
| 4. Адырбиевка. | 22. Окр. Адлера. | 40. Чохатаури. | 58. Кварельский р-н. |
| 5. Эриванская. | 23. Гагринский хр. | 41. Хуло. | 59. Советский р-н. |
| 6. Верх. р. Абин. | 24. Рицинский з-к. | 42. Абастумани. | 60. Тляртинский р-н. |
| 7. Верх. р. Убинка. | 25. Верх. р. М. Лаба. | 43. Боржомский з-к. | 61. Гутонский зак-к. |
| 8. Верх. р. Пшава. | 26. Псебай. | 44. Верх. р. Малка. | 62. Лагодехский з-к. |
| 9. Верх. р. Афипс. | 27. Соленое. | 45. Тырныауз. | 63. Лагодехи. |
| 10. Верх. р. Шебс. | 28. Верх. р. Уруп. | 46. Верх. р. Чегем. | 64. Закальский з-к. |
| 11. Крепостная. | 29. Бзыбский хр-т. | 47. Верх. р. Черек. | 65. Закаталы. |
| 12. Дефановка. | 30. Псху-Гумистинский з-к. | 48. Верх. р. Урух. | 66. Илусунский з-к. |
| 13. Перевал Гойтх. | 31. Верх. р. М. Зеленчук. | 49. Верх. р. Риони. | 67. Алагез. |
| 14. Окр. Майкопа. | 32. Гора Шисс. | 50. Верх. р. Ардон. | 68. Дилижан. |
| 15. Даховская. | 33. Абхазский хр. | 51. Сев.-Осетинский з-к. | 69. Верх. р. Шамхор. |
| 16. Гузерибль. | 34. Марухский пер. | 52. Лиахский з-к. | 70. Исмаиловский з-к. |
| 17. Гора Пшекиш. | 35. Теберда. | 53. Казбегский з-к. | 71. Пиркулинский з-к. |
| 18. Гора Бамбак. | 36. Тебердинский з-к. | 54. Ахметский р-н. | |



Типичные местообитания серны на Северо-Западном Кавказе. Окрестности горы Фишт. Гора Пишихашха. Июль 2009 г.

Фото С. Третьяка

копытных Кавказа. По некоторым оценкам, общая численность кавказской серны «была много больше 100 тыс. особей» (Данилкин, 2005), из которых половина обитала в горных районах Западного Кавказа: в верховьях Теберды, Зеленчука, Большой Лабы, Малой Лабы, Белой и их притоков (Дубень, 1985).

На рис. 31 показана схема, отражающая распространение серны на Кавказе в XX в. (Соколов, Темботов, 1993, с. 476–478).

Описывая ареал вида, Н.Я. Динник (1910) говорит о том, что серна «изредка попадалась» в лесных массивах северо-западной оконечности Главного Кавказского хребта от окрестностей Новороссийска (куда заходила, видимо, лишь зимой) до верховьев Пшады,

Шебса, Афипса. Начиная же от перевала Гойтх, «на восток по Главному хребту и его высоким отрогам серны встречаются везде в Кубанской области» (с. 229). Обычна была серна и на Центральном Кавказе, в бывшей Терской области: в верховьях Уруха, Чегема, Терека, Ардона, Малки. В Дагестане серна встречалась значительно реже, но также вдоль всей линии Главного хребта. В Закавказье кроме Сванетии и сопредельных с Дагестаном окрестностей Закатал и Лагодехи ареал серны в начале XX в. был представлен еще несколькими изолированными участками: серна встречалась в окрестностях озера Севан (Динник, 1910), на склонах вулкана Арагац (Гептнер и др., 1961), близ Батуми, Боржоми.



У Великих Князей на охоте серна тоже пользовалась популярностью, хотя и в меньшей степени, чем олень или тур. 1890-е гг.

Библиотека Кавказского государственного заповедника, фотоальбом «Охоты Кавказа»

Таким образом, серна на Кавказе была распространена довольно широко, хотя плотность ее локальных группировок в зависимости от наличия подходящих местообитаний в различных частях Кавказа сильно различалась.

Серна не совсем типичный обитатель высокогорий. Ее местообитания охватывают практически весь лесной пояс, однако ограничены здесь лесными участками с выходами скал. В высокогорье же встречается вплоть до линии вечных снегов, но также не всюду, а там, где имеются скальные обнажения и поблизости растут сплошные леса.

В сочетании с антропогенными факторами такая высокая избирательность мест обитания стала причиной постепенного сокращения ареала серны уже к середине и, особенно, в конце XX в. (см. рис. 32). Серна исчезла на севере Армянского нагорья, в Грузии и Азербайджане за исключением сопредельного с

Тляратинским районом Дагестана участка Главного хребта, перестала встречаться в лесах Геленджикского, Абинского районов Краснодарского края, в Абхазии, в северных предгорьях бассейна Кубани. Сильно фрагментирован участок ареала на Центральном Кавказе между истоками Кубани и Терека.

На рис. 32 показана схема современного распространения серны на Кавказе. Сохранились лишь две относительно крупные географические популяции серны: на северо-западе в верховьях рек Белой, Малой Лабь, Шахе, Сочи, Мзымты и в юго-восточной части в верховьях Джурмута и сопредельных районах Грузии и Азербайджана.

Численность первой популяции, занимающей Кавказский заповедник и Сочинский национальный парк – территории с режимом особой охраны, и прилегающие окрестности, достигает, возможно, 1500–2000 особей. При этом ни в Адыгее, ни в Крас-

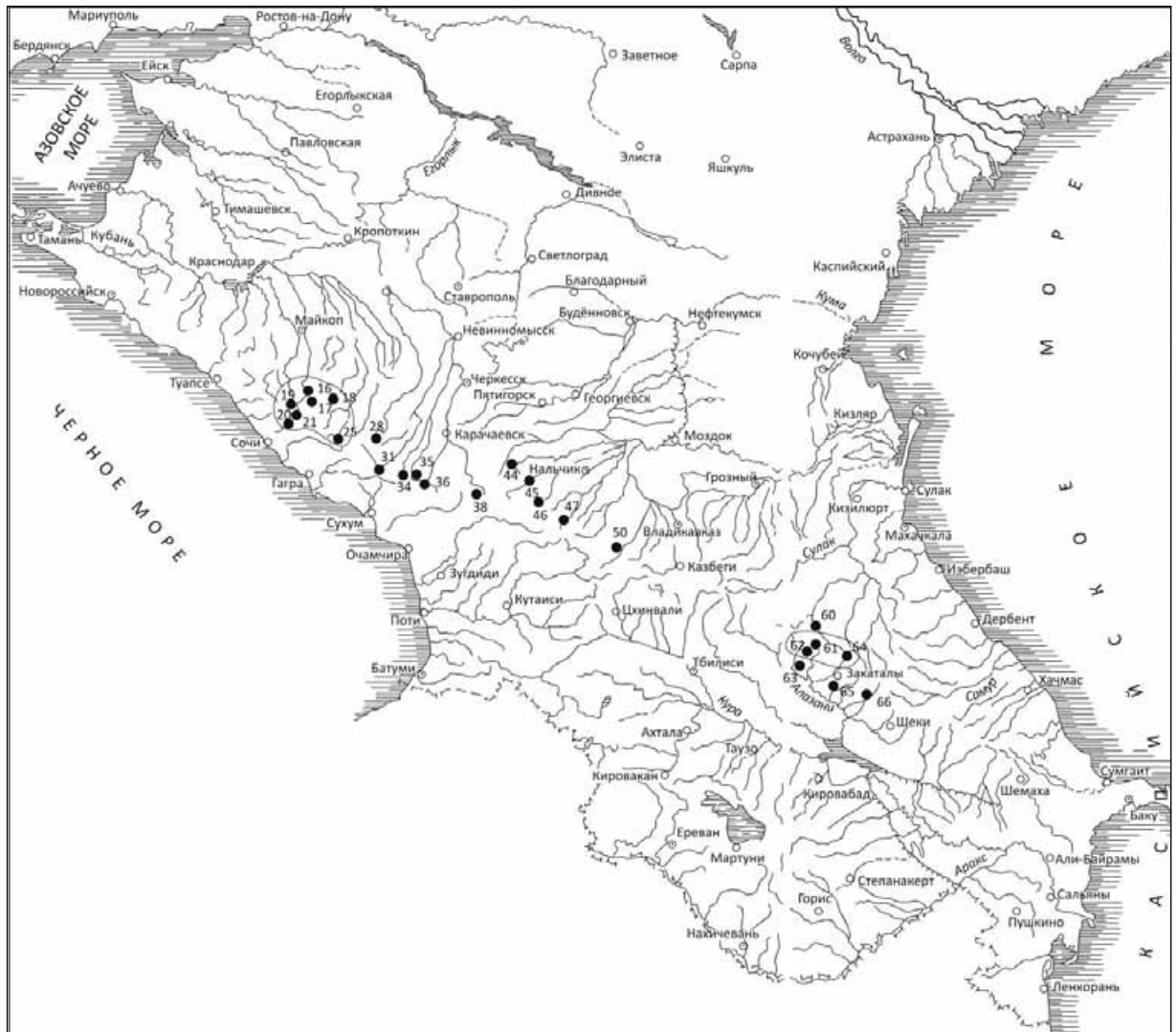


Рис. 32. Распространение серны на Кавказе в современный период

- 16. Гузерипль.
- 17. Гора Пшекиш.
- 18. Гора Бамбак.
- 19. Гора Фишт.
- 20. Верх. р. Белая.
- 21. Верх. р. Сочи.

- 28. Верх. р. Уруп.
- 30. Псху-Гумистинский з-к.
- 34. Марухский пер.
- 35. Теберда.
- 36. Тебердинский з-к.
- 38. Верх. р. Кубань.

- 44. Верх. р. Малка.
- 45. Тырныауз.
- 46. Верх. р. Чегем.
- 47. Верх. р. Черек.
- 50. Верх. р. Ардон.
- 60. Тляратинский р-н.

- 61. Гутонский зак-к.
- 62. Лагодехский з-к.
- 63. Лагодехи.
- 64. Закальский з-к.
- 65. Закаталы.
- 66. Илисунский з-к.



Летом в горах, спасаясь от жары и насекомых, серны держатся рядом со снежниками. Гора Алоус. Июль 2010 г. Фото С. Третьяка

нодарском крае серна за пределами этих федеральных ООПТ и их непосредственных окрестностей за редким исключением не встречается. Соответственно, данные ФГБУ «Центрохотконтроль» (<http://centrohotkontrol.ru/31.html>) о численности серны в охотугодах Адыгеи (800 особей) и Краснодарского края (300 особей) мы считаем ошибочными.

Численность второй популяции значительно меньше. По данным дагестанских ведомств (**Государственный доклад...**, 2012), здесь обитает 300–400 особей серны, согласно Красной книге Дагестана (2009) — около 200. Численность серны в Грузии и Азербайджане неизвестна. По нашей оценке, общая численность этой трансграничной популяции вряд ли превышает 500 особей.

Численность серны в Кабардино-Балкарии в настоящее время составляет 100–150 особей, две трети из них обитают по правобережью Баксанского ущелья, на территории национального парка «Приэльбрусье» (**Машуков, Якимов, 2011; Пхитиков, 2011**). Животные встречаются лишь небольшими группами в три-четыре особи в наиболее труднодоступных участках ущелья р. Баксан, а также его притоков — Юсенги, Адыр-су, Адыл-су и др.

По данным учреждения «Центрохотконтроль», численность серны в Северной Осетии превышает 700 особей. Однако в период учета серны в 2013 г. на территории Цейского федерального заказника учтено всего 43 особи серны, а на Боковом хребте в Северо-Осетинском государственном заповеднике — 25 (**сообщение П.И. Вейнберга**). Слишком завышенными мы считаем данные по численности серны и в Карачаево-Черкесии.

По сведениям той же службы, на территории республики обитает не менее 1500 особей серны. В Тебердинском же заповеднике в 2013 г. учтено около 200 особей. Для этого заповедника вообще наблюдается устойчивая тенденция снижения численности серны на протяжении последних десятилетий (**Данилкин, 2005**), особенно усугубившаяся в конце 1990-х гг., когда на этой федеральной ООПТ с режимом особой охраны осталось не более 100 особей серны. Что касается Чечни и Ингушетии, серна здесь встречается единично и может рассматриваться как экологически исчезнувший вид.

Таким образом, за последние 100 лет численность серны на Кавказе сократилась примерно в 20–25 раз и к началу XXI в. составляет, видимо, 3500–4000 особей, обитающих преимущественно на охраняемых природных территориях с самым высоким статусом. Ареал раздроблен на несколько полностью изолированных участков, отстоящих друг от друга на сотни километров, и напоминает разобщенный ареал балканского (*Rupicapra rupicapra balcanica*) или карпатского (*Rupicapra rupicapra carpatica*) подвидов серны (**Corlatti et al., 2011**). Среди различных географических популяций, распространенных в горных частях Европы, состояние популяции *Rupicapra rupicapra caucasica* можно оценить как наихудшее. При этом охраняемого статуса в России серна не имеет и входит в число охотничьих видов. Ежегодный официальный отстрел достигает 15 особей преимущественно на территории Осетии и Карачаево-Черкесии. В региональные Красные книги серна включена в Адыгее, Краснодарском крае и Дагестане.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ СЕРНЫ

Кавказскую серну принято считать обитателем высокогорий. Однако ее места обитания на Северо-Западном Кавказе простираются почти от уровня моря до 3000 м над ур. м. Типичные местообитания серны представляют собой скалистые склоны гор с участками леса. Наличие скальных обнажений с карнизами и нишами, используемыми серной как убежища от хищников или неблагоприятных погодных условий, следует считать основным специфичным биотопическим требованием вида. Ярко выраженных сезонных миграций у серны не наблюдается, меняется лишь степень встречаемости животных на разных высотах и экспозициях склонов. Летом серна держится на высотах от 1700 до 2500 м, в верхней полосе леса, субальпийской и альпийской зонах. При этом серны отнюдь не избегают общества других животных и спокойно пасутся или солонцуются вместе с зубрами, турами и оленями или в непосредственной близости от медведей. С конца октября большая часть серн начинает перемещаться в лесной пояс. Зимой они проводят в полосе темнохвойных лесов на

высотах 1000–1500 м, придерживаясь крутых южных склонов и осыпей, лучше прогреваемых солнцем. Масштабы осенне-зимних перемещений неодинаковы в разных районах и в разные годы и определяются, в основном, глубиной снежного покрова (Динник, 1910; Насимович, 1936, 1939, 1949, 1955; Жарков, 1959; Дубень, 1985; Ромашин, 2001; Данилкин, 2005).

Серне свойствен территориальный консерватизм. Участки обитания как отдельных половозрелых самцов, так и крупных смешанных стад остаются неизменными в течение многих лет. Животные не покидают свои привычные места обитания даже при интенсивном выпасе скота, присутствии людей или преследовании охотниками (Данилкин, 2005), изменяется при этом суточный ритм активности серн.

Популяция серны на Северо-Западном Кавказе включает 16 постоянных относительно изолированных друг от друга локальных группировок, учет численности которых проводится ежегодно по единой методике (Насимович, 1949; Котов, 1960) с конца 1940-х гг. (рис. 33).



*В конце лета и осенью серны объединяются в крупные скопления численностью 50–70 особей. Гора Грустная. Сентябрь 2007 г.
Фото С. Тренета*

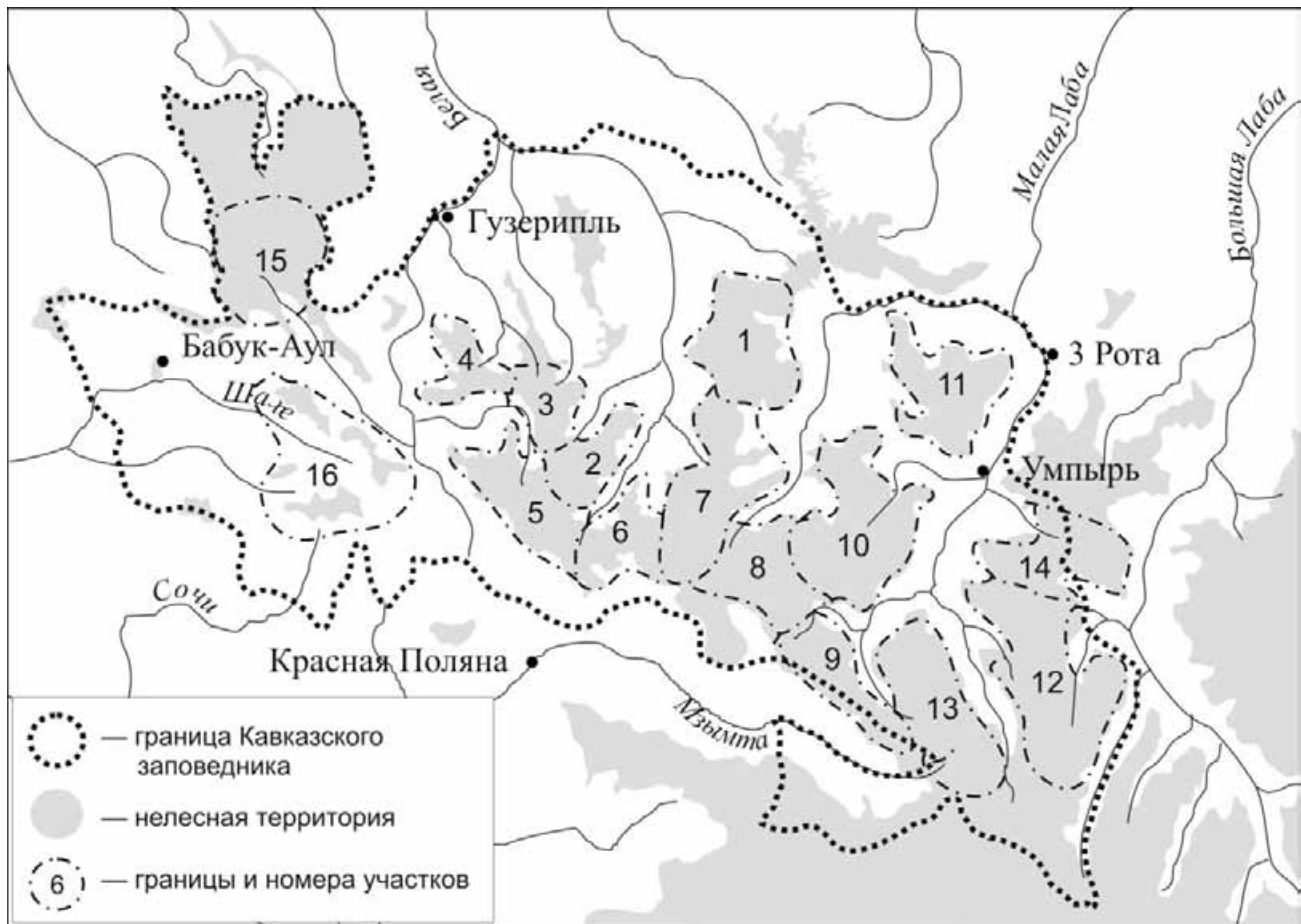


Рис. 33. Карта-схема границ локальных группировок серны в Кавказском заповеднике

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

Динамика численности популяции серны по учетным данным Летописей природы Кавказского заповедника показана на рис. 34.

Весь период наблюдений можно разделить на несколько отрезков:

1) 1948–1958 г. — происходит снижение численности популяции с 2760 особей главным образом из-за сокращения территории заповедника в 1951 г. Хозяйственное освоение и охота на отторгнутых территориях привели к тому, что, несмотря

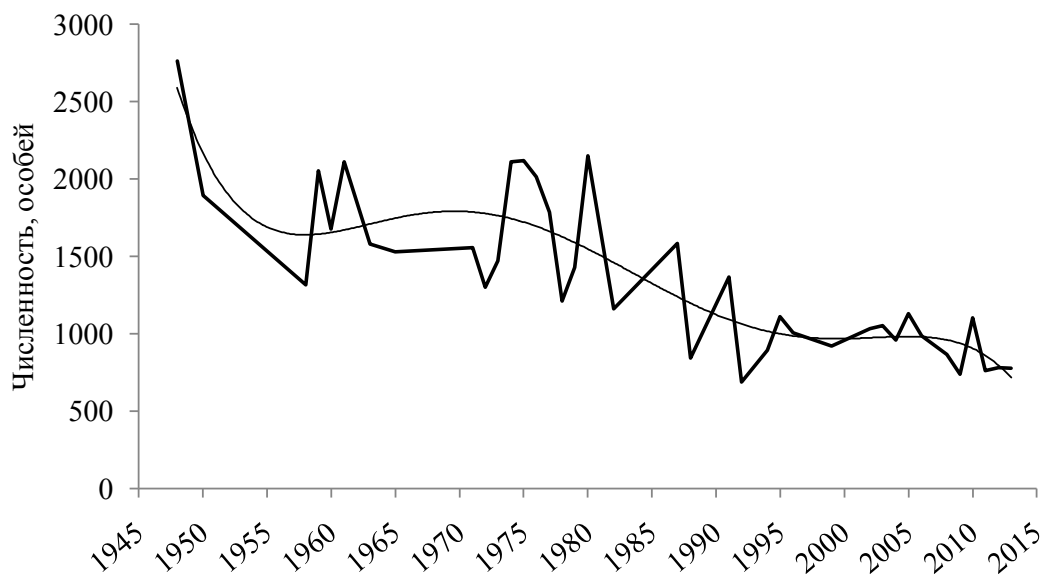


Рис. 34. Динамика численности популяции серны в Кавказском заповеднике в 1948–2013 гг.

на восстановление площади заповедника в 1956 г., численность серны была снижена на одну треть. В среднем по периоду численность популяции составляла 2000 особей.

2) 1959–1987 гг. – наблюдается динамичное равновесие популяции, численность варьирует в пределах 1200–2100 особей, составляя в среднем 1700 особей. Этот период можно рассматривать как эталонный для популяции серны: антропогенное влияние было минимальным, и популяция развивалась преимущественно

под влиянием природных факторов среды. Данные по плотности группировок серны в этот период приведены в табл. 12.

3) 1988–1999 гг. – в результате массового браконьерства происходит значительное сокращение численности популяции: с 1500 до 730 особей. В среднем по периоду численность серны составляла 1000 особей.

4) 2000–2013 гг. – наблюдается стабилизация численности в пределах 1000–1100 особей.

Таблица 12

**Оптимальная средняя плотность локальных группировок серны
(по данным периода 1959–1987 гг.)**

№ учетного участка	Район заповедника	Плотность, особей/1000 га	№ учетного участка	Район заповедника	Плотность, особей/1000 га
4	Массив Абаго-Атамажи	66	5	Гора Чугуш	17
10	Гора Алоус	46	3	Гора Тыбга	16
6	Гора Ассара	28	15	Массив Фишт – Оштен	14
11	Гора Ятыргварга	28	12	Гора Дамхурц	11
14	Гора Магишо	27	9	Массив Аишха	9
1	Гора Джуга	26	7	Гора Уруштен	9
2	Гора Джемарук	22	13	Гора Цахвоа	8
16	Горы Большая и Малая Чура	19	8	Массив Псеашха	5

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА

По среднемноголетним данным, локальные группировки серны на территории заповедника в основном немногочисленны, с плотностью менее 20 особей/1000 га. Отмечается всего 2 района с высокой плотностью и 5 – со средней плотностью серны (табл. 13, рис. 35). Заметим, что число серны на двух

самых многочисленных участках составляет четверть общей численности популяции.

Сходные тенденции многолетней динамики численности 16 группировок серны позволяют объединить их в 4 группы (рис. 36). Их основные характеристики представлены в табл. 14.

Таблица 13

**Параметры разных по численности группировок серны
(на основе данных 1959–1987 гг.)**

Группировки серны	Плотность, ос./1000 га	Число участков	Суммарная числ.	Доля от числ. популяции, %	Доля сеголетков, %
Многочисленные	> 45	2	428	25	16
Среднечисленные	20–45	5	632	37	17
Малочисленные	< 20	9	637	38	15

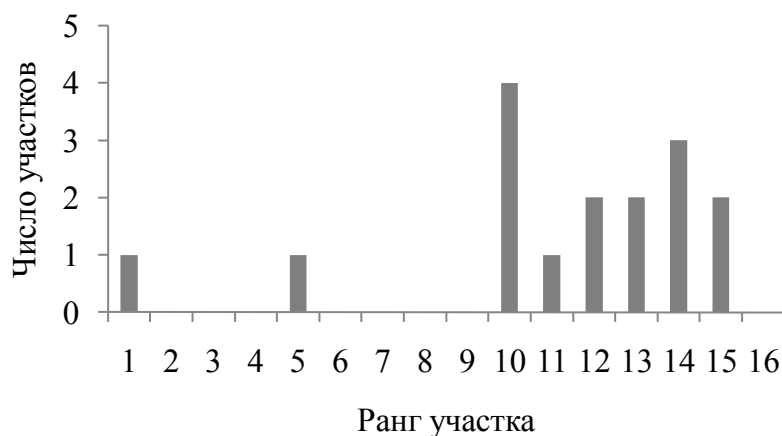


Рис. 35 Ранговое распределение группировок серны (на основе данных 1959–1987 гг.)

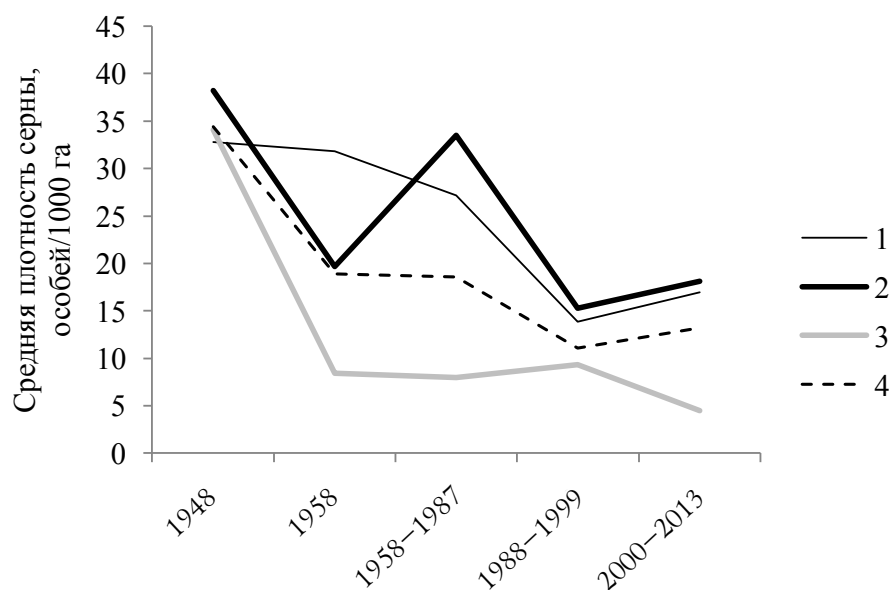


Рис. 36. Динамика средней плотности четырех групп локальных группировок серны

Таблица 14

Характеристика групп локальных группировок серны

№ группы	Локальные группировки	Общая площадь, тыс. га	Доля от общего ареала, %	Средняя численность, особей		Средняя плотность, особей/1000 га	
				1959–1987 гг.	за весь период	1959–1987 гг.	за весь период
1	Джуга, Чугуш, Алоус, Чура	21.6	24	609 (36%)	511	27	23
2	Абаго, Ассара, Магишо, Фишт – Оштген	20.9	24	565 (33%)	415	34	26
3	Псеашха, Аишха, Дамхурц, Цахвоа	29.5	33	234 (14%)	239	8	8
4	Джемарук, Тыбга, Уруштген, Ятыргварта	16.6	19	288 (17%)	250	19	16



Весной серну часто можно встретить в лесных массивах в окрестностях солонцов. Орлиный хребет. Апрель 2014 г. Фото С. Третьяка

1 и 2 группы объединяют районы с наиболее благоприятными условиями обитания для серны, с высокой плотностью животных (23–34 особей/1000 га). Отличаются они тем, что участки второй группы в 1951–1956 гг. частично выводились из состава заповедника, поэтому численность серны здесь в 1958 г. была заметно снижена.

3 и 4 группы характеризуются низкой емкостью среды и невысокой плотностью серны (8–19 осо-

бей/1000 га). 3 группа объединяет районы Главного Кавказского хребта, где природные условия наиболее суровы для серны: здесь происходит накопление большого количества снега, часты сходы лавин, недостаточная площадь пастбищ (Котов, 1968). Для 4 группы емкость снижена, по-видимому, в результате действия антропогенных факторов, т.к. участки этой группы расположены в районах повышенного антропогенного беспокойства.

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА

Многолетние данные учета серны в заповеднике позволяют анализировать не только общую численность популяции, но и число сеголетков. Из рис. 37

видно, что в целом при высокой плотности популяции доля сеголетков снижается и, наоборот, увеличивается при низких значениях плотности животных.

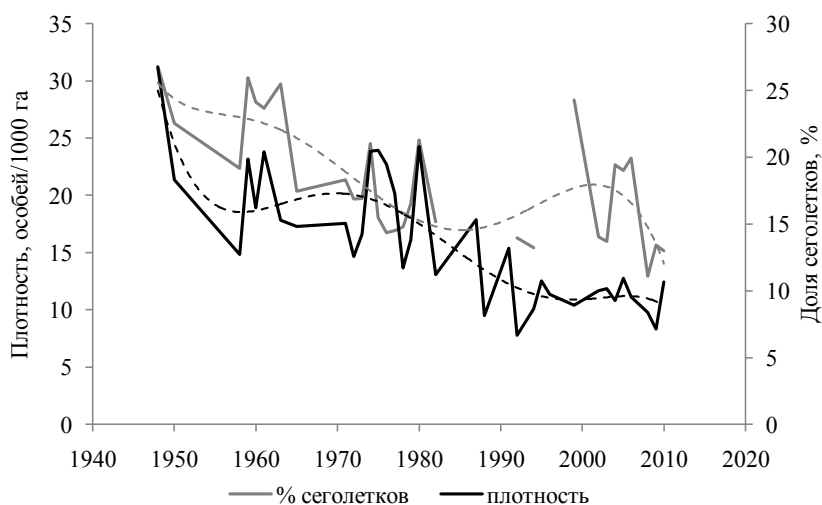


Рис. 37. Динамика средней плотности популяции серны и доли сеголетков в заповеднике



*Различить самцов и самок серны довольно трудно. Этот взрослый самец – редкое исключение.
Аспидный хребет. Сентябрь 2007 г. Фото С. Тренета*

Обнаружена связь между плотностью серны и долей сеголетков в локальных группировках для периодов относительного антропогенного покоя популяции (рис. 38): достоверная положительная при плотности 3,3–17,4 особей/1000 га (для 1959–1987 гг.: $R^2 = 0.44$; $p < 0.05$; $y = 0.472x + 10.32$; для 2000–2010 гг.: $R^2 = 0.6$; $p < 0.001$; $y = 0.472x + 10.32$) и достоверная отрицательная в диапазоне плотности 14.4–65.5 особей/1000 га (для 1959–1987 гг.:

$R^2 = 0.7$; $p < 0.05$; $y = -0.129x + 22.93$). Самая высокая доля сеголетков в локальных группировках серны в заповеднике отмечается при средней плотности 15–25 особей/1000 га. Это может говорить о том, что при достижении такой плотности на популяцию начинают действовать ограничивающие факторы среды, в ответ на действие которых вначале снижается рождаемость, а затем и плотность животных.

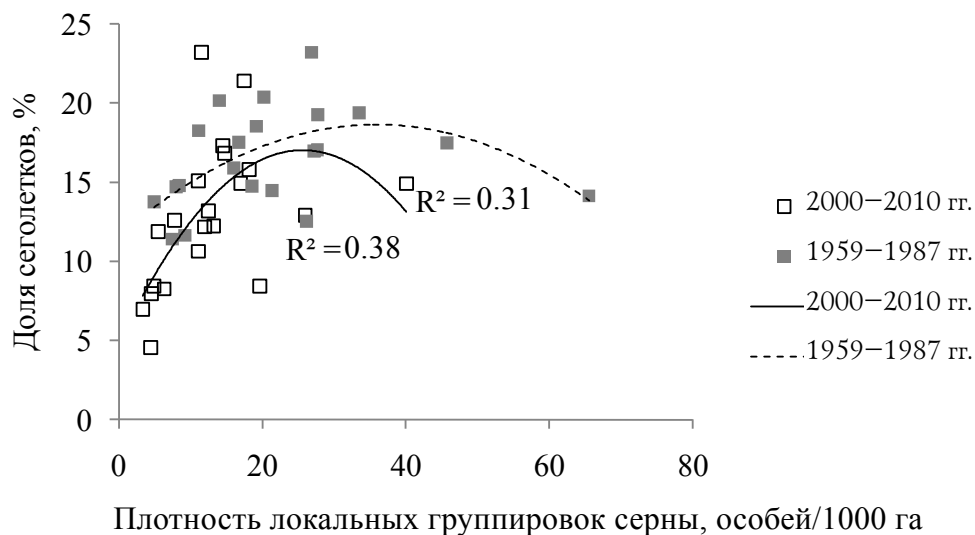


Рис. 38. Зависимость между плотностью серны и долей сеголетков в локальных группировках в периоды относительного антропогенного покоя популяции: 1959–1987 гг. и 2000–2010 гг.



Группа самок с молодыми и годовалыми козлятами. Гора Алоус. Июль 2010 г. Фото С. Третьяка

Сопряженность тенденций изменения плотности популяции серны и доли сеголетков прослеживается на протяжении всего периода наблюдений у всех вы-

деленных групп локальных группировок серны (рис. 39). Исключение составляет лишь период изменения площади заповедника (1948–1958 гг.) для 2 группы.

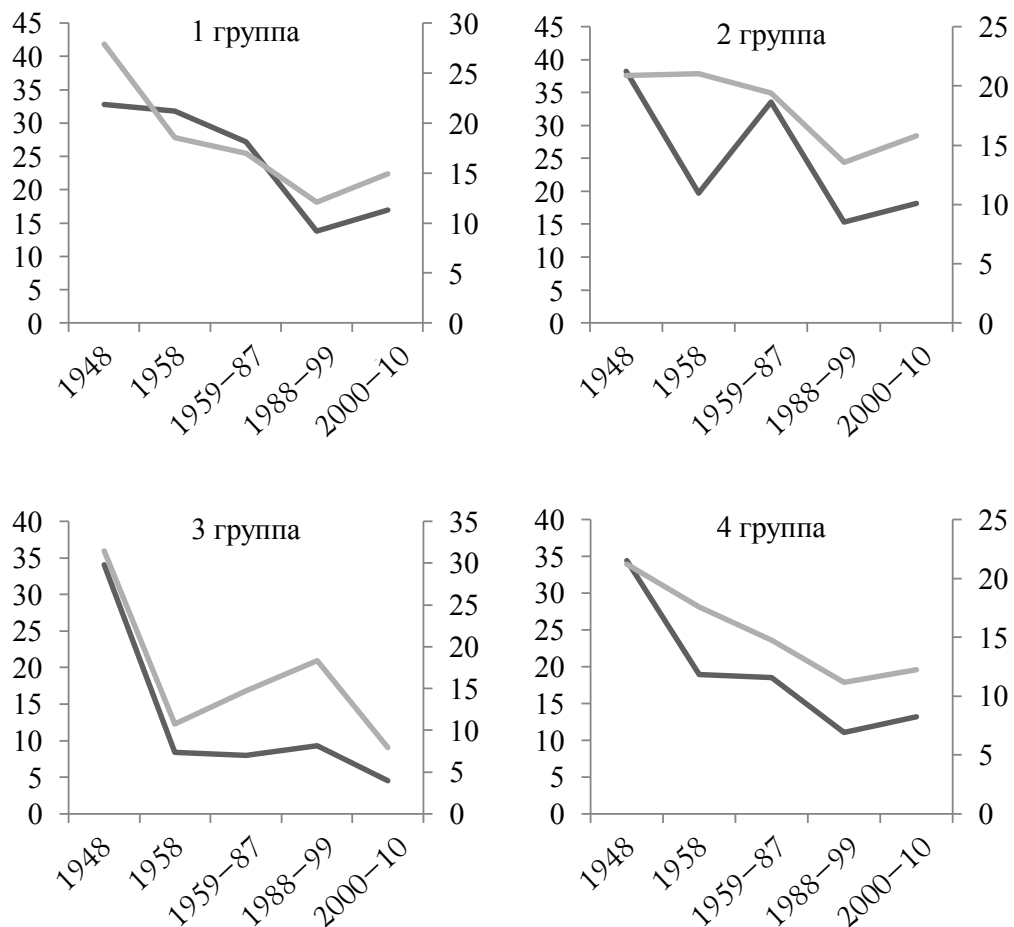


Рис. 39. Динамика плотности серны (черная кривая, ось Y1, ос./1000 га) и доли сеголетков (серая кривая, ось Y2, %) в выделенных группах

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИИ СЕРНЫ

ОБЗОР ФАКТОРОВ

Исследователи различных географических популяций серн единодушно отмечают негативное влияние на животных многоснежных зим (Ромашин, 2001; Gonzalez, Crampe, 2001; Jonas T. et al., 2008; Rughetti M. et al., 2011). На это указывал и Н.Я. Динник (1896, 1910) – один из первых исследователей кавказских серн. Холодные температуры, затруднения в передвижении и добывании корма, лавины – лишь некоторые из многих потенциальных угроз серне в зимний период. Сложная мозаичная структура местообитаний в горах в обычные по условиям снежности зимы позволяет серне держаться в местах, где снега нет или почти нет: на скалах и южных склонах. В многоснежье такие участки могут надолго исчезнуть, и тогда, как показали исследования Gonzalez и Crampe (2001) в Пиренеях и Rughetti с соавторами (2011) в Итальянских и Французских Альпах, смертность в группировках серны возрастает в 3–5 раз во всех половых и возрастных группах. Jonas с соавторами (2008) на примере альпийской популяции серны показали, что даже в обычные по условиям снежности зимы смертность животных неизбежно возрастает к концу зимы, когда накапливается наибольшая толщина снега.

Как отмечают исследователи (Gazzola et al., 2005; Кудактин, 1977, 1978, 1982), роль серны в питании волка незначительна, по сравнению, например, с оленем. На Западном Кавказе, по данным А.Н. Кудактина (1982), серна в рационе волка занимает около 3%. В середине XX в. серна наравне с туром (*Capra caucasica*) являлась основным объектом охоты рыси (*Lynx lynx*) (Котов, 1958), и, возможно, рысь играла существенную роль в динамике этих видов. Однако

сокращение численности этого хищника к концу XX в. (Кудактин, 1983) и особенно в начале XXI в. (Особо охраняемые..., 2009) привело к тому, что рысь, по-видимому, вообще не может оказывать влияния на свои жертвы.

Роль серны в питании волка может существенно возрастать в районах, где она многочисленна, по сравнению с другими объектами охоты волков (Pouille et al., 1997). Но даже в этом случае волки отдают предпочтение добыче, на которую легче охотиться, а не той, которая более многочисленна. Pouille с соавторами (1997), проводившие исследования в Национальном парке Меркантур (Франция), показали, что, несмотря на то, что численность серны в 10 раз выше, чем численность муфлона (*Ovis gmelini*), роль последнего в питании волка в 2 раза выше в среднем по всем сезонам.

Негативное влияние человека на серну в различных частях ареала на Кавказе отмечал Динник (1910). За последние десятилетия процесс исчезновения серны значительно усилился, он связан как с прямым уничтожением животных, так и с разрушением их местообитаний (Соколов, Темботов, 1993; Данилкин, 2005). Расширение рубок леса, прокладка дорог, умеренное использование высокогорных лугов под выпас скота, развитие туризма и курортного строительства способствовали исчезновению серны во многих районах Кавказа. Однако главной причиной сокращения ареала и численности серн, в том числе на особо охраняемых природных территориях, стало браконьерство. На Западном Кавказе доля этого фактора в общей смертности серны в конце XX в. достигала 36% (Ромашин, 2001).

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние многоснежных зим

Найдена достоверная положительная связь ($R^2 = 0.23$, $p < 0.05$, $y = 5.33x + 18.73$) между уровнем снежности зимы и плотностью популяции серны спустя год после зимы при $-1.1 < t < 0.5$ (рис. 40 А) и отрицательная недостоверная связь, возможно, из-за малого объема выборки, при $0.5 < t < 3.2$ (рис. 40 Б). Таким образом, можно говорить о негативном влиянии на популяцию серны зимы, которая по уровню снежности отклоняется от среднепогодной. Снижение численности серны через год свидетельствует о

замедленной реакции популяции на неблагоприятные условия. Влияние таких зим на выживаемость животных, в первую очередь молодняка, подтверждает связь между уровнем снежности и долей сеголетков в популяции через год (рис. 40 В, Г) ($R^2 = 0.38$; $p < 0.01$; $y = 5.86x + 19.91$ в малоснежные зимы).

Самая высокая рождаемость серны (20–25% сеголетков) отмечена после зим, климатические условия которых близки к среднепогодным. Сходные данные по влиянию снежности на размножение копытных получены при анализе динамики численности благородного оленя, в том числе в Кавказском за-

поведнике (Saether, 1985; Forchhammer et al., 1998; Pettorelli et al., 2002, 2005; Трепет, Ескина, 2011). Исследователи выявили положительную реакцию популяции оленей на малоснежные зимы (Jedrzejewska et al., 1997; Post, Stenseth, 1998).

Рассмотрим корреляционные отношения между уровнем снежности и плотностью популяции серны и между уровнем снежности и долей сеголетков в разных частях ареала серны (табл. 15). Наиболее высокие значения коэффициентов корреляции между этими параметрами получены для центральных районов заповедника с высокой плотностью популяции серны (группа 1), которые меньше всего испытывают беспокойство со стороны человека. Здесь же отмечено снижение доли сеголетков через год после многоснежных зим, что подтверждает негативное влияние неблагоприятных условий зимовки на выживаемость животных, в первую очередь, самок и молодняка. Снижение численности серны в районах с низкой

емкостью среды (группы 3 и 4) в малоснежные зимы может быть связано с наличием пастбищ большей площади, лучшими условиями для миграций животных и усилением влияния хищничества и браконьерства.

Отсутствие влияния многоснежных зим на численность локальных группировок серны в районах с низкой плотностью (группы 3 и 4) можно объяснить плотностно-зависимым механизмом действия климатического фактора. Для этого определяли связь между плотностью популяции серны до наступления многоснежной зимы и после нее (Трепет, Ескина, 2011). Рис. 41 А иллюстрирует тенденцию снижения плотности серн после такой зимы в трех группах. Для центральных районов заповедника с высокой плотностью локальных группировок серны (группа 1) эта связь статистически достоверна ($R^2 = 0.6, p < 0.05, y = -3.368x + 202.8$). Высокое, но недостоверное значение коэффициента корреляции ($R^2 = 0.43$) меж-

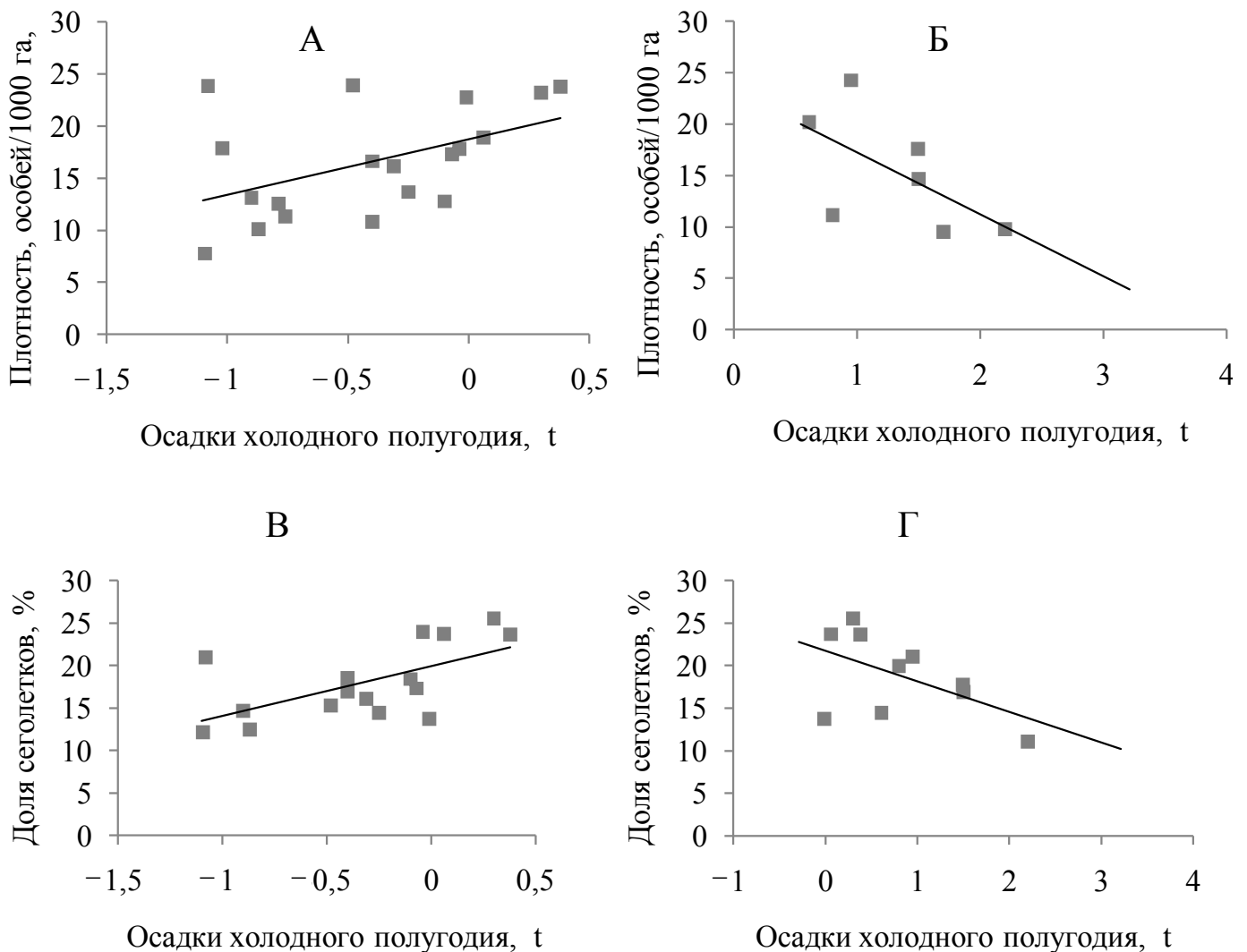


Рис. 40. Связь между плотностью популяции серны (А и Б), долей сеголетков (В и Г) и уровнем снежности в заповеднике через год после малоснежных ($-1.1 < t < 0.5$) и многоснежных ($0.5 < t < 3.2$) зим

Таблица 15

**Связь между снежностью зимы и плотностью локальных группировок серны
и между снежностью зимы и долей сеголетков серны**

Группа	Локальные группировки	Многоснежные зимы		Малоснежные зимы	
		плотность, ос./1000 га	доля сеголетков	плотность, ос./1000 га	доля сеголетков
1	Джуга, Чугуш, Алоус, Чура	-0.78*	-0.36	0.43*	0.31
2	Абаго, Ассара, Магишо, Оштен	-0.08	-0.36	0.01	0.55**
3	Псеашха, Аишха, Дамхурц, Цахвоа	0.54	-0.15	0.49*	0.06
4	Джемарук, Тыбга, Уруштен, Ятыргварга	-0.27	0.01	0.38	0.50*

Примечание. Приведены значения коэффициентов корреляции Пирсона; уровень достоверности:
** – <0.01; * – <0.05.

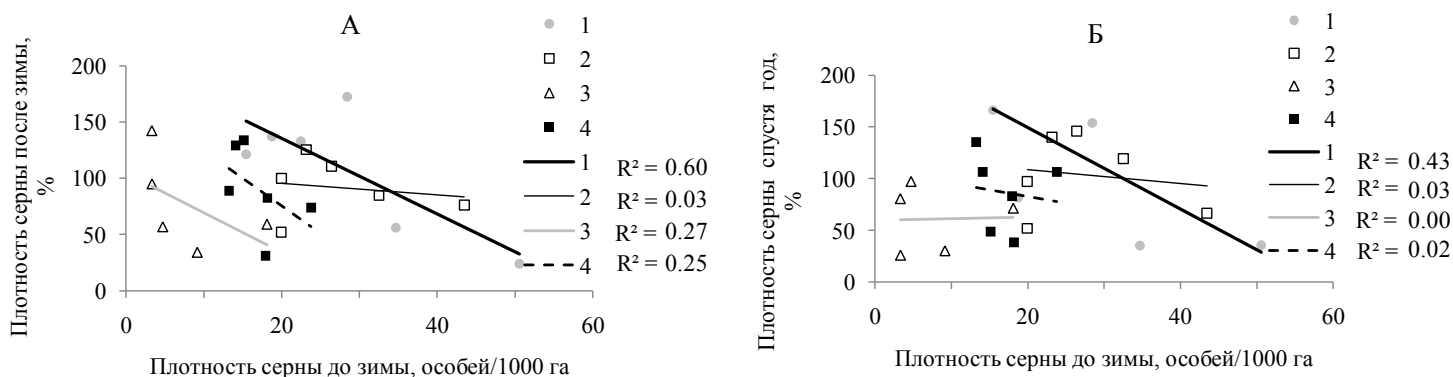


Серна в зимнем лесу. Январь 2013 г. Фото С. Тренета

ду исследуемыми параметрами сохраняется для этой группы и через год (рис. 41 Б). При плотности 35–50 ос./1000 га в этих районах после многоснежной зимы численность серны снижается на 60–80%. Районы обитания локальных группировок 3-ей группы, расположенные на Главном Кавказском хребте, многоснежны даже в обычные зимы и имеют небольшую площадь доступных пастбищ. Связь ($R^2 = 0.27$), хоть и недостоверная, здесь обнаруживается даже при минимальных значениях плотности локальных группировок (рис. 41 А): при плотности выше 5 ос./1000 га концентрация животных после многоснежной зимы может снизиться на 20–60%. Для районов 4-ой группы, где природные условия среды в целом благопри-

ятны для зимовки серны и сравнимы с условиями 1-ой группы, плотность локальных группировок серны снижается, если до многоснежной зимы она была 15–20 ос./1000 га. Вероятно, действие зимы усиливает какой-то другой фактор, который определяет доступность зимних пастбищ, возможно, повышенное беспокойство или браконьерство.

Таким образом, в различных районах заповедника плотность локальных группировок серны, при которой многоснежная зима оказывает негативное воздействие на численность животных, оказывается неодинаковой: в районах 1-ой группы – 25–30 ос./1000 га, 2-ой – 45–50 ос./1000 га, 3-ой – 5–10 ос./1000 га, 4-ой – 15–20 ос./1000 га.



На горных лугах зимой серну можно встретить не часто. Гора Ятыргварта. Апрель 2014 г. Фото С. Тренета

Влияние хищничества волка

Выявлена линейная, статистически достоверная связь между плотностью популяции серны и численностью волка в заповеднике в течение 1948–2008 гг. как с опозданием отклика популяции волка на изменение численности популяции серны, так и, наоборот, с опозданием отклика популяции серны на изменение численности популяции волка с максимумом связи через 2 года (табл. 16). Эта связь свидетельствует о том, что волк не влияет на динамику численности популяции серны. Отрицательная связь, статистически достоверная в год наблюдений, установлена между числом волка и долей сеголетков серны (табл. 17). Связь между этими параметрами достоверна для районов 2-ой группы локальных группировок серны, расположенных по периферии заповедника. Это может быть связано с повышенной здесь концентрацией нетерриториальных волков, а также так называемых антропогенных особей волка (Кудактин, 1994), привлекаемых домашним скотом. Для

большой части территории заповедника снижение доли сеголетков серны на градиенте роста численности волков не наблюдается.

Для 3-ей группы локальных группировок серны с низкими емкостью среды и численностью серны получены отрицательные достоверные коэффициенты корреляции между числом волка и плотностью серны (табл. 16). Именно в ситуации с низкой численностью жертв Розенцвейг и Мак-Артур (по: Гиляров, 1990) прогнозируют заметное воздействие хищника на популяцию жертвы. В 4-ой группе локальных группировок серны связь между численностью волка и плотностью серны, а также между численностью волка и долей сеголетков серны отсутствует. Вероятно, динамику численности серны здесь определяет антропогенный фактор.

По-видимому, волк не оказывает заметного негативного влияния на популяцию серны в заповеднике. Рис. 42 показывает, что плотность популяции волка (P_w) способна увеличиваться вслед за возрастанием плотности серны (P_r), но лишь до уровня 15–20 ос./1000 га ($P_w = 0.076P_r + 0.076$, $R^2 = 0.65$, $p < 0.05$).

Таблица 16

Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между числом волка и плотностью серны

Район	n-3	n-2	n-1	n	n+1	n+2	n+3
1	0.20	0.12	0.33**	0.29	0.44**	0.44**	0.55*
2	0.43**	0.64*	0.50*	0.33	0.49*	0.49*	0.29
3	-0.31	-0.12	-0.43**	-0.28	-0.44**	-0.21	-0.34
4	-0.09	0.11	-0.09	-0.15	-0.08	-0.05	0.04
Вся территория	0.22	0.45*	0.35**	0.30	0.36**	0.44*	0.38**

n-1, -2, -3 – численность волка бралась на 1, 2, 3 года позже; n+1, +2, +3 – с опозданием бралась, наоборот, плотность серны; уровни значимости: * – < 0.01 ; ** – 0.05.

Таблица 17

Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между числом волков и долей сеголетков серн

Район	n-3(34)	n-2	n-1	n	n+1	n+2	n+3
1	0.19	-0.22	-0.08	-0.20	0.02	-0.16	-0.05
2	-0.14	-0.39**	-0.41*	-0.50*	-0.19	-0.09	0.02
3	-0.13	-0.11	-0.09	-0.13	-0.17	-0.15	-0.25
4	-0.03	0.24	-0.02	-0.10	-0.04	-0.14	-0.21
Вся территория	-0.10	-0.11	-0.30	-0.33**	-0.18	-0.24	-0.12

n-1, -2, -3 – численность волка бралась на 1, 2, 3 года позже; n+1, +2, +3 – с опозданием бралась, наоборот, плотность серны; уровни значимости: * – < 0.01 ; ** – 0.05.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что емкость территории заповедника для волка определяется не столько численностью его жертв, сколько площадью заповедника и пространственными требованиями этого территориального хищника, и указывают на ограниченную роль этого хищника в динамике популяций копытных животных. Снижение доли сеголетков в популяции серны после достижения ее плотности 15–25 ос./1000 га (рис. 42) дает возможность предположить, что на популяцию серны воздействуют другие факторы, не связанные с хищничеством волка, например, многоснежная зима на участках с высокой численностью серны.

Влияние браконьерства

На большей части ареала связь между показателем антропогенного влияния (A) и численностью серны в период снижения численности популяции в 1990-х гг. не выявлена (табл. 18). Отсутствует зависимость уровня браконьерства от плотности локальных группировок серны, которая была выявлена для популяции благородного оленя (Трепет, Ескина, 2011). По-видимому, серна в меньшей степени, по сравнению с оленем, страдает от браконьеров, являясь ме-

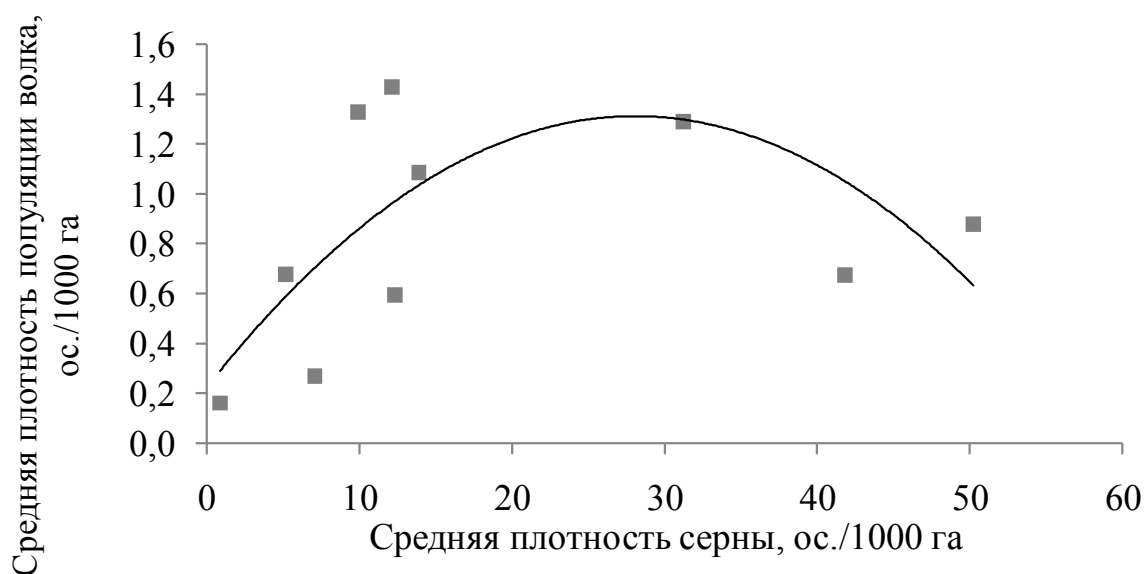


Рис. 42. Зависимость плотности серны и волка в локальных группировках

Таблица 18

Связь между уровнем антропогенного влияния и численностью серны в отдельных локальных группировках

Район	r	Район	r
Псеашхо	0.75*	Магишо	-0.30
Чугуш	0.64	Ятыргварта	-0.44
Аишха		Уруштен	-0.46
Дамхурц	0.27	Фишт	-0.49
Ассара	-0.11	Абаго	-0.51
Алоус	-0.13	Чура	-0.57
Цахвоа	-0.25	Джемарук	-0.61*
Тыбга	-0.25	Джуга	-0.76*

r – коэффициент корреляции Пирсона;

* – уровень достоверности < 0.05 .

нее ценным объектом для охоты и обитая в трудно-доступных районах.

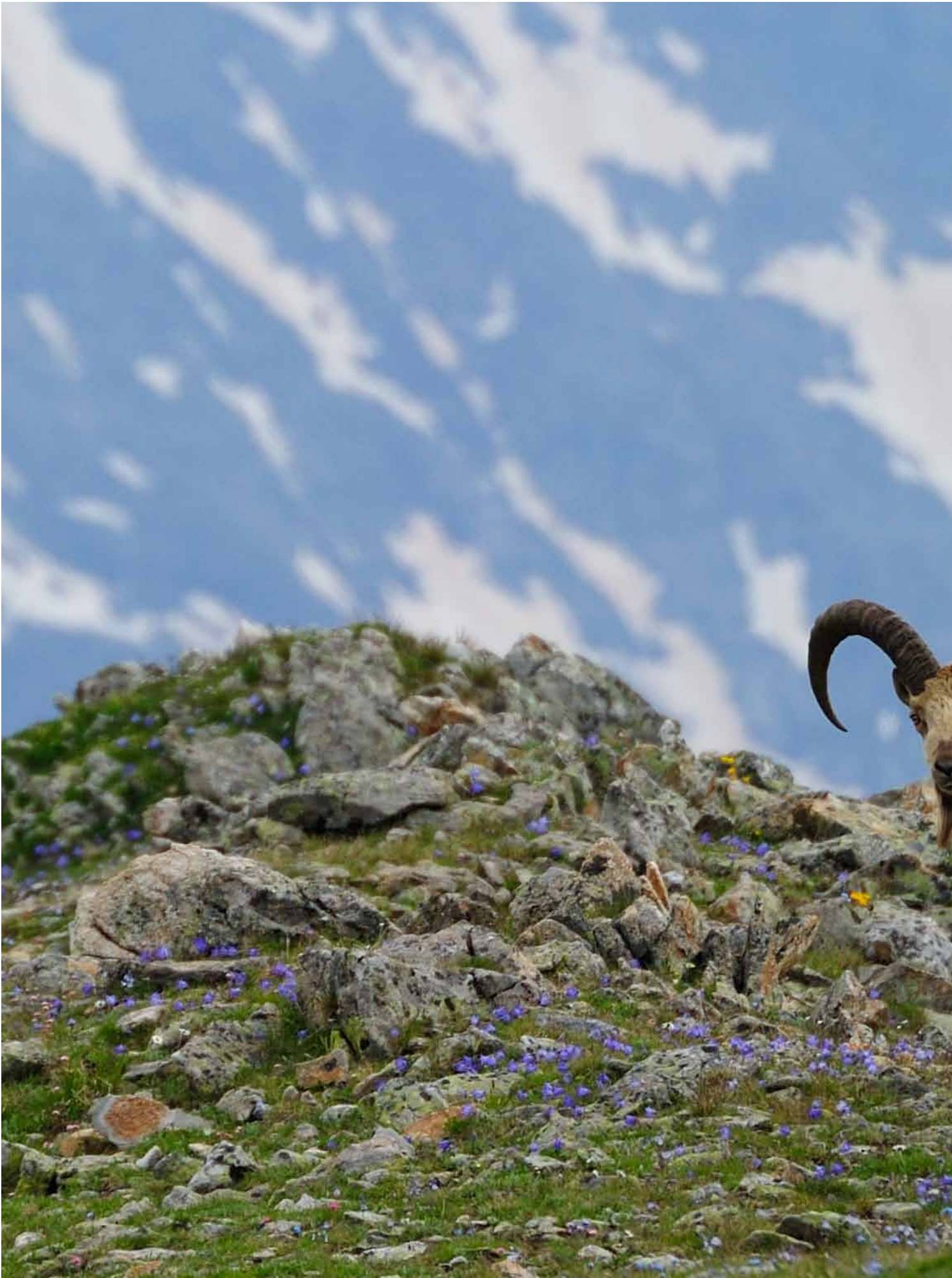
Высокие положительные значения коэффициента корреляции между показателем антропогенного влияния (А) и численностью серны получены для трех локальных группировок в южной части заповедника, куда проложены автомобильные дороги. В то же время высокая отрицательная связь обнаружена для пяти локальных группировок, расположенных в

центре заповедника. Некоторые из них смежны с вышеуказанными тремя локальными группировками серны. Вероятна откочевка животных из районов, наиболее беспокоимых человеком, в центральную часть заповедника. Возможно, именно поэтому существенного снижения общей численности популяции серны в 1990-е гг., в отличие от популяций зубра и оленя (Трепет, 2008, 2008 а), в заповеднике не произошло.

Таким образом, выявлено негативное влияние на популяцию серны зимы, которая по уровню снежности отклоняется от среднемноголетней. Численность популяции серны снижается через год после многоснежной зимы. Влияние таких зим на выживаемость животных в дальнейшем, в первую очередь молодняка, подтверждает найденная связь между уровнем снежности и долей сеголетков в популяции на следующий год. Повышенная смертность животных в многоснежные зимы наблюдается только в том случае, если их плотность превышает оптимальную. В благоприятных для зимовки районах численность снижалась на 60–80% при плотности популяции серны выше 35 ос./1000 га. Для участков с низкой емкостью среды концентрация животных снижалась на 20–60% при плотности выше 5 ос./1000 га.

Хищничество волка не оказывает негативного влияния на популяцию серны в заповеднике. Число волков увеличивается вслед за повышением плотности популяции серны до 15–20 ос./1000 га. Это говорит о том, что емкость территории заповедника для волка определяется преимущественно площадью заповедника, и, соответственно, его роль в динамике популяций копытных животных ограничена.

Динамика популяции серны в заповеднике мало определяется и деятельностью человека. Когда негативное влияние антропогенных факторов увеличивается на тех или иных участках, серны, по-видимому, откочевывают в районы заповедника, пока еще труднодоступные для человека. Возможно, именно поэтому снижение численности популяции серны в 1990-е гг. произошло лишь на 50%, а не на 80–90%, как в случае с оленем и зубром.



ЗАПАДНОКАВКАЗСКИЙ ТУР

Не следует думать, что туры живут на самых высоких горах, среди недоступных для человека голых скал и угрюмых утесов или вблизи обрывистых глетчеров и вечных снегов. Если же это и наблюдается нередко, то причиной тому является только человек, неотступно преследующий туров.

Н.Я. Динник



СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ТУРА НА КАВКАЗЕ

Представители рода *Capra*, западнокавказский (*Capra caucasica* Guldenstaedt et Pallas, 1783) и восточнокавказский (*Capra cylindricornis* Blyth, 1841) козлы¹, или туры, распространены вдоль оси Большого Кавказа от г. Абаго на северо-западе до г. Бабадаг на юго-востоке и являются типичными представителями высокогорных экосистем; это одни из самых многочисленных копытных Кавказа. На рис. 43 показана схема, отражающая распространение тура на Кавказе в XX в. (Соколов, Темботов, 1993, с. 304–305).

По сравнению с другими копытными, ареал кавказских туров за последние 100 лет сократился в наименьшей степени. Это связано, безусловно, с труднодоступностью их основных местообитаний для человека. С конца XIX в. на протяжении десятков лет единственными истребителями туров были

пастухи, которые, как писал Динник (1910, с. 188), «пасут своих баранов на высоких альпийских лугах и отправляются туда с винтовкой в руках, чтобы иметь возможность ежедневно охотиться за турами, сернами или оленями, добывать себе доровое мясо и сохранять за летние месяцы лишний десяток своих баранов или коз». Однако Динник отнюдь не заблуждался относительно опасности такой вот никем и ничем не контролируемой охоты: «Пастухи и подобные им нимвроды бьют туров во всякое время года, не щадя ни молодых, ни самок, ходящих с маленькими козлятами или тельных. Нельзя не пожалеть, что все четыре вида туров, свойственные только Кавказу², могут через несколько десятков лет совершенно исчезнуть с лица земли» (с. 194).



Из этих фотографий видно, что форма рогов у западнокавказского (слева, Кавказский заповедник, хребет Ассара) и восточнокавказского (справа, Кабардино-Балкарский заповедник, Безенги) туров отличается. Фото С. Тренета

¹ Несмотря на длительную историю изучения (более 200 лет), продолжается дискуссия относительно таксономии и некоторых особенностей экологии этих видов (Соколов, Темботов, 1993; Данилкин, 2005).

² Такие были представления о систематике туров Кавказа в начале XX в.

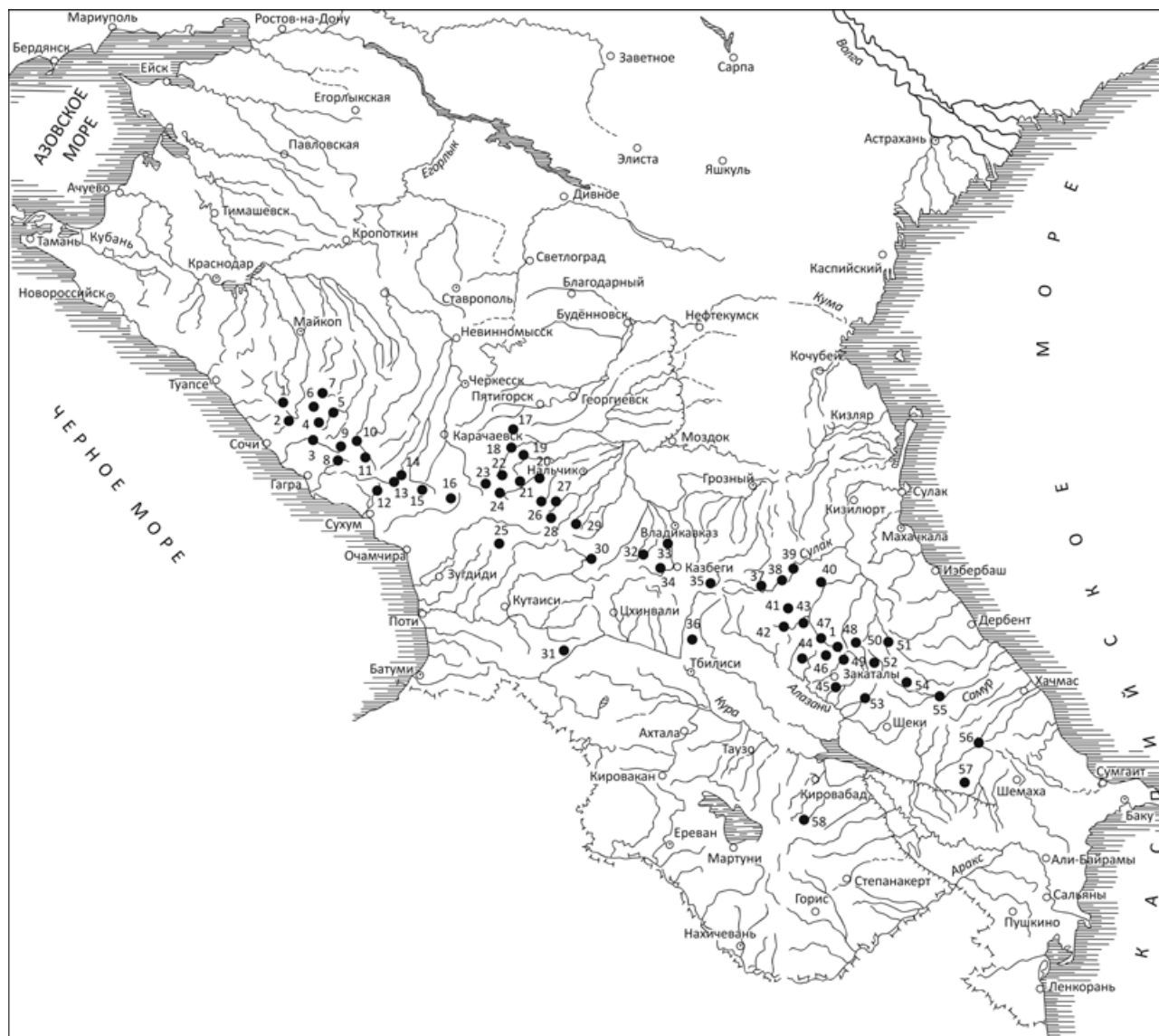


Рис. 43. Распространение тура на Кавказе

- | | | | |
|----------------------------|--------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|
| 1. Гора Фишт. | 16. Верх. р. Кодори. | 31. Боржомский з-к. | 46. Лагодехский з-к. |
| 2. Гора Чугуш. | 17. Кисловодск. | 32. Сев.-Осетинский з-к. | 47. Гутонский заказник. |
| 3. Красная Поляна. | 18. Хасаут. | 33. Гора Казбек. | 48. Камилух. |
| 4. Дудугуш. | 19. Гора Кинжал. | 34. Казбежский з-к. | 49. Закаतालский з-к. |
| 5. Большой Бамбак. | 20. Тырныауз. | 35. Верх. р. Аргун. | 50. Верх. р. Каракойсу. |
| 6. Блокгауз. | 21. Ущелье Кыргык. | 36. Ахметский р-н. | 51. Верх. р. Казикумухское Койсу. |
| 7. Хр. Корьго. | 22. Верх. р. Малка. | 37. Ахметский з-к. | 52. Верх. р. Самур. |
| 8. Рицинский з-к. | 23. Гора Эльбрус. | 38. Агвали. | 53. Илисунский з-к. |
| 9. Верх. р. Мзымта. | 24. Верх. р. Баксан. | 39. Ботлихский р-н. | 54. Рутульский р-н. |
| 10. Хр. Магшио. | 25. Верх. р. Цхенис-цхали. | 40. Советский р-н. | 55. Ахтинский р-н. |
| 11. Верх. р. Б. Лаба. | 26. Верх. р. Чегем. | 41. Верх. р. Андийское Койсу. | 56. Гора Бабадаг. |
| 12. Псху-Гумистинский з-к. | 27. Безенги. | 42. Верх. р. Аварское Койсу. | 57. Исмаилинский р-н. |
| 13. Верх. р. Бзыбь. | 28. Берхняя Балкария. | 43. Тляратинский р-н. | 58. Гейгельский з-к. |
| 14. Гора Марух. | 29. Верх. р. Черек-Балкарский. | 44. Лагодехи. | |
| 15. Верх. р. Теберда. | 30. Верх. р. Риони. | 45. Закаतालский округ. | |

«Любители охотники, — продолжает натуралист, — охотятся за турами редко, так как для этого требуется много свободного времени, специальное оружие, умение и привычка лазать по горам, выносливость, крепкое здоровье и немалые материальные затраты. Такие охотники-спортсмены едва ли убивают средним числом на всем Кавказе десятков или десятка полтора туров в год». Современ-

ная лицензионная охота на туров, хотя и распространена по всему российскому Кавказу, кроме Адыгеи, где тур находится в Красной книге, по тем же причинам немногочисленна. Несмотря на огромную армию охотников-любителей, официальная добыча этого вида не превышает 150–200 особей в год, что составляет от половины до двух третей заявляемого охотничьего лимита. Однако браконьерская охота,



*Не всякий участник княжеских охот мог похвастаться таким трофеем. 1890-е гг.
Библиотека Кавказского государственного заповедника, фотоальбом «Охоты Кавказа»*

конечно, с лихвой восполняет столь невысокий уровень официальной добычи тура. Оценить масштабы нелегального отстрела трудно, по разным оценкам, он достигает от нескольких сотен до нескольких тысяч особей в год (Данилкин, 2005).

Возвращаясь к распространению тура на Кавказе, следует указать на несколько неточностей в схеме Темботова и некоторые современные изменения ареала (рис. 43, выделены курсивом). Во-первых, обитание тура на горе Фишт (Оштен, Пшехо-Су) не подтверждено ни в историческое время (по литературным данным), ни в современный период. Во-вторых, нахождение тура сомнительно в Боржомском (31, рис. 43) и Гейгельском (58) заповедниках, обозначенных со ссылкой на популярную книгу В.Е. Соколова и Е.Е. Сыроечковского «Заповедники Кавказа» (1990). Современные изменения незначительно затронули северную периферию ареала: туры исчезли из некоторых районов в бассейнах Белой (4, 6, 7) и Малки (17, 18, 19). Сильно сузились границы обитания тура в Абхазии

и районах масштабного курортного строительства (Архыз, Красная Поляна).

Численность кавказских туров можно оценить лишь приблизительно. Визуальный учет этих животных на больших площадях проводится лишь в западной части ареала, в Кавказском заповеднике. Эта географическая популяция объединяет туров Краснодарского края и Республики Адыгея и захватывает западные районы Карачаево-Черкесии в верховьях р. Закан; ее численность составляет, по данным учета 2012 г., 1998 особей и, с учетом необследованных территорий, вряд ли превышает 2500 особей. Вся популяция обитает в границах федеральных ООПТ: Кавказского заповедника и Сочинского национального парка.

В остальных заповедниках Кавказа практикуется выборочный учет с дальнейшей экстраполяцией данных на подходящие местообитания. Численность туров в Тебердинском заповеднике — около 1000 особей (Бобырь, 2002), Кабардино-Балкарском высокогорном заповеднике — около 4500 особей (Пхитиков,



*Там, где на туров не охотятся, да еще подсыпают соль, они совершенно не боятся людей.
Баранкош, Кабардино-Балкарский заповедник. Август 2012 г. Фото С. Тренета*

2011), национальном парке «Приэльбрусье» — 1500–2000 особей (Пхитиков, 2011), в Северо-Осетинском заповеднике — в пределах 1000 особей (Вейнберг, 2002).

Численность туров на территориях заказников и охотничьих хозяйств устанавливается также на основе выборочного учета, а чаще — экспертных оценок. Так, согласно данным ФГУ Центрохотконтроль (<http://centrohotkontrol.ru>), численность тура в охотугодьях Карачаево-Черкесии — свыше 4000 особей, Кабардино-Балкарии — около 7000 особей, Северной Осетии — около 2000 особей, в Дагестане — свыше 11 000 особей, а по данным М.-Р. Магомедова и Ю. Яровенко (Magomedov, Yarovenko, 2009) — около 18 000 особей, сосредоточенных в девяти горных административных районах Дагестана. По оценке А. Пхитикова (2011), численность тура в охотугодьях Кабардино-Балкарии значительно меньше официальных и составляет 1000–1500 особей. По-видимому, в других регионах реальная численность тура в охотугодьях также значительно ниже.

В Азербайджане численность тура оценивается в 5300 особей, сосредоточенных в семи участках вдоль линии Главного Кавказского хребта (Guliev et al., 2009). Наиболее многочисленная популяция обитает в Закатальском государственном заповеднике. Численность тура в Грузии оценивается приблизительно в 6500 особей (Kopaliani, Gurielidze, 2009). Из них около 2500 особей обитают в западной части, в Сва-

нетии, остальные — в восточной, преимущественно в районе горы Казбек (около 3000 особей). Примечательно, что в Лагодехском заповеднике современная численность тура оценивается всего в 200–300 особей, при этом еще в 1960-х гг. такое количество туров здесь можно было встретить в одном только стаде, а общая численность локальной популяции достигала 4000–5000 особей.

Таким образом, общая численность тура на Кавказе может достигать 37–40 тыс. особей, из которых 11–12 тыс. сосредоточено в Азербайджане и Грузии. В России около половины всех туров (около 11–12 тыс. особей) обитают на территории четырех государственных заповедников. Остальные (около 15–16 тыс. особей) — на территории заказников и охотничьих хозяйств. Численность тура за пределами ООПТ, возможно, завышена, поэтому реальная численность тура на Кавказе может быть еще ниже. По сравнению с 1980-ми гг. (Климова, 1989) численность тура на Кавказе снизилась приблизительно вдвое.

Конечно, по сравнению, например, с серной, зубром или даже с оленем численность тура на Кавказе высока. Однако ресурсный потенциал этого вида превышает реальную численность почти на порядок: общая численность тура могла бы достигать 200 тыс. особей (Данилкин, 2005). Такая скудость запасов тура — следствие устаревшей, неэффективной системы охотничьего хозяйства и непомерного уровня браконьерства.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ТУРА

На Северо-Западном Кавказе местообитания тура приурочены к вертикальному поясу гор примерно от 1900 м над ур. м. до наиболее высоких вершин. Всю весну, лето и осень эти животные практически не покидают альпийские луга и скалы, находя здесь пропитание и спасение от хищников и человека. Но с наступлением зимы, когда в горах делается слишком холодно и начинаются снегопады, туры спускаются все ниже и ниже, в более теплые места, выбирая при этом по преимуществу «пригревы», на которых даже среди суровой зимы снег почти не держится. В зимнее время часть туров спускается в сплошные высокоствольные массивы. Туры принадлежат к общественным животным и держатся обыкновенно небольшими табунками, но могут собираться в довольно крупные стада. Часто старые

самцы вместе с козлами средних лет живут отдельными стадами.

Сезонных миграций на десятки и сотни километров, обычных для равнинных млекопитающих, у туров не бывает. Перемещения их ограничиваются несколькими километрами, иногда сотнями метров как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях. Для них характерны кочевки в пределах одного хребта или горного отрога. Перемещение же с одного горного массива на другой — редкое исключение.

Популяция тура на Северо-Западном Кавказе включает 14 постоянных относительно изолированных друг от друга локальных группировок, учет численности которых проводится ежегодно одновременно с учетом численности серны (Насимович, 1949; Котов, 1960) (рис. 44).



Рис. 44. Карта-схема границ локальных группировок тура в Кавказском заповеднике

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

Динамика численности популяции тура по учетным данным Летописей природы Кавказского заповедника показана на рис. 45.

Период наблюдений можно разделить на несколько этапов:

1946–1950 гг. – численность стабильна на уровне 2200–3700 особей;

1951–1956 гг. – численность снижается в среднем до 2500 особей (минимальное значение – 1250 особей), главным образом из-за сокращения территории заповедника в 1951 г.;

1957–1970 гг. – численность увеличивается в среднем по периоду до 5600 ос., максимальное значение – 6900 особей;

1971–1987 гг. – численность снижается и стабилизируется на уровне 3700 (2600–4800) особей. Этот период нами рассматривается как эталонный для популяции тура в заповеднике: минимальное вмешательство человека здесь сочеталось с высоким качеством охраны территории. Данные по плотности группировок тура в этот период приведены в табл. 19.

1988–2003 гг. – численность популяции сокращается почти на порядок в результате массового браконьерства: в среднем по периоду численность составляла 1600 ос., минимальное значение – 600 ос.;

2004–2013 гг. – численность стабилизируется на уровне 1200–2000 ос.

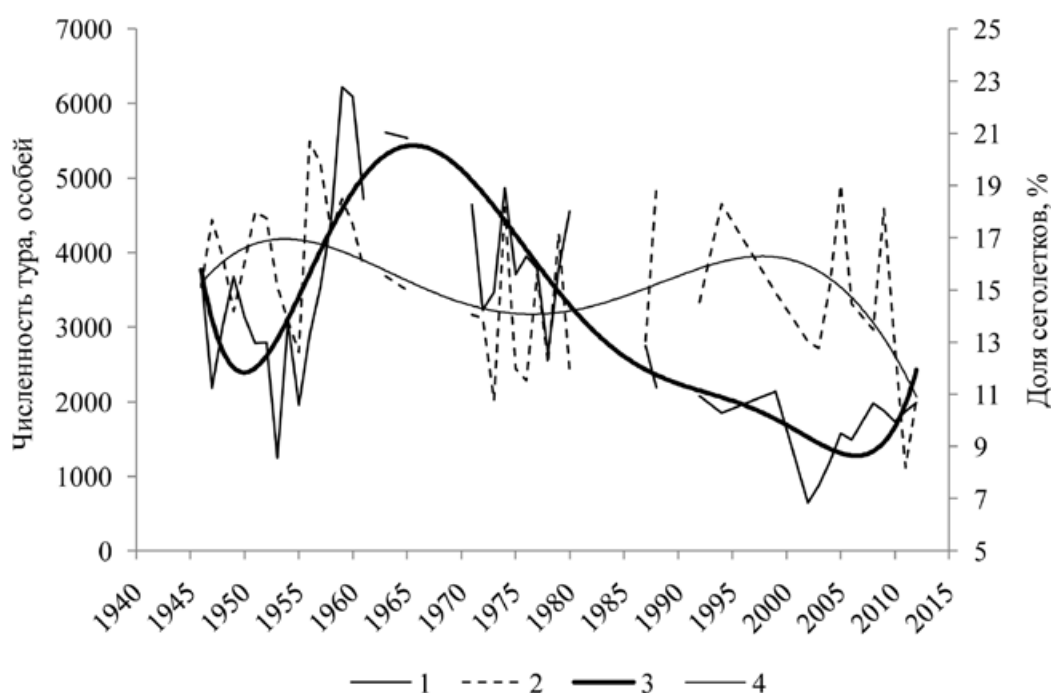


Рис. 45. Динамика численности тура (1) и доли сеголетков (2) в Кавказском заповеднике (3 и 4 – линии регрессии)

Таблица 19

Оптимальная средняя плотность локальных группировок тура (1971–1987 гг.)

№ учетного участка	Район заповедника	Плотность, ос./1000 га	№ учетного участка	Район заповедника	Плотность, ос./1000 га
4	Абаго	97	7	Уруштен	45
1	Джуга	86	5	Чугуш	45
10	Алоус	81	9	Аишха	38
3	Тыбга	77	14	Магишо	37
2	Джемарук	75	8	Псеашха	30
11	Ятыргварта	61	12	Дамхурц	26
6	Ассара	52	13	Цахвоа	16

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА

По среднемноголетним данным, локальные группировки тура на территории заповедника в основном немногочисленны, с плотностью менее 50 осо-

бей/1000 га. Отмечается всего 2 района с высокой плотностью и 3 – со средней плотностью тура (табл. 20, рис. 46).

Таблица 20

Параметры разных по численности группировок тура (1971–1987 гг.)

Группировки тура	Плотность, ос./1000 га	Число участков	Суммарная числ.	Доля от числ. популяции, %	Структура, %		
					сеголетки	♂♂	♀♀
Многочисленные	> 100	2	1140	29	13	46	42
Среднечисленные	50–100	3	847	22	12	51	39
Малочисленные	< 50	9	1900	49	16	52	37

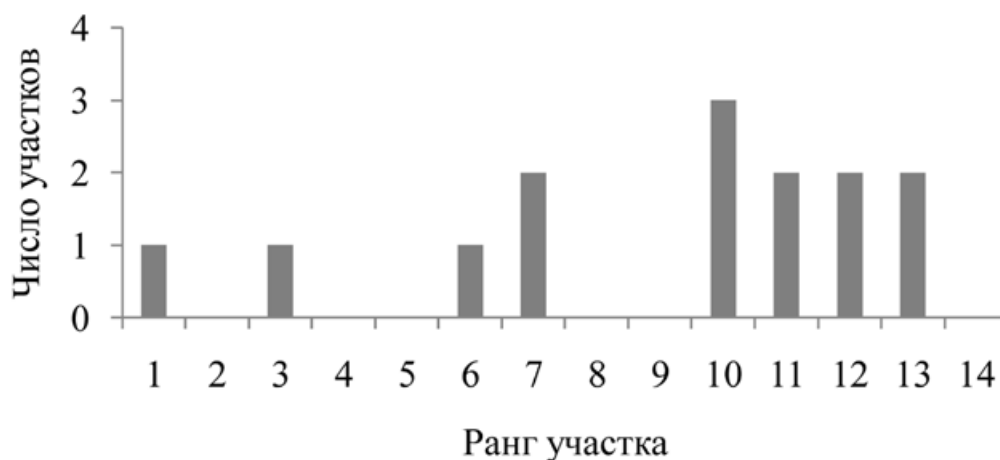


Рис. 46. Ранговое распределение группировок тура (1971–1987 гг.)

По сходству тенденций многолетней динамики численности локальные группировки тура объединены в 3 группы (рис. 47, 48). Их основные характеристики представлены в табл. 21.

Группа 1 объединяет относительно труднодоступные районы заповедника с высокой емкостью среды, не изолированные от соседних высокогорных массивов. Плотность тура здесь в 2–3 раза превосходит плотность в других участках ареала. Занимая 11% ареала, группа 1 включает почти 1/3 (29%) популяции тура в заповеднике (по данным периода 1971–1987 гг.). Соотношение полов близко 1:1 (46%♂ и 42%♀), доля

сеголетков – 13%. Динамика этой группы примечательна тем, что пик роста численности тура здесь приходится не на 1960-е гг., как для популяции в целом, а на 1970–1980-е гг., т.е. на стабильный период (рис. 48). В периоды снижения численности отмечается снижение доли самок и увеличение доли самцов, особенно в 1990-е гг., что приводит к существенному снижению числа сеголетков (ниже 10% в 2002–2003 гг.). К 2010 г. плотность тура стабилизировалась на уровне 50 особей/1000 га, доля самок и сеголетков увеличивается, доля самцов падает. В ближайшем будущем, вероятно, здесь можно ожидать увеличения численности тура.

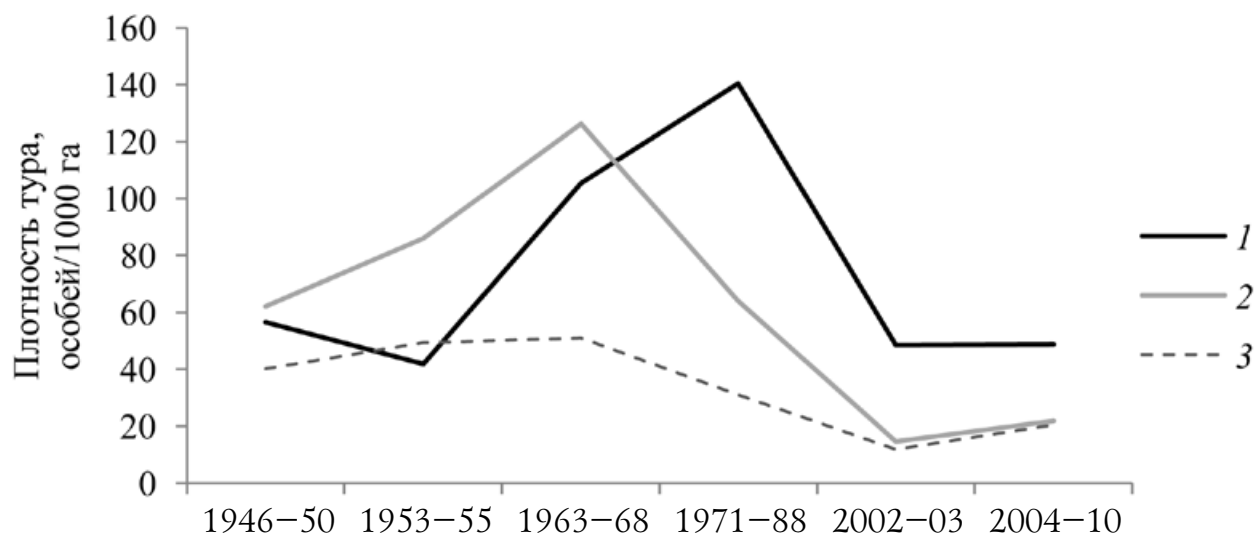


Рис. 47. Динамика средней плотности трех групп локальных группировок тура

Таблица 21

Характеристика групп локальных группировок тура

№ группы	Локальные группировки	Общая площадь, тыс. га	Доля от общего ареала в заповеднике, %	Средняя численность, особей		Средняя плотность, особей/1000 га	
				1971—1987 гг.	1948—2010 гг.	1971—1987 гг.	1948—2010 гг.
1	Алоус, Абаго	8.5	11	1140	723	141	89
2	Джуга, Чугуш, Тыбга, Джемарук, Ассара, Уруштен	25.4	33	1573	1535	64	63
3	Псеашха, Аишхо, Цахвоа, Дамхурц, Трю, Магишо	42.7	56	1173	1376	29	35

Группа 2 объединяет районы, также обладающие достаточно высокой емкостью среды. Плотность популяции тура здесь средняя – 64 особи/1000 га. По площади занимает 33% ареала, по данным стабильного периода 1971–1987 гг. здесь сконцентрировано 40% популяции тура. Соотношение полов смещено в пользу самцов, 52 и 35% (1.5:1), доля сеголетков – 13%. В 1960-х гг. плотность тура здесь была в 2 раза выше оптимального уровня (рис. 48). Дисбаланс в половой структуре был настолько велик (62%♂ и 27%♀), что процесс снижения численности, начавшийся в конце 1960-х гг., не остановился в 1980-х гг., в дальнейшем он был усугублен действием браконьерства в 1990-х гг. Оптимальное соотношение полов (почти 1:1) отмечается для начала 1950-х и 2000-х гг. В обоих случа-

ях наблюдается последующее увеличение плотности животных. К 2010 г. доли самок и сеголетков в этой группе вновь снижаются, что не позволяет здесь ожидать дальнейшего роста численности тура.

Группа 3 объединяет южные и восточные, преимущественно периферийные, многоснежные районы заповедника с низкой емкостью среды. Некоторые из них легкодоступны для человека. Плотность тура составляет здесь в среднем для стабильного периода 1970–1980-х гг. 29 особей/1000 га (среднемноголетняя – 35 особей/1000 га). Общая площадь участков этой группы занимает более половины всего ареала тура (56%), а число животных здесь составляет лишь 30% от общей численности популяции. Соотношение полов близко к опти-

мальному: 49% ♂ и 39% ♀ (1.2:1), доля сеголетков несколько выше, чем в других районах – 17%. Возможно, это связано с компенсацией повышенной смертности животных в неблагоприятных условиях. Дисбаланс в соотношении полов в этой группе отмечается в 1940–1950-х гг. (60% ♂ и 30% ♀), доля сеголетков в этот период падает до 10%, и, несмотря на последующий период искусственного повышения численности копытных в 1960-е гг., в этих районах плотность тура остается прежней (около

50 особей/1000 га). Высокая доля самок (44%) и сеголетков (16%) наблюдается в 1990-е гг. (рис. 48), численность животных здесь снижается за счет повышенной смертности взрослых особей (преимущественно, самцов – объектов трофейной охоты). К началу 2000-х гг. плотность тура сократилась до 12 особей/1000 га, к 2010 г. – несколько увеличилась (21 особей/1000 га). Половозрастная структура (40% ♀, 16% сеголетков) позволяет ожидать в этих районах роста численности тура.



Группа взрослых самцов. Гора Алоус. Июль 2010 г. Фото С. Тренета

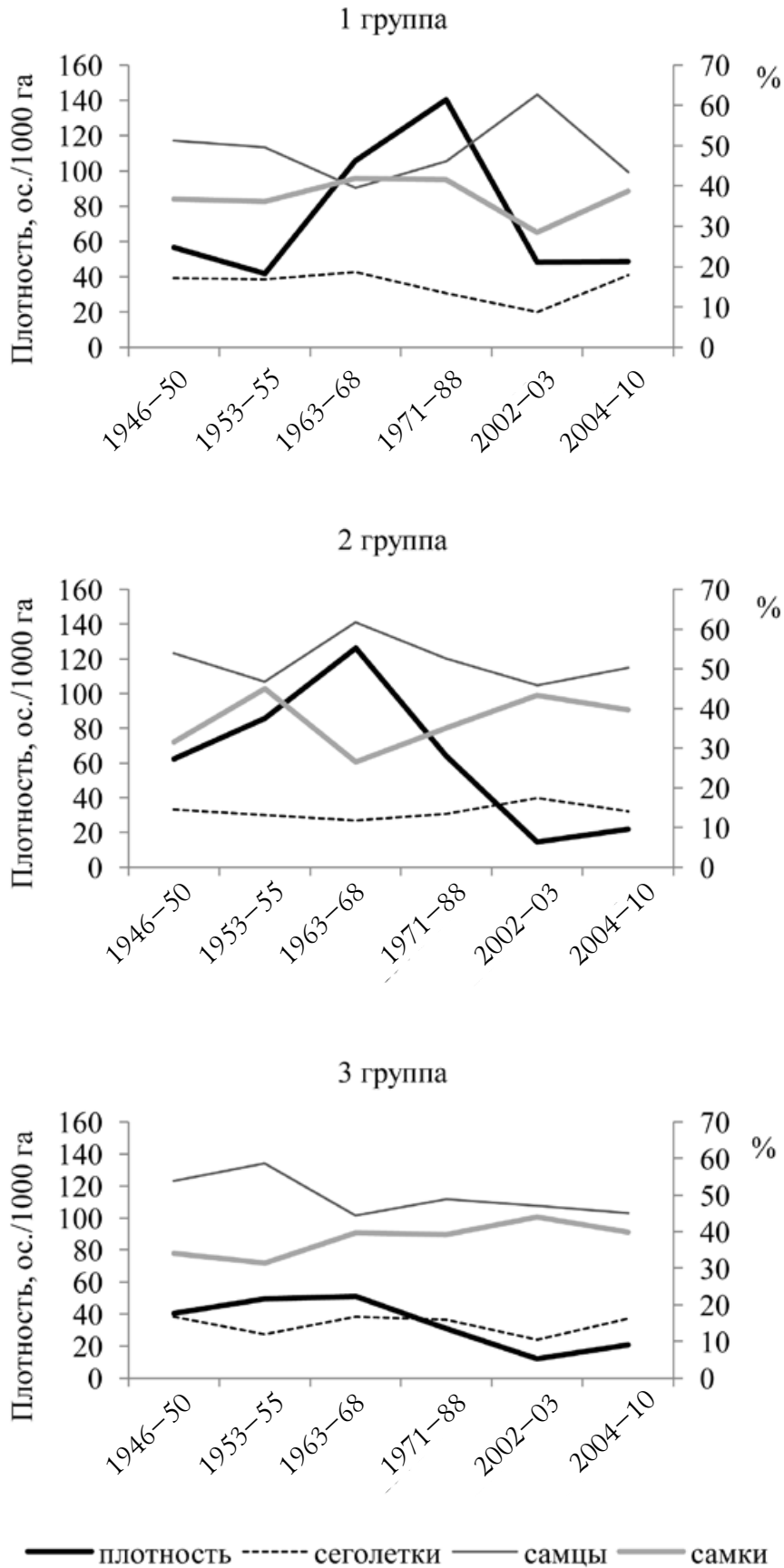


Рис. 48. Динамика плотности (ось Y1), долей сеголетков, самцов и самок тура (ось Y2) в выделенных группах

ПОЛОВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА

На рис. 49 показана динамика доли самцов, самок и сеголетков в популяции тура. По данным Котова (1968), соотношение самцов и самок тура в заповеднике близко 1.2:1. Среднемноголетний показатель доли самцов и самок в популяции составляет, соответственно, 51 и 36% от числа определенных по полу и возрасту особей, или 1.4♂:1♀. Вероятно, доля самцов несколько завышена из-за особенностей методики учета — визуально легче определяются самцы, а самки нередко попадают в категорию неопределенных особей.

Доли самок и самцов взаимосвязаны в динамике популяции. Достоверная отрицательная связь между

ними ($y = -0.805x + 77.14$; $R^2 = 0.556$; $p < 0.001$) обнаруживается на всем временном отрезке 1946–2010 гг.

Достоверной связи между долей сеголетков и долей самок для всего периода наблюдений не обнаружено. Положительная связь между этими параметрами найдена только в трех случаях (табл. 22), когда наблюдалось либо увеличение численности, либо стабильное состояние популяции. В периоды, когда происходило снижение численности популяции, найдена достоверная отрицательная связь между долей сеголетков и долей самцов. Это может объясняться тем, что в эти периоды не наблюдается реального роста числа самок, и увеличение

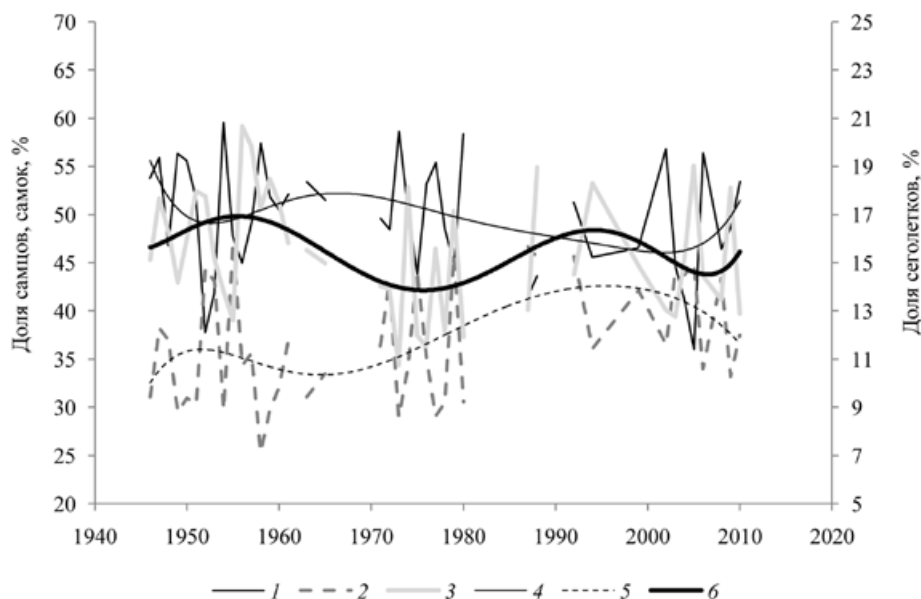


Рис. 49. Динамика доли самцов (1), самок (2) и сеголетков (3) в популяции тура (4–6 — линии регрессии)

Таблица 22

Коэффициенты корреляции Пирсона между долями самок, самцов и сеголетков

Связь	Годы					
	1946—1950	1953—1955	1963—1968	1971—1987	2002—2003	2004—2010
Между долями самок и сеголетков	0.59**	0.21	0.61**	0.67**	0.08	0.26
Между долями самцов и сеголетков	-0.19	-0.65**	-0.77**	-0.64**	-0.37*	-0.57**
Между разницей в долях самок и самцов и долей сеголетков	-0.40*	-0.51**	-0.71**	-0.69**	-0.23	-0.45*

Примечание. Уровень значимости: * — < 0.05 ; ** — < 0.01 .



У туров ярко выражены половые отличия, а по рогам можно определить и примерный возраст животного.

Фото С. Третьяка

их доли в половой структуре связано со снижением числа самцов. Таким образом, в периоды снижения численности популяции динамика была вызвана преимущественно снижением доли самцов, что вполне укладывается в объяснение этого явления за счет браконьерства.

Дисбаланс в половой структуре популяции всегда приводит к снижению числа сеголетков: наблюдается достоверная отрицательная связь ($y = -0.141x + 16.332$; $R^2 = 0.48$; $p < 0.01$) между разницей в долях самок и самцов и долей сеголетков по всем периодам (табл. 22). В стабильный период 1971–1987 гг. доля сеголетков выше среднего уровня (15%) отмечается при доле самок 40% (что близко к соотношению сам-

цов и самок 1:1) и выше от определенных по полу и возрасту животных ($y = 0.316x + 2.5298$; $R^2 = 0.45$; $p < 0.01$). Существенное снижение числа сеголетков (до 10%) отмечается при увеличении доли самцов над долей самок свыше 20%.

Наибольшая плотность тура в локальных группировках (60–80 особей/1000 га) наблюдается в том случае, если разница между долями самцов и самок составляет 0–25% (рис. 50) в пользу самок (по данным стабильного периода 1971–1987 гг.). Максимум плотности приходится на соотношение полов 1:1. Снижение плотности отмечается при увеличении доли самцов над долей самок свыше 20%.

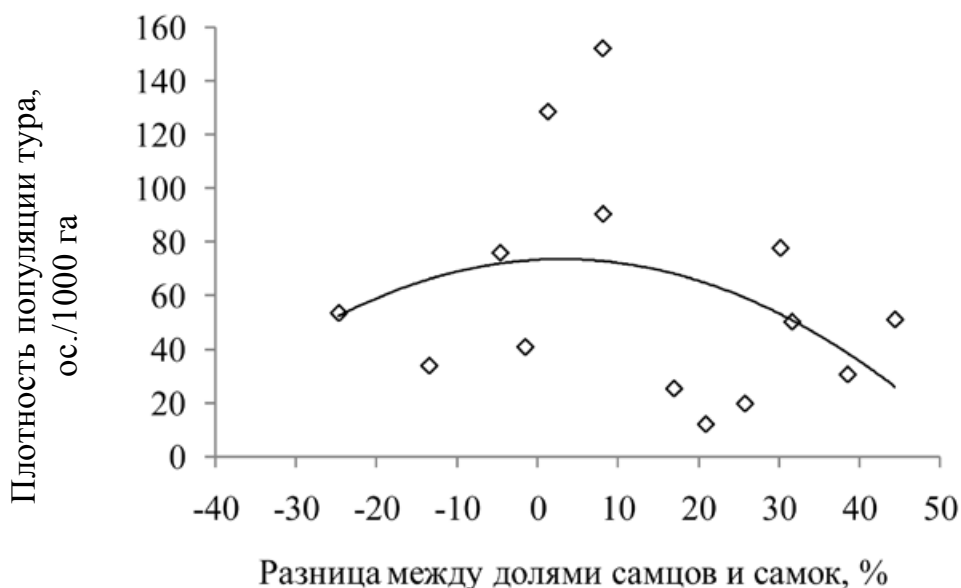


Рис. 50. Связь между плотностью тура и соотношением полов в популяции тура

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИИ ТУРА

ОБЗОР ФАКТОРОВ

Влияние условий зимнего периода на пространственную структуру популяций козлов бесспорно. Многочисленные исследования популяций *Capra pyrenaica* и *Capra ibex ibex* в Пиренеях и Альпах показали, что в зимний период значительно сокращается площадь обитания и высотное распространение, а также уменьшается подвижность животных (Escos, Alados, 1991; Perez et al., 1994; Parrini et al., 2003; Grignolio et al., 2003; Grignolio et al., 2004). Много снежье вынуждает животных держаться на скальных участках, где ограничены запасы корма (Grignolio et al., 2003) или, в других случаях, наоборот, на небольших участках пологих пастбищ, более доступных для хищников и охотников (Ахмедов, Магомедов, 2000). J. Escos и C.L. Alados (1991) обнаружили высокую отрицательную зависимость между количеством осадков и рождаемостью и выживаемостью сеголетков в двух популяциях *Capra pyrenaica*. Эта зависимость подтверждается аналогичными исследованиями кавказских популяций козлов (Вейнберг, 2002). Как правило, плотностно-зависимый механизм влияния плохих условий зимовки проявляется посредством повышенной перинатальной смертности, и, соответственно, снижением в популяции доли сеголетков. Большое влияние на этих высокогорных животных оказывают лавины: в некоторых популяциях смертность тура в лавинах даже в обычные по снежности зимы достигает 5% (Бобырь, 2002). В общей смертности тура доля этого фактора в различных частях Кавказа достигает 12–31% (Абдурахманов, 1973; Котов, 1968).

Тур на Кавказе является одним из основных объектов охоты волка. Масштаб хищничества волка зависит от соотношения численности хищника и жертвы. Там, где численность волка искусственно снижена, например, в Тебердинском заповеднике, его влияние на популяцию тура незначительно (Бобырь, 2002). В Кавказском заповеднике влияние волка на популяцию тура существенно: доля смертности тура достигает в среднем 20% (Кудактин, 1975, 1986). Значительное влияние волка на популяции козлов наблюдается и на Восточном Кавказе, где также имеется высокая численность волка (Абдурахманов, 1973; Magomedov, Yarovenko, 2009).

Основные факторы антропогенного воздействия на популяции козлов: выпас скота, промышленное освоение горных районов и браконьерство. При этом

охота, по-видимому, является главным фактором негативного антропогенного влияния на различные популяции козлов (Arshald et al., 2002; Genov et al., 2009), в том числе и на Кавказе (Гаспарян, 1974; Вейнберг, 1999, 2002; Ромашин, 2001; Данилкин, 2005; Бибина, 2008; Akhmedov et al., 2009; Diker et al., 2009), в отличие, например, от популяции муфлона (*Ovis orientalis gmelinii*), для которого, помимо охоты, большое значение имеет также выпас домашнего скота (Тальбов и др., 2007). Ситуация с охотой на тура или безоарового козла (*Capra aegagrus*) осложняется тем, что она не просто спровоцирована экономической необходимостью местного населения (охота ради мяса) или специфическими обстоятельствами (отстрел животных в зонах военных конфликтов или вблизи расположения горных пограничных подразделений), но является частью традиционного уклада жизни многих народов (Кавказа), а добыча трофеев считается вопросом доблести (Kopaliani, Gurielidze, 2009). Для популяций или группировок с низкой численностью добыча даже единичных особей может представлять серьезную угрозу выживанию.

Антропогенное влияние также сильно сказывается на популяции *Capra aegagrus* в Дагестане. В отличие от туров, которые стараются уйти от антропогенного пресса в более труднодоступные места обитания верхних поясов гор, безоаровые козлы в Дагестане не имеют такой возможности и вынуждены приспособляться к соседству с человеком: они имеют более высокую рождаемость, предпочитают глухие лесные массивы и избегают открытых пространств (Weinberg, 2001).

Как правило, объектом охоты являются взрослые особи тура. Escos с соавторами (1994) на примере двух популяций *Capra pyrenaica* в Испании показали, что наиболее важно для популяции выживание взрослых особей, а не уровень рождаемости или выживаемости сеголетков. Небольшое увеличение выживаемости взрослых особей (с 87 до 91%) способно было бы остановить процесс сокращения численности козерогов в горах Cazorla (Касорла) и Segura (Сегура), и привести к росту численности не менее 4–5% в год в популяции Сьерра-Невады. Авторы рассчитали оптимальные показатели выживаемости сеголетков и взрослых особей козерогов (41% и 87%, соответственно) в пиренейских популяциях при плотности 127–168 особей/1000 га.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние многоснежных зим

Найдены: 1) достоверные отрицательные связи между уровнем снежности зимы и плотностью тура непосредственно после зимы для всей популяции, между уровнем снежности зимы и плотностью тура для 3 группы через год после зимы и отрицательная, но недостоверная связь между уровнем снежности зимы и плотностью тура для 1 группы через два года после зимы; 2) достоверная отрицательная связь меж-

ду уровнем снежности зимы и долей сеголетков через два года после зимы для всей популяции; значения коэффициентов по группам невысокие из-за малого объема выборки, но связь также везде отрицательная; 3) достоверная отрицательная связь между уровнем снежности зимы и долей самцов непосредственно после зимы для 2 группы; 4) отрицательная, но недостоверная связь между уровнем снежности зимы и долей самок через два года после зимы для всей популяции и для всех трех групп (табл. 23, рис. 51).



Типичные местообитания тура в самой западной части ареала. Вид с г. Абаго на массив Тьбга–Джемарук. Март 2010 г.
Фото С. Трепета

Таблица 23

Коэффициенты корреляции Пирсона между плотностью тура, долями сеголетков, самок, самцов и уровнем снежности зимы (1971–1987 гг.)

Связь	Популяция в целом	Группы		
		1	2	3
Между уровнем снежности и плотностью тура	0.59	0.41**	0.32	0.52*
Между уровнем снежности и долей сеголетков	0.49**	0.35**	0.41**	0.47***
Между уровнем снежности и долей самок	0.44**	0.43**	0.30**	0.25**
Между уровнем снежности и долей самцов	0.40	0.34	0.49	0.05

Примечание. * — через год после зимы; ** — через 2 года после зимы; *** — через 3 года после зимы; уровень значимости выделенных курсивом коэффициентов < 0,05.

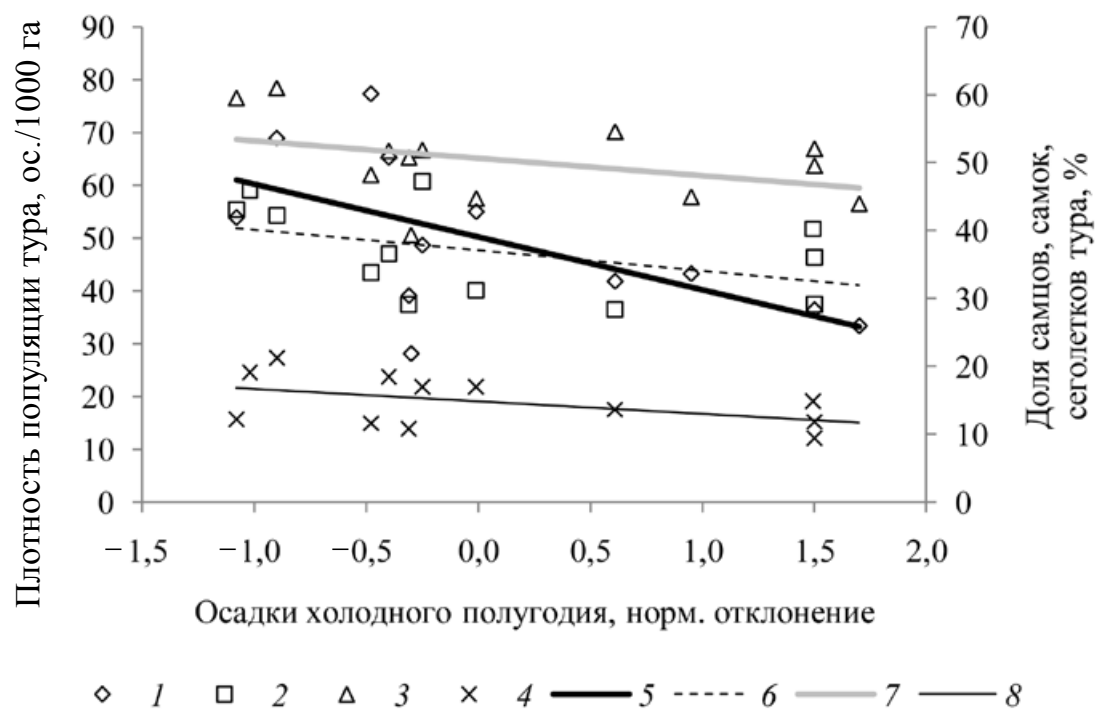


Рис. 51. Связь между плотностью популяции тура (1), долей самок (2), самцов (3) и сеголетков (4) и уровнем снежности зимы (5-8 – линии регрессии)



Эти самцы во второй половине зимы отнюдь не выглядят истощенными или даже похудевшими.
Гора Ахцархва, 31 января 2007 г. Фото С. Тренета

Таким образом, плотность популяции тура падает непосредственно после зимы. Возможно, это происходит преимущественно за счет гибели самцов, которые зимуют в более суровых условиях высокогорья. Для 2 группы связь между уровнем снежности зимы и долей самцов наиболее тесная: повышенная лавиноопасность и высокая снежность для участков этой группы характерны даже в обычные зимы. Многоснежные зимы здесь наносят урон не только самцам, но и сказываются на рождаемости в последующем: доля самок, несмотря на гибель самцов, все равно снижается через два года после зимы, через два года снижается также и доля сеголетков. 1 группа, по-видимому, слабо реагирует на многоснежные зимы, хотя плотность тура здесь самая высокая: найденная здесь отрицательная недостоверная связь плотности тура с уровнем снежности через два года после зимы говорит о том, что негативное влияние зимы проявляется через ослабление самок и снижение числа сеголетков. Гибель самцов также возможна, однако коэффициент связи в данном случае невысок. На участках 3 группы плотность тура непосредственно после зимы не изменяется, но снижается через год, доля самок — через два года, сеголетков — через три года, связь с долей

самцов отсутствует вовсе. То есть влияние зимы на локальные группировки 3 группы также отсроченное.

Для всей популяции тура существует тенденция тем большего снижения плотности животных после зимы, чем большая плотность была до нее ($R^2 = 0.45$), причем через год после зимы она ослабевает ($R^2 = 0.31$). Эта связь недостоверна, возможно, из-за малого объема выборки (7 лет). То есть негативное действие многоснежной зимы проявляется лишь тогда, когда плотность животных достаточно высока.

Обнаружена достоверная связь ($y = 2.104x - 64.10$; $R^2 = 0.51$; $p < 0.05$) между плотностью тура до многоснежной зимы и после нее для 3 группы (рис. 52 А), где наибольший уровень снежности, высокая изолированность хребтов и незначительная емкость среды. Через год после зимы связь здесь даже более тесная (рис. 52 Б), чем непосредственно после зимы ($y = 2.472x - 69.25$; $R^2 = 0.63$; $p < 0.05$).

Из рис. 52 видно, что максимальная локальная плотность животных, после достижения которой происходит неизбежное снижение численности тура после многоснежной зимы, для 1 группы составляет 160–180 ос./1000 га, для 2 группы — 50–80 ос./1000 га, для 3 группы — 30–40 ос./1000 га.

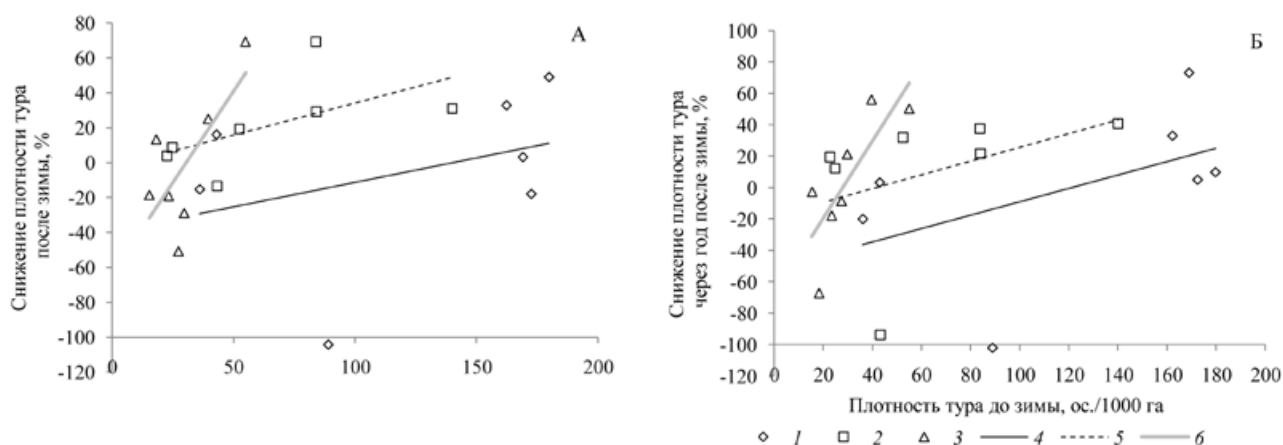


Рис. 52. Связь между плотностью тура для групп участков (1–3) до многоснежной зимы и после нее: А – непосредственно после зимы, Б – через год после зимы (4–6 – линии регрессии)

Влияние хищничества волка

Как видно из рис. 53, дисбаланс в динамике численности волка и тура наблюдался лишь в 1960-е гг. Несмотря на то, что волк в тот период истреблялся в заповеднике, его численность росла вместе с численностью жертв.

Смещая временные ряды данных по плотности тура и численности волка за период 1948–2010 гг. (n – год наблюдения; $n - 1, -2, -3$ – численность популяции волка анализировалась соответственно на 1,

2, 3 года позже, чем тура; $n + 1, +2, +3$ – с опозданием анализировалась, наоборот, плотность популяции тура), мы выявили отрицательную связь ($n = 8$; $y = -0.5618x + 132.46$; $R^2 = 0.79$; $p < 0.01$) между этими параметрами (табл. 24) с максимально высокими значениями коэффициентов корреляции через два года (с опозданием бралась плотность тура) в 1960-е гг. Это может говорить о том, что волк из-за высокой численности, возможно, стал охотиться на туров так же активно, как и на оленей – своих основных жертв. Однако для 1 группы участков, характеризующейся

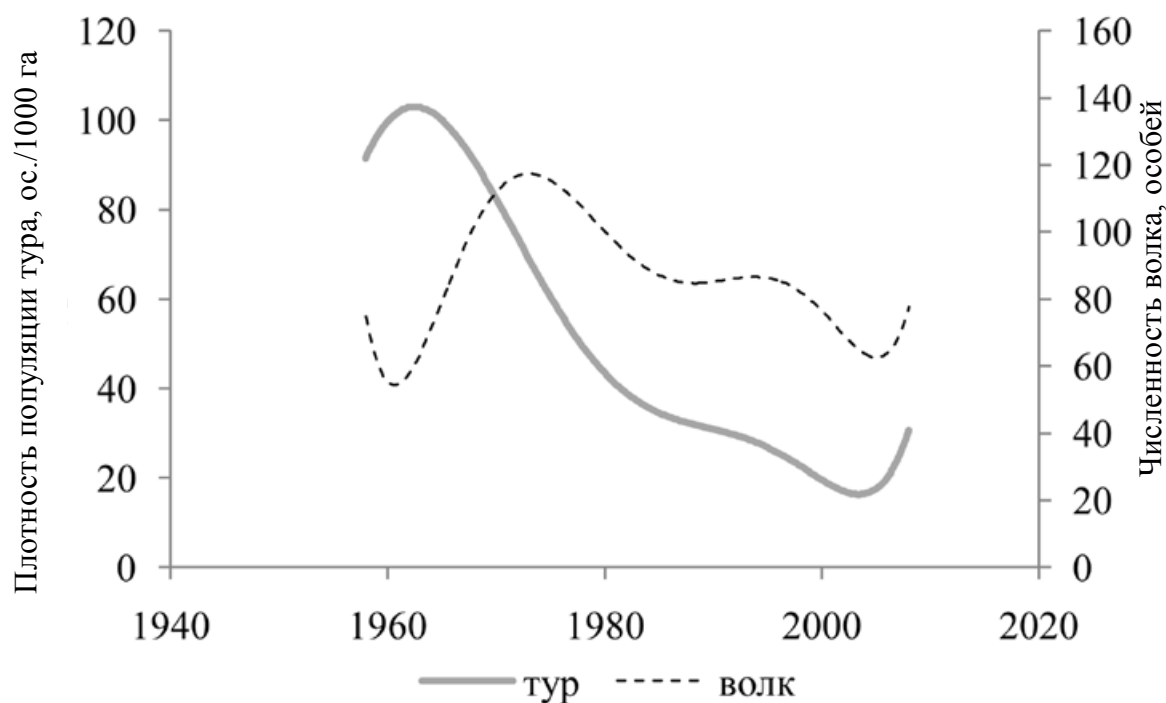


Рис. 53. Динамика численности волка и плотности популяции тура

максимальной плотностью тура, эта связь достоверная положительная ($n = 8$; $y = 0.821x + 32.03$; $R^2 = 0.72$; $p < 0.01$). То есть снижение плотности тура на фоне увеличения численности волка наблюдалось лишь на участках с низкой емкостью среды. Весь последующий временной отрезок с 1973 по 2010 гг. связь между плотностью тура и численностью волка в заповеднике положительная, с максимумом связи численности волка спустя три года (табл. 24). Тесная положительная связь вновь обнаружена для 1 группы участков, где плотность тура максимальная. Таким образом, как в случае с оленем и серной (Трепет, Ескина, 2011, 2012), можно говорить лишь о зависи-

мости волка от своих жертв, за исключением ситуации, когда равновесие между ними было нарушено человеком (в 1960-х гг.).

Между численностью волка и долей сеголетков тура обнаружена отрицательная связь, статистически достоверная в год наблюдений (табл. 25). Однако эта связь отсутствует для 3 группы участков с низкой емкостью среды. Так как при этом не наблюдается негативного влияния хищничества волка на общую численность популяции тура, можно говорить о том, что изъятие волком сеголетков тура полностью компенсируется высокой рождаемостью популяции жертвы.

Таблица 24

Коэффициенты корреляции Пирсона
между численностью волка и плотностью тура

	n-3	n-2	n-1	n	n+1	n+2	n+3
Вся популяция	0.41**	0.19	0.25	-0.08	0.16	0.13	0.14
1 группа	0.62*	0.73*	0.54*	0.62*	0.68*	0.76*	0.72*
2 группа	0.41**	0.29	0.36**	0.11	0.28	0.25	0.17
3 группа	-0.15	0.19	-0.04	-0.19	-0.01	0.02	0.14

Примечание. n – год наблюдения; уровень значимости: * – < 0.01 ; ** – 0.05 .



Волк, бегущий по следу группы туров, правда, почему-то «в пятку». Гора Хаджибей. Июль 1999 г. Фото С. Трета

Таблица 25

Коэффициенты корреляции Пирсона
между долей сеголетков и численностью волка

	n-3	n-2	n-1	n	n+1	n+2	n+3
Вся популяция	-0.36**	-0.36**	-0.14	-0.35**	0.04	-0.30	-0.07
1 группа	-0.26	-0.15	-0.27	-0.31	-0.32	-0.18	0.02
2 группа	-0.25	-0.35**	-0.07	-0.29	0.16	-0.23	-0.03
3 группа	-0.22	-0.10	-0.07	-0.08	-0.03	-0.01	0.00

Примечание. n – год наблюдения; уровень значимости: * – <0.01; ** – 0.05.

Связь между долей самок тура и численностью волка на территории заповедника в целом отсутствует. Лишь для 1 группы участков можно говорить о тенденции снижения доли самок и, соответственно, увеличения доли самцов ($R^2 = 0.37$; $p < 0.05$) через год, а для 2 группы участков – в год наблюдений. Это может свидетельствовать об избирательной добыче волком самок как более доступной жертвы.

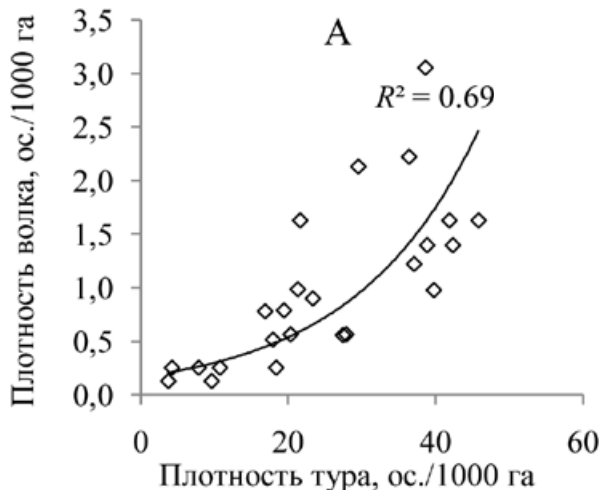


Рис. 54 иллюстрирует зависимость роли хищника в популяционной динамике тура от плотности последних. Из него видно, что при низкой плотности популяции тура (до 50 особей/1000 га) плотность популяции волка остается низкой (рис. 54 А). При дальнейшем увеличении плотности жертвы плотность волка изменяется независимо от плотности тура (рис. 54 Б).

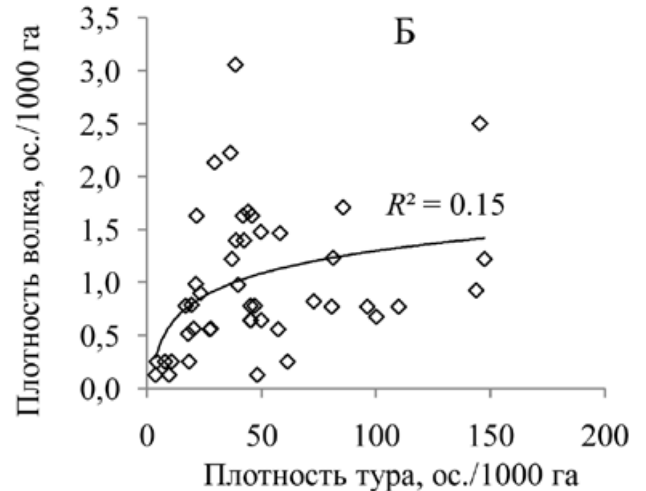


Рис. 54. Связь между плотностью популяции волка и плотностью популяции тура (А – при низких, Б – при высоких значениях плотности популяции тура)

Для оленя связь между плотностью популяции оленя и плотностью популяции волка была найдена в диапазоне плотности оленя от 30 до 60 ос./1000 га (Jedrzejewska et al., 2002; Трепет, Ескина, 2011), для серны – при плотности популяции серны до 20 ос./1000 га (Трепет, Ескина, 2012). Найденные зависимости плотности популяции волка от плотности популяций его жертв могут свидетельствовать о том, что, когда низка плотность популяции оленя – основного объекта охоты волка, повышается влияние волка на тура и серну – второстепенных объектов охоты, что подтверждает высокую экологическую пластичность этого хищника. Такое «переключение» может играть даже положительную роль, уравновешивая дисбаланс в сообществе копытных. При высокой плотности популяций копытных ни для кого из них хищничество волка не является ограничивающим фактором.

Влияние браконьерства

Статистически достоверная связь между показателем антропогенного влияния (А) и численностью туров в период снижения численности популяции 1990-х гг. найдена лишь для трех участков (табл. 26): Цахвоа, Алоус, Трю. Это подтверждает внутренний характер браконьерства в заповеднике и его масштабность в тот период. Как и в случае с оленем, в большей степени страдают от браконьерства участки с высокой плотностью животных, более 20 ос./1000 га ($y = 0.5419 \ln(x) - 1.4694$; $R^2 = 0.27$; $p < 0.05$).

В целом туры в заповеднике оказываются относительно малодоступны для браконьеров, и поэтому роль антропогенного фактора в динамике их численности не так важна, как, например, для оленей.

Таблица 26

Коэффициент корреляции Пирсона между уровнем антропогенного влияния и численностью тура

Район	r	Район	r
Цахвоа	0.85**	Аишхо	0.30
Алоус	0.84**	Псеашха	0.15
Трю	0.80*	Чугуш	0.06
Абаго	0.61	Магишо	-0.10
Ассара	0.44	Джемарук	-0.26
Джуга	0.38	Тыбга	-0.45
Дамхурц	0.34		

Примечание. Уровень значимости: ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$.

Таким образом, выявлено негативное влияние на популяцию тура зимы, которая по уровню снежности отклоняется от среднелетней. Для 2 группы участков связь между уровнем снежности зимы и долей самцов наиболее тесная: повышенная лавинопасность и высокая снежность для участков этой группы характерны даже в обычные зимы. Многоснежные зимы здесь наносят урон не только самцам, но и сказываются на рождаемости в последующем: доля самок, несмотря на гибель самцов, все равно снижается через два года после зимы, так же, как и доля сеголетков. 1 группа, по-видимому, слабо реагирует на многоснежные зимы, хотя плотность тура здесь самая высокая.

Для популяции тура выявлена тенденция тем большего снижения плотности животных после зимы, чем большая плотность была до нее, причем через год после зимы она ослабевает. То есть негативное действие многоснежной зимы проявляется лишь тогда, когда плотность животных достаточно высока. Достоверная связь между плотностью тура до и после зимы обнаружена для 3 группы участков, где наибольший уровень снежности, высокая изолированность хребтов и незначительная емкость среды. Максимальная плотность животных, после достижения которой происходит неизбежное снижение численности тура после многоснежной зимы, для 1 группы участков составляет 160–180 ос./1000 га, для 2 группы – 50–80 ос./1000 га, для 3 группы – 30–40 ос./1000 га.

В период с 1973 по 2010 гг. обнаружена положительная связь между плотностью популяции тура и численностью волка с максимумом связи с численностью волка спустя 3 года. Таким образом, как в случае с оленем и серной, можно говорить лишь о зависимости волка от своих жертв, за исключением периода 1960-х гг., когда равновесие между ними было нарушено человеком. Между численностью волка и долей сеголетков тура найдена отрицательная связь, однако, так как при этом не наблюдается негативного влияния хищничества волка на общую численность тура, можно говорить о том, что изъятие волком сеголетков тура полностью компенсируется высокой рождаемостью популяции тура.

Максимальная связь между плотностью популяции тура и плотностью популяции волка была найдена при плотности тура до 50 ос./1000 га. При дальнейшем увеличении плотности жертвы плотность волка изменяется независимо от плотности тура. Связь между плотностью тура и плотностью волка для разных участков различна: на участках 1 группы после снижения плотности тура наступает незамедлительное уменьшение плотности волка. Во 2 группе при низкой плотности тура плотность волка остается высокой. В такой ситуации хищник может ощутимо воздействовать на популяцию жертвы. В 3 группе плотность и волка, и тура низкая; скорее всего, волк не играет здесь существенной ограничивающей роли.

Статистически достоверная связь между показателем антропогенного влияния (А) и численностью тура в период снижения численности популяции 1990-х гг. найдена лишь для трех участков: Ятыргварта, Цахвоа, Алоус. Это подтверждает внутренний характер браконьерства в заповеднике и его масштабность в тот период.





МЕХАНИЗМ ИЗМЕНЕНИЯ
ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ
ОЛЕНЯ, ТУРА И СЕРНЫ

Итак, численность локальных группировок копытных может существенно различаться и определяется комплексом климатических особенностей и биотических факторов, а также уровнем антропогенного беспокойства. При значительном варьировании числа животных на том или ином участке во времени пространственная структура популяций остается относительно стабильной и характеризуется преобладанием малочисленных локальных субъединиц. При этом понятие «мало-» или «много-

численности» участка достаточно условно, так как «многочисленные» участки могут оказаться «малочисленными» по сравнению с другим годом наблюдений и наоборот.

Безусловно, существует связь между динамикой численности локальных группировок и динамикой общей численности популяций оленя, тура и серны. В этой главе мы попытаемся выяснить, каковы особенности этой связи, а следовательно, и механизм изменения численности популяций.

ПОДХОД К АНАЛИЗУ

Выяснение механизма изменения численности популяции возможно разными способами: с помощью данных демографического анализа (Коли, 1979; Лопатин, Росоловский, 1988; Корыгин, 2002 и др.), изучения «эффектов факторов» (Семевский, 1972; Корзухин, Семевский, 1992), а также с помощью моделирования (Смит, 1976; Шаров, 1986 и др.). Наиболее достоверные результаты можно получить, используя первые два подхода. Однако они требуют значительного объема данных по демографической структуре популяции и определения причин смертности. В нашем случае применение этих методов не представляется возможным ввиду отсутствия многолетних репрезентативных данных. Мы воспользовались методом моделирования.

На основе представлений о комплексном эффекте независимых и зависимых от плотности популяции факторов (Одум, 1975) были разработаны три гипотетических варианта, или сценария, возможного изменения численности популяции. Графически они показаны на примере популяции оленя на рис. 55. Нами не рассматривались смертность и выживаемость оленей, а также процессы рождаемости, смертности и миграций, а только их результирующая — численность. Моделировался процесс сокращения численности популяции, а точнее процесс сокращения разных по численности локальных субъединиц. При этом неважно, за счет чего произошло это сокращение: за счет уменьшения рождаемости, увеличения смертности или различных миграционных процессов. Эти же модели могут рассматриваться и как модели роста численности, поэтому нами использовалось понятие «изменение» численности, а процесс изменения по тому или иному сценарию — *механизмом изменения численности*.

Каждая линия на рисунке отражает теоретическое изменение численности оленя в определенной локальной группировке. Исходная выборка представляет собой ранжированные по численности данные 19 участков учета оленя в 1966 г., когда численность популяции была наивысшей.

По первому сценарию (рис. 55 А) численность оленя последовательно уменьшали на величину, постоян-

ную для всех группировок, выраженную в абсолютных единицах (5 особей):

$$N_{i+1} = N_i - K (K = 5). \quad (1)$$

где N_i — численность группировки предыдущего шага, N_{i+1} — численность группировки следующего шага, K — константа.

Согласно представлениям Ю. Одума (1975), такой механизм может рассматриваться как независимый от плотности, так как влияние, которому подвергаются группировки, постоянно безотносительно к их размерам. В этом случае очевидно, что в наибольшей степени уязвимыми к негативному воздействию факторов оказываются малочисленные группировки оленей. Поэтому изменение численности по первому сценарию может рассматриваться и как обратно зависимое от плотности, так как изъятие постоянного числа особей в меньшей степени влияет на более многочисленные группировки. Результатом реализации такого сценария уменьшения численности популяции является последовательное исчезновение малочисленных группировок, что в свою очередь приводит к сокращению и/или фрагментации ареала. Следует отметить, что общая численность популяции при этом может оставаться высокой. В природе такой механизм может реализоваться в случае, когда многочисленность группировок объясняется более высокой емкостью среды, а малочисленные группировки занимают участки с неблагоприятными условиями (Гиляров, 1990).

Второй сценарий (рис. 55 Б) предусматривает уменьшение числа оленей на величину, также постоянную для всех группировок, но выраженную в процентах (10%):

$$N_{i+1} = N_i - N_i K (K = 0,1), \quad (2)$$

где N_i — численность группировки предыдущего шага, N_{i+1} — численность группировки следующего шага, K — константа. В данном случае действие фактора часто рассматривают также независимым от плотности (Одум, 1975), однако абсолютное число изымаемых оленей для разных группировок оказывается разным: быстрее изменяется число оленей в более многочисленных группировках. При сокращении численности популяции по этому сценарию не происходит локального вымирания малочисленных груп-

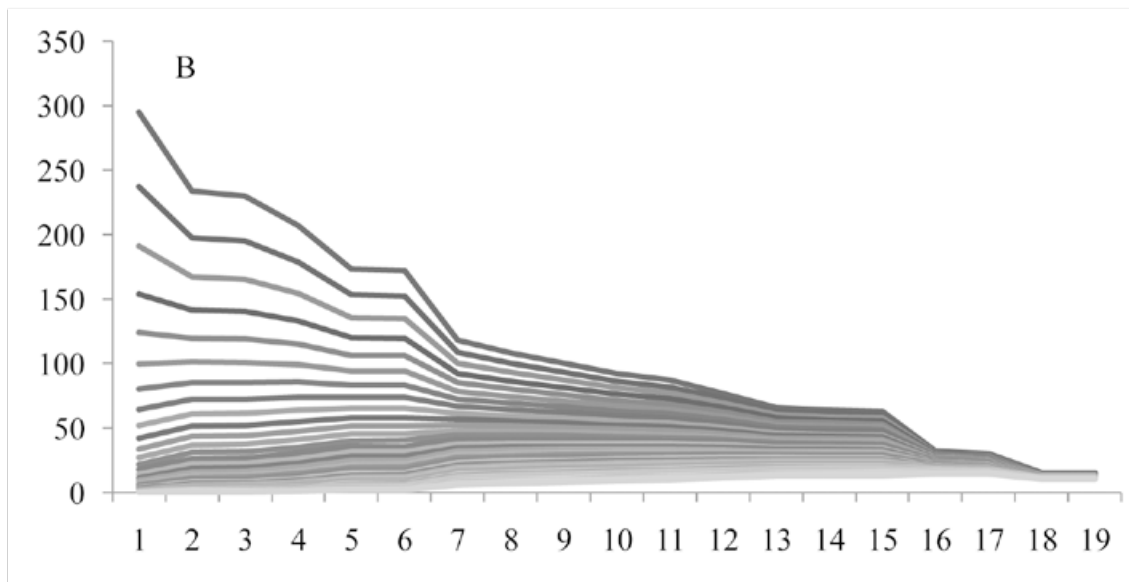
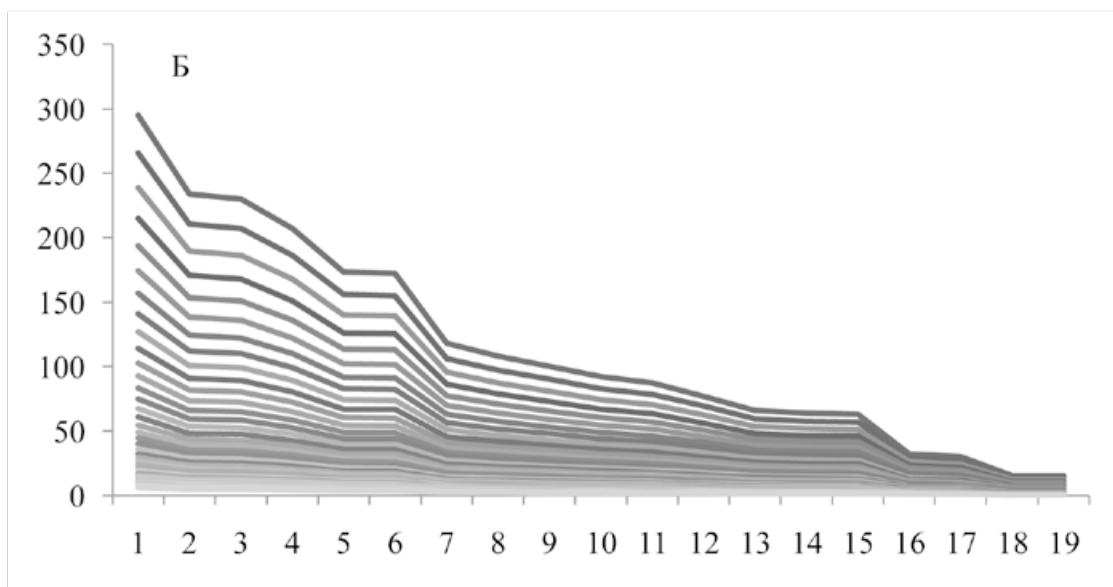
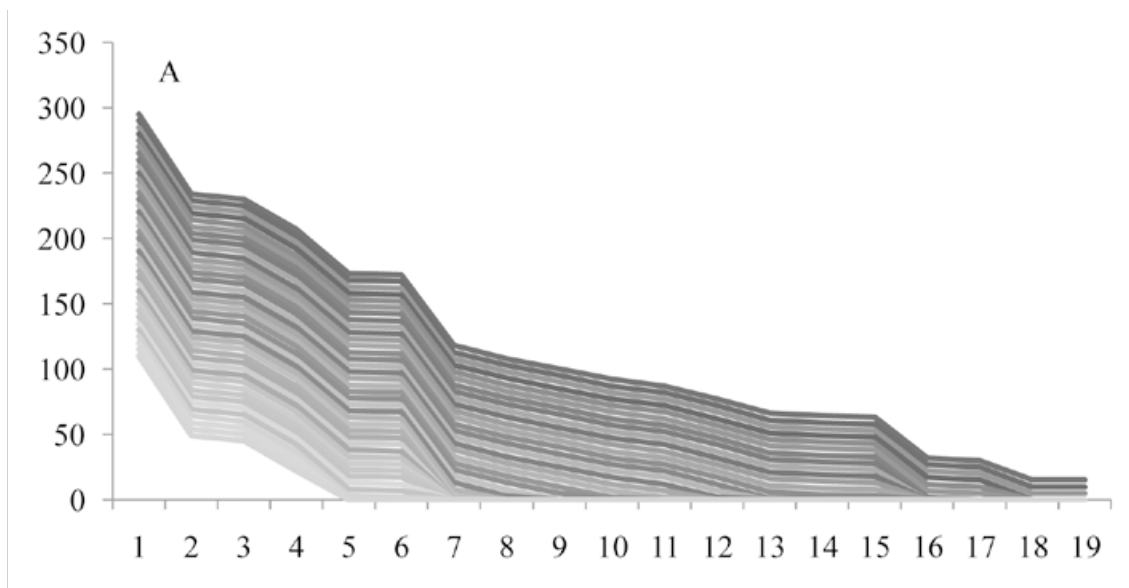


Рис. 55. Имитационная модель изменения численности ревущих оленей при гипотетическом уменьшении их числа на каждом участке: А – на одинаковое число; Б – на одинаковую процентную величину; В – на пропорциональную численности процентную величину (ось X – ранг участка, ось Y – численность оленя на участке)

пировок, и численность оленя в группировках выравнивается, и при достаточно быстром сокращении общей численности популяции ее пространственная структура, а следовательно, ареал сохраняются. Такая ситуация может наблюдаться, когда численность группировок находится в соответствии с емкостью среды (Гиляров, 1990).

Третий сценарий (рис. 55 В) предусматривает уменьшение числа оленей на величину, пропорциональную численности группировки, выраженную в процентах:

$$N_{i+1} = N_i - N_i \frac{N_k}{N_{\min}} \cdot 100. \quad (3)$$

где N_i – численность группировки предыдущего шага, N_{i+1} – численность группировки следующего шага, N_k – численность группировки в исходной выборке, N_{\min} – численность минимальной группировки в исходной выборке. В этом случае разным оказывается не только абсолютное число изымаемых оленей, но и их процент. Именно такой механизм изменения численности популяции может считаться зависимым от плотности (Одум, 1975; Гиляров, 1990). В нашем случае зависимость прямая: чем больше группировка, тем больше изымается оленей. При этом скорость сокращения численности многочисленных группировок оказывается более высокой по сравнению с предыдущим сценарием. Это приводит к быстрому выравниванию численности группировок, исчезновению более многочисленных из них в дальнейшем и, наконец, к полному разрушению пространственной структуры популяции и существенному сокращению ее общей численности. В реальности к такому результату может привести, например, неконтролируемая охота, когда ее эффективность прямо зависит от численности жертв (Одум, 1975).

Значения величин группировок оленя при сокращении численности по второму и третьему сценариям не округлялись.

Для расчета относительного вклада того или иного гипотетического механизма в реальное изменение численности оленя использовался подход, который ранее был применен при решении аналогичных задач в фитоценологии (Akotov et al., 2005). В соответствии с ним результат совместной деятельности рассматриваемых

гипотетических механизмов изменения численности популяции может быть определен как взвешенная сумма:

$$N(R) = \alpha N_3(R) + (1-\alpha) N_2(R), \quad (4)$$

где N – численность оленей на участке, R – ранг участка, $N_3(R)$ – компонент $N(R)$, определяемый действием механизма в соответствии с одним из сценариев; $N_2(R)$ – компонент $N(R)$, определяемый действием механизма в соответствии с другим сценарием; α – взвешенный коэффициент, определяющий относительный вклад каждого механизма в соотношение между численностью (N) и рангом (R) участка.

Чтобы выяснить, какие из трех теоретических механизмов реализуются в реальности, были рассчитаны значения α (см. формулы 5 и 6) для каждого года в двух комбинациях моделей: «первый сценарий – второй сценарий» (α_1) и «второй сценарий – третий сценарий» (α_2).

$$\alpha_1 = \frac{\sum_{i=1}^n [N_1(R_i) - N_2(R_i)] \cdot [N_1(R_i) - N_e(R_i)]}{\sum_{i=1}^n [N_1(R_i) - N_2(R_i)]^2}, \quad (5)$$

$$\alpha_2 = \frac{\sum_{i=1}^n [N_2(R_i) - N_3(R_i)] \cdot [N_2(R_i) - N_e(R_i)]}{\sum_{i=1}^n [N_2(R_i) - N_3(R_i)]^2}, \quad (6)$$

где N_e – фактическое распределение оленей по участкам соответствующих рангов R_i в определенный год; N_1 , N_2 и N_3 – модельные гипотетические распределения, полученные в результате реализации трех сценариев сокращения численности популяции.

Для расчета коэффициентов α_1 и α_2 в определенный год выбиралось гипотетическое распределение оленей (значения N_1 , N_2 и N_3) по участкам, в сумме близкое к реальной численности оленей в исследуемом году. Значение коэффициента α в пределах 0–1 свидетельствует о том, что фактическое распределение оленей по участкам действительно обусловлено используемой комбинацией гипотетических сценариев, а величина α показывает относительный вклад анализируемых механизмов в изменение численности всей популяции. Значение коэффициента $\alpha > 1$ или $\alpha < 0$ говорит о том, что фактическое распределение оленей выходит за пределы рассматриваемых механизмов, т.е. последние не реализуются.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные для каждого года значения коэффициентов α_1 и α_2 , представленные на рис. 56 в виде временных рядов 1958–2006 гг., позволяют сделать следующие выводы:

Во-первых, независимый от плотности сценарий (на одинаковое число на всех участках) изменения численности оленя практически не реализуется. Значения α_1 оказываются в основном отрицательными (рис. 56 А).

Во-вторых, характер изменения численности благородного оленя на территории заповедни-

ка соответствует комбинации второго независимого от плотности (на одинаковый процент) и плотностно-зависимого (на пропорциональный процент) механизмов. Значения α_2 варьируют, как правило, в пределах 0–1 (рис. 56 Б) и оказываются сопряженными с динамикой общей численности популяции.

Это значит, что рост численности популяции оленя и ее снижение обусловлены изменением многочисленных территориальных группировок. При снижении

численности популяции не наблюдается исчезновения малочисленных локальных субъединиц, а происходит относительное выравнивание количества оленей в группировках.

Другими словами, характер изменения численности оленя на Северо-Западном Кавказе предполагает относительную стабильность малочисленных группировок при большей изменчивости многочисленных.

Аналогичный анализ, проведенный с данными по популяциям тура и серны, показал тождественные результаты. На рис. 57 и 58 показаны имитационные модели изменения численности локальных группировок серны и тура, а на рис. 59 и 60 – значения коэффициентов α_1 и α_2 в виде временных рядов, рассчитанные для популяций этих высокогорных копытных.

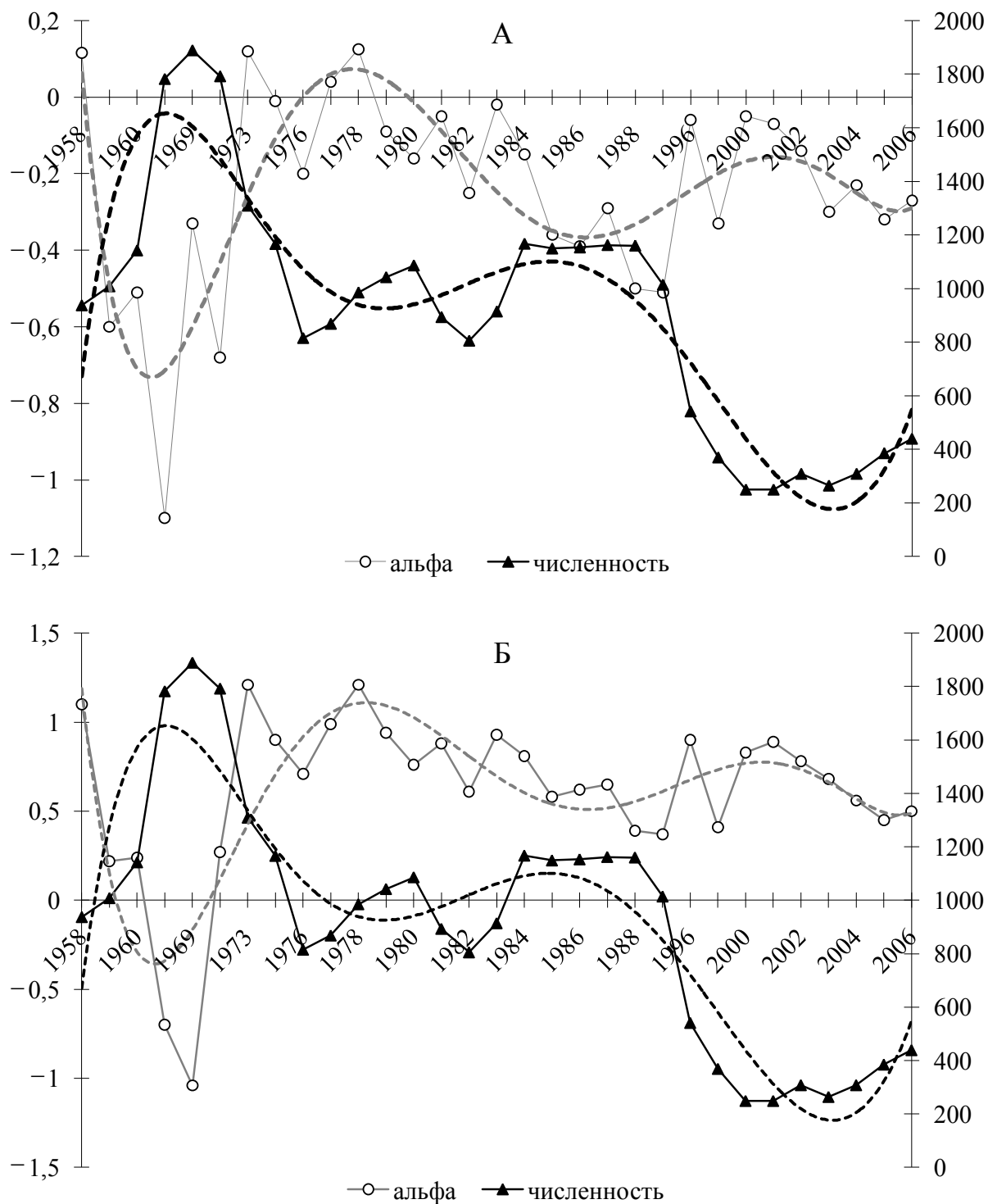


Рис. 56. Сопряженная динамика численности рвущих оленей и значений коэффициентов α_1 (А) и α_2 (Б)

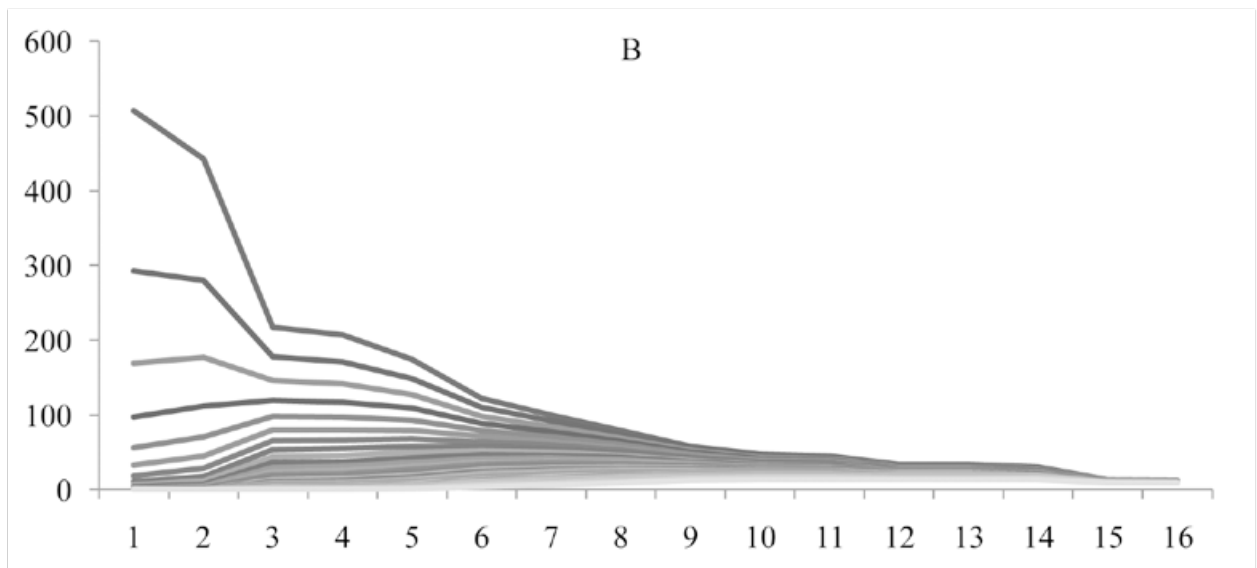
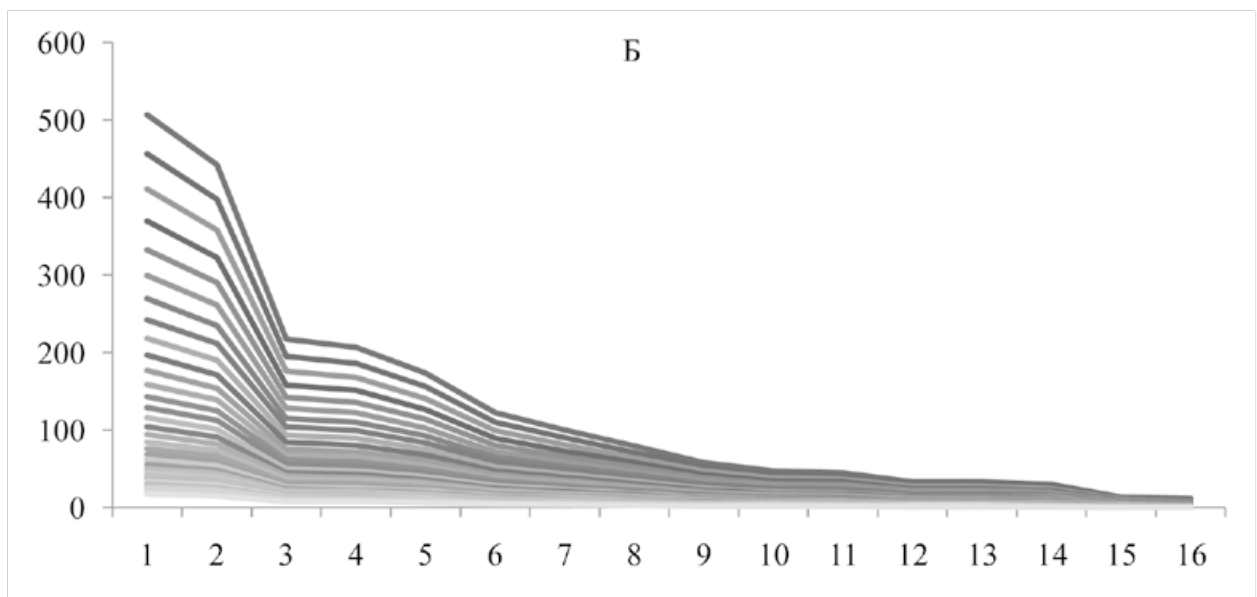
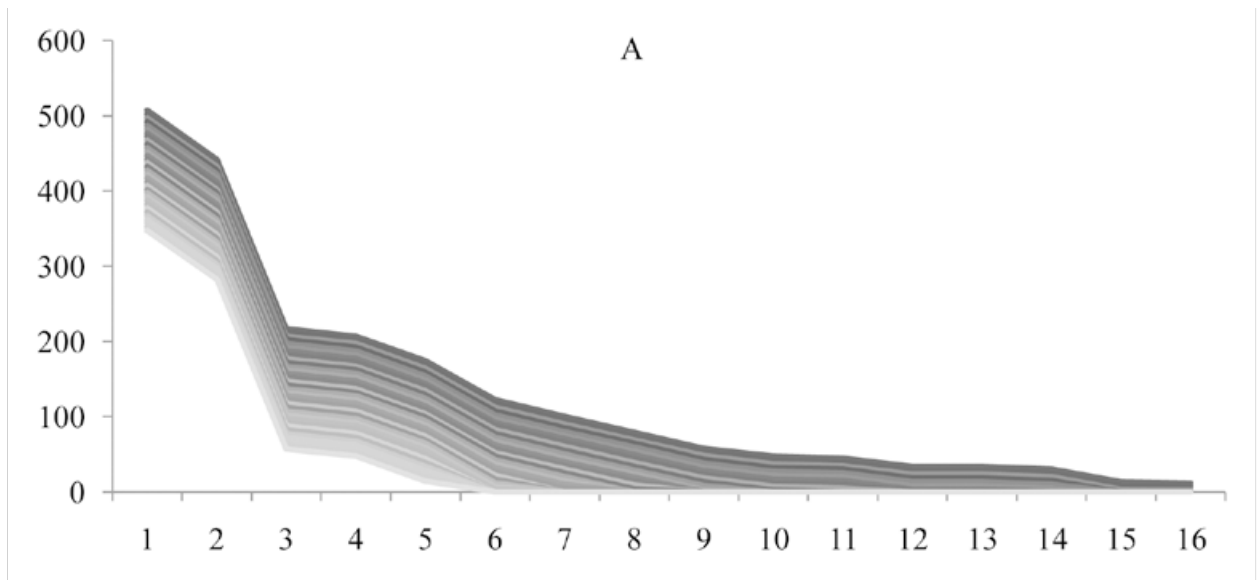


Рис. 57. Имитационная модель изменения численности локальных группировок серны при гипотетическом уменьшении их: А – на одинаковое число; Б – на одинаковую процентную величину; В – на пропорциональную численности процентную величину (ось X – ранг локальной группировки, ось Y – численность серны)

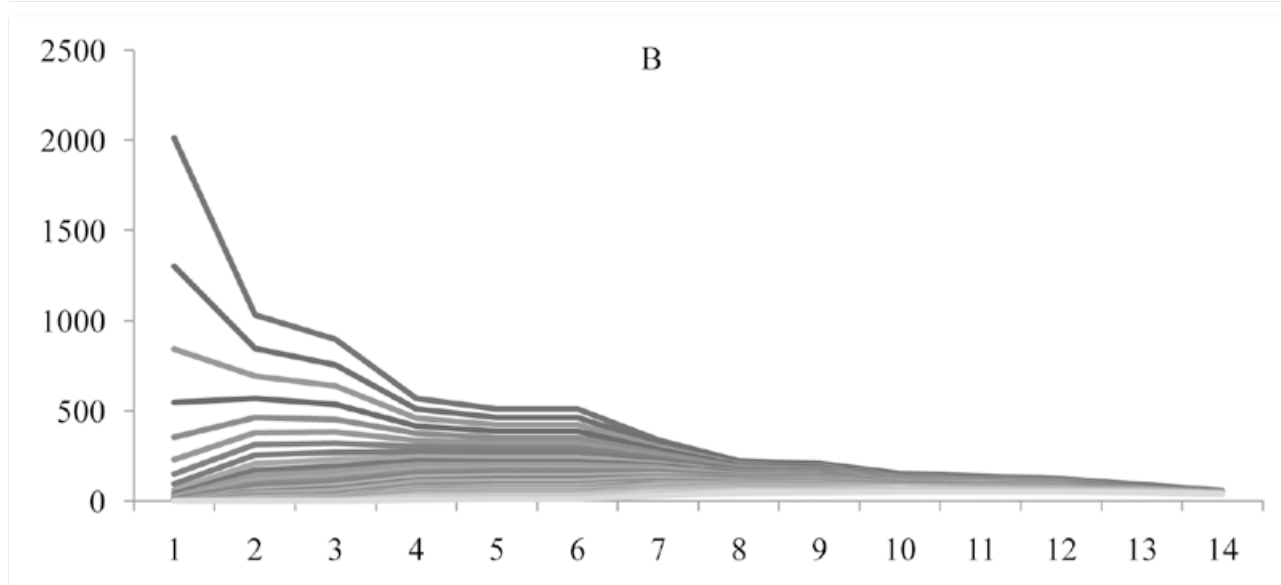
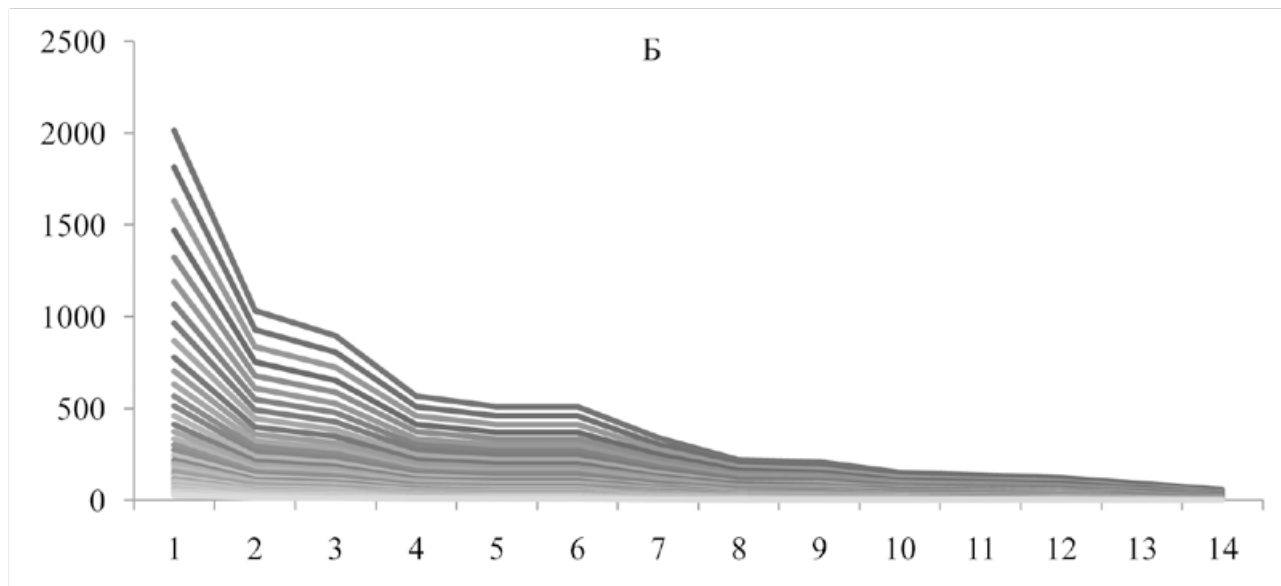
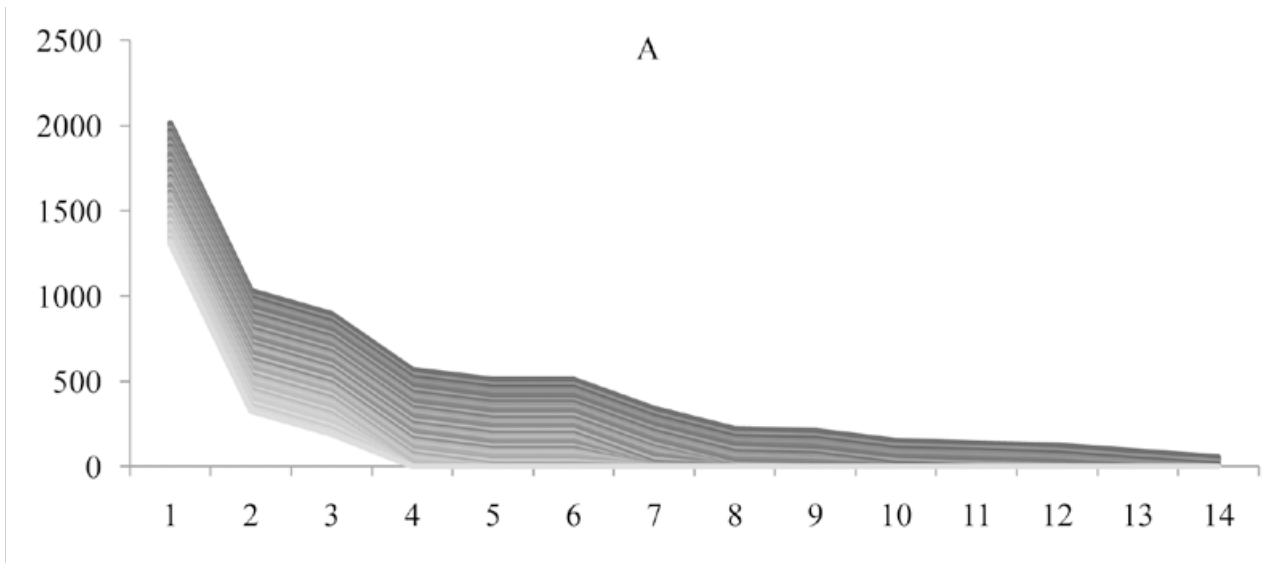


Рис. 58. Имитационная модель изменения численности локальных группировок тура при гипотетическом уменьшении их: А – на одинаковое число; Б – на одинаковую процентную величину; В – на пропорциональную численности процентную величину (ось X – ранг локальной группировки, ось Y – численность тура)

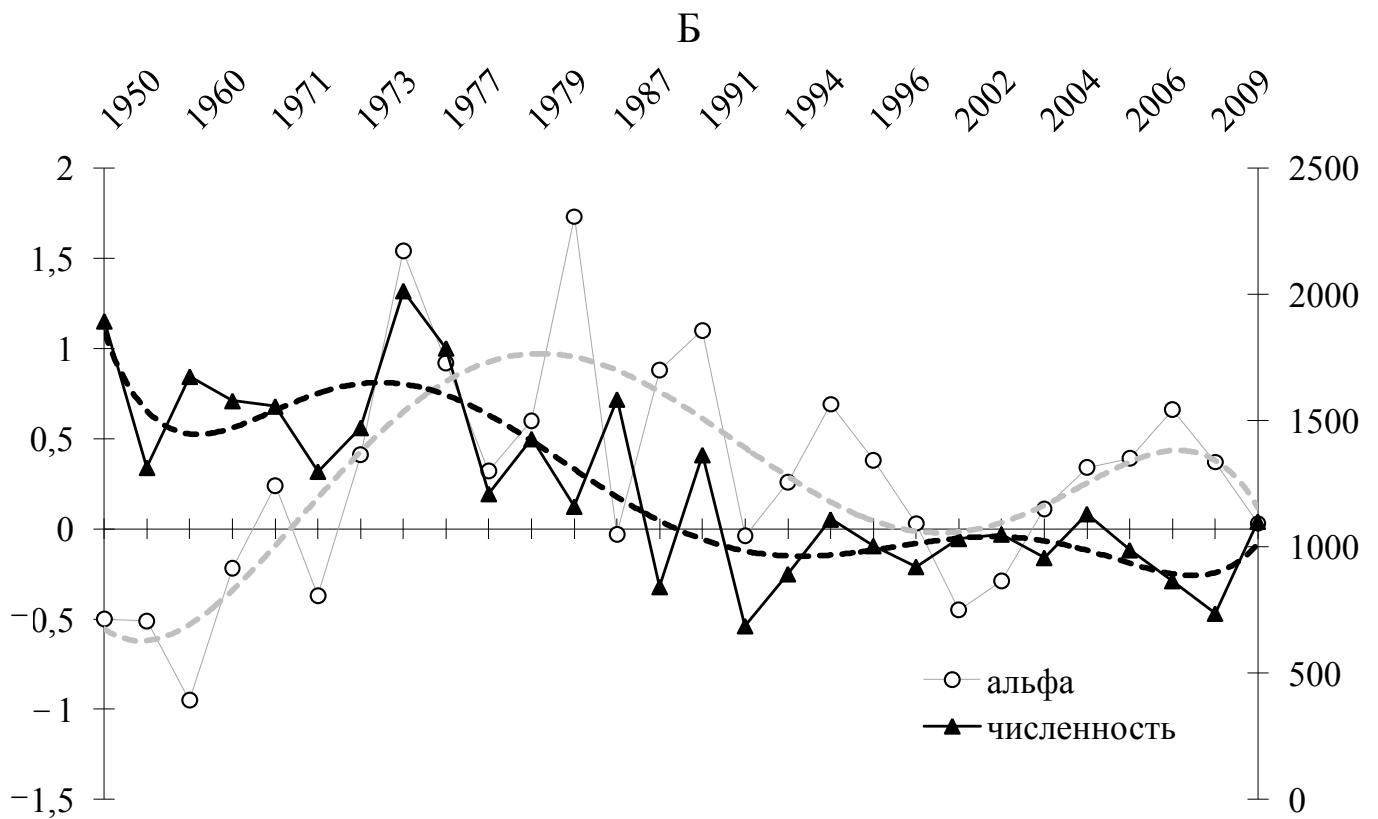
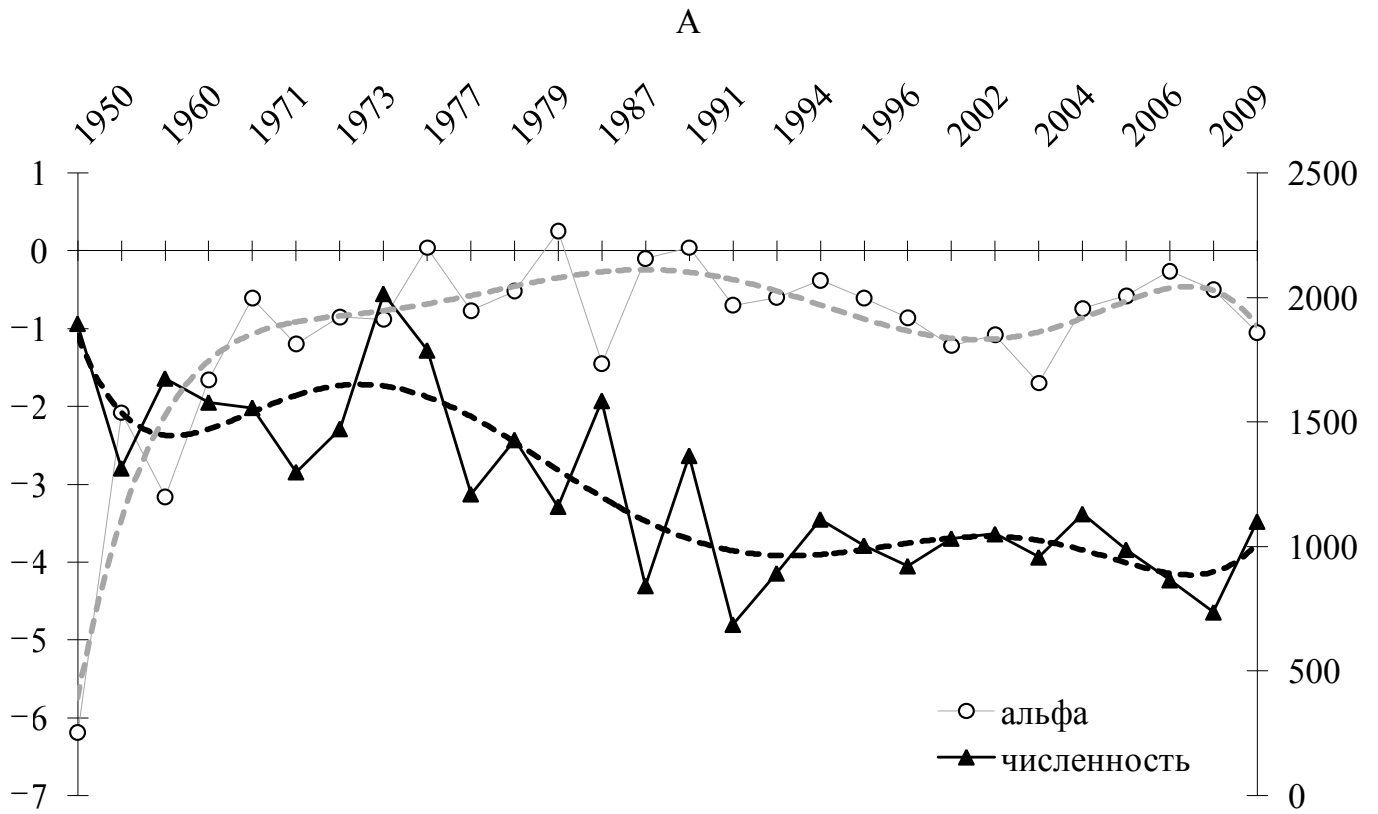


Рис. 59. Сопряженная динамика численности популяции серны и значений коэффициентов α_1 (А) и α_2 (Б)

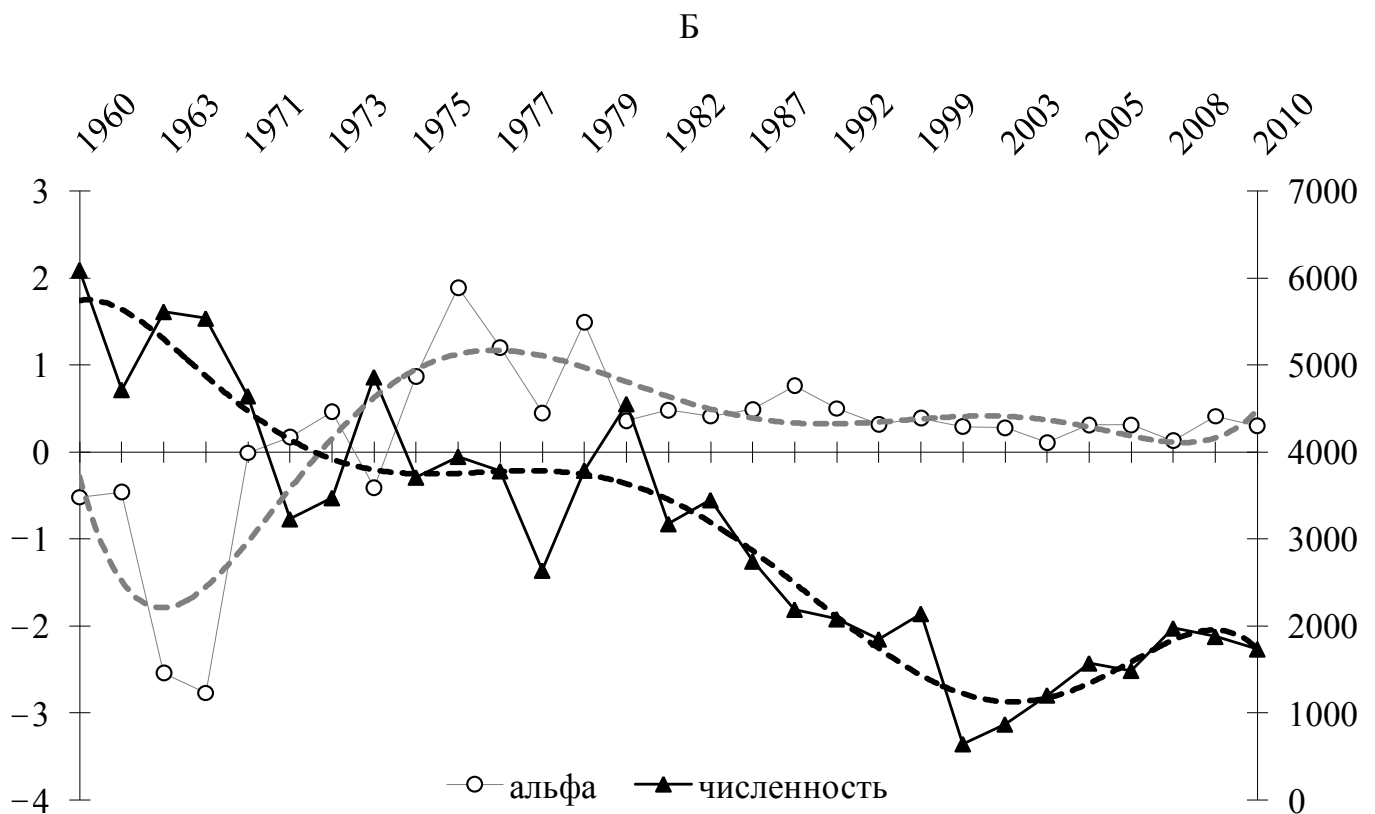
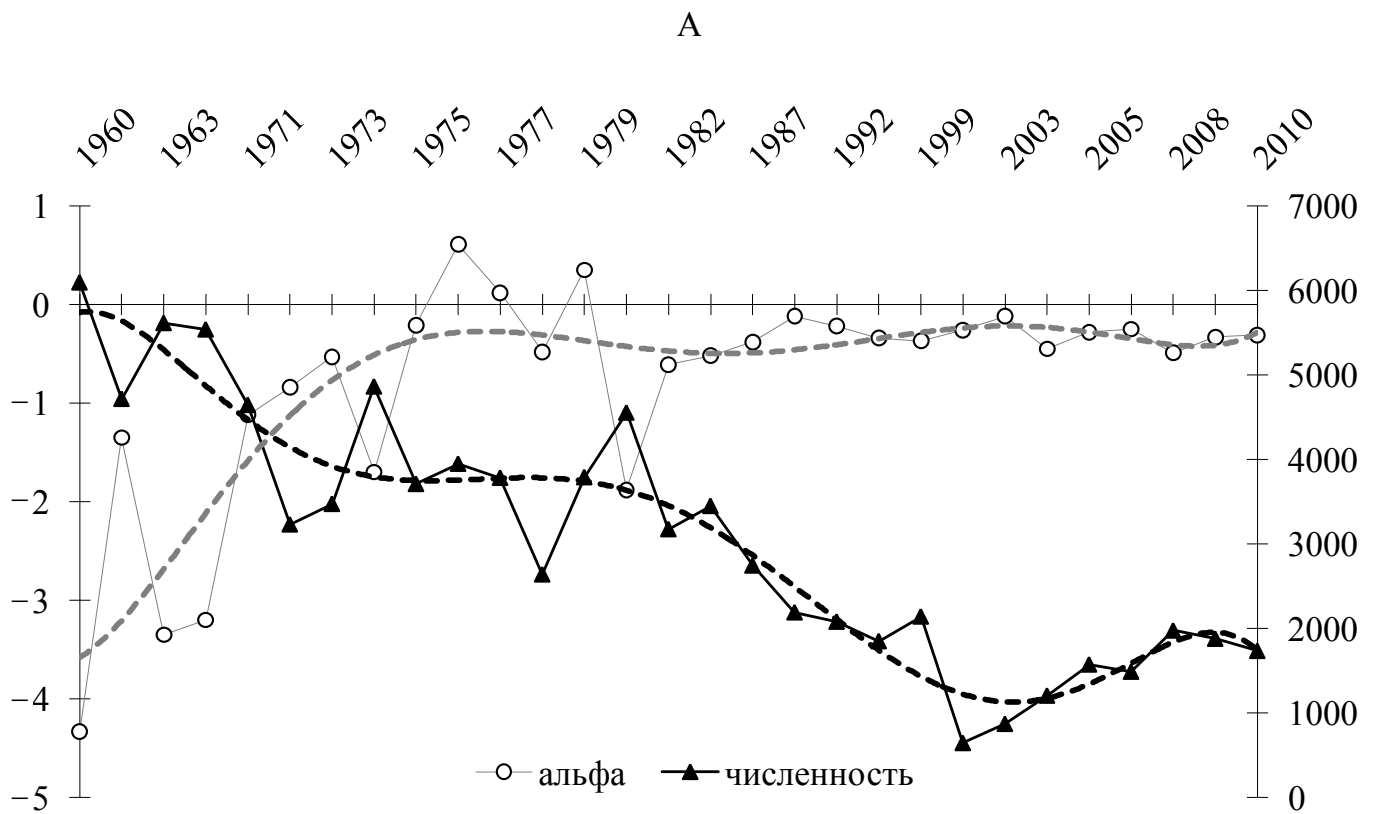


Рис. 60. Сопряженная динамика численности популяции тура и значений коэффициентов α_1 (А) и α_2 (Б)

Изменение средней численности локальных группировок копытных на разных по численности участках и распределение этих участков в разные временные периоды, показанные для оленя – на рис. 61, для серны – на рис. 62 и для тура – на рис. 63, также подтверждают, что и сокращение, и рост численности популяции происходят за счет более многочисленных локальных субъединиц.

Для оленя, несмотря на значительные колебания численности (рост в 1958–1969 гг., падение в 1969–1980 гг.) значения коэффициента α_2 хотя и сильно варьируют, все же остаются в пределах 0–1, выходя за них лишь в 1963, 1969 и 1978 гг., когда изменение численности популяции оленя можно было охарактеризовать как «хаотично стремительное» (рис. 56). Примечательно, что рост и падение численности популяции в эти периоды почти не повлияли на среднюю численность оленей в разных по численности локальных группировках (рис. 61 А), а вот их соотношение изменилось: число многочисленных уменьшилось, а малочисленных – увеличилось (рис. 61 Б). В процессе формирования оптимальной популяционной структуры, характерной для периода 1980–1988 гг., изменилось соотношение многочисленных и средних по численности участков, а число малочисленных осталось прежним. И опять средняя численность оленей в разных по численности локальных группировках в 1980–1988 гг. почти не изменилась, по сравнению с предыдущим периодом.

В 1990–2004 гг., когда в результате браконьерства численность оленя сократилась с 3500 до 600 особей, многочисленные и средние по численности участки (за исключением одного) исчезли, превратившись в малочисленные, общее число участков не изменилось. Средняя численность оленей на соответствующих участках, как и прежде, изменилась незначительно. В этот критический для популяции оленя период количество сеголетков, учитываемых в период гона, сократилось втрое и составило всего 3–4%, половозрастная структура характеризовалась относительным увеличением доли взрослых самцов. Это увеличило влияние на популяцию группы факторов демографической неопределенности (Шаффер, 1989), и в совокупности с отсутствием многочисленных группировок и низкой численностью оленей по всему ареалу не позволило популяции в относительно короткий срок восстановить численность до оптимального уровня, несмотря на существенное снижение антропогенного преследования оленей на территории заповедника.

В период 2009–2012 гг. ситуация почти не изменилась, лишь несколько сдвинулось соотношение средних по численности и малочисленных участков в пользу первых (рис. 61 Б). Однако это уже говорит о положительных тенденциях в динамике численности и структуре популяции оленя.

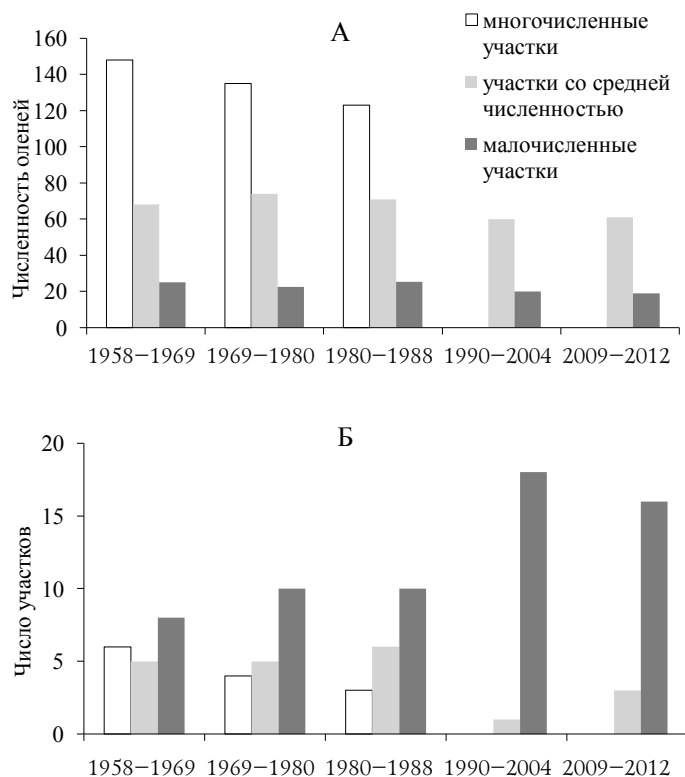


Рис. 61. Изменение средней численности ревущих оленей (А) на относительно многочисленных участках, на участках со средней численностью и малочисленных участках и распределение этих участков в разные временные периоды (Б)

Что касается серны, снижение численности популяции в 1948–1958 гг. почти не повлияло на соотношение плотности различных локальных группировок (рис. 62 А), однако привело к тому, что один из участков с высокой плотностью перешел в категорию средней плотности, еще один – в категорию низкой плотности (рис. 62 Б). В таком равновесном состоянии популяция серны просуществовала довольно длительное время (1959–1987 гг.), и затем ее численность из-за браконьерства вновь стала сокращаться.

Как и в популяции оленя, в период 1988–1999 гг. у серны исчезли участки с высокой плотностью, и снизилось число со средней, перейдя в категорию с низкой плотностью. Плотность же серны по сравнению с предыдущим периодом изменилась мало. Соотношение разных по плотности участков в следующий период (2000–2013 гг.) не изменилось вовсе, но плотность серны несколько увеличилась и на участках со средней и с низкой плотностью, что также может говорить о процессе восстановления численности и структуры популяции серны.

В популяции тура в период 1957–1970 гг. численность была настолько высока, что во всем ареале было только 4 участка с низкой плотностью (рис. 63 Б).

Однако после снижения численности в период 1971–1987 гг. установилось соотношение разных по плотности участков, сходное с популяциями оленя и серны, когда участки с низкой плотностью преобладают. Плотность тура на разных участках почти не изменилась (рис. 63 А). Следующее снижение численности привело к тому, что в период 1988–2003 гг. в популяции тура сохранил-

ся всего один участок со средней плотностью, остальные же перешли в категорию низкой плотности. Но, как и в популяциях оленя и серны, общее число участков не изменилось. В период 2004–2010 гг. соотношение участков остается прежним, несколько снижается плотность тура на участках со средней плотностью и увеличивается — на участках с низкой плотностью.

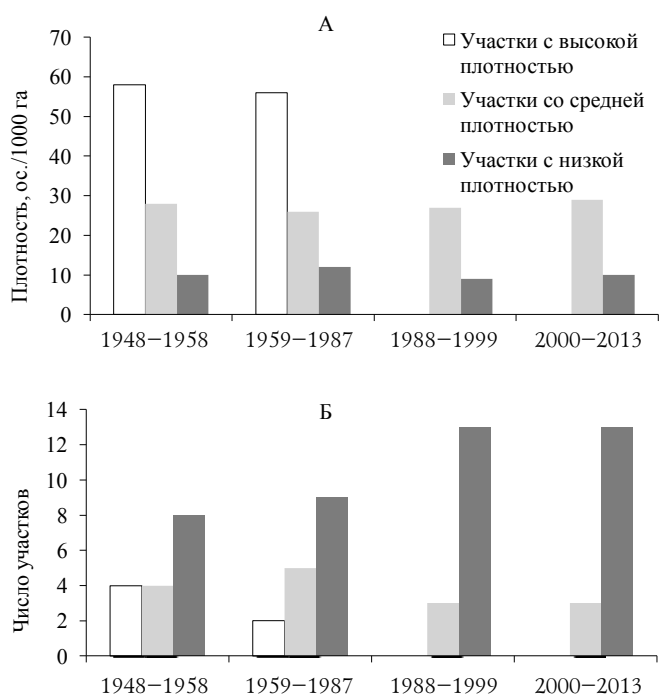


Рис. 62. Изменение средней численности серны (А) на участках с разной плотностью и распределение этих участков в разные временные периоды (Б)

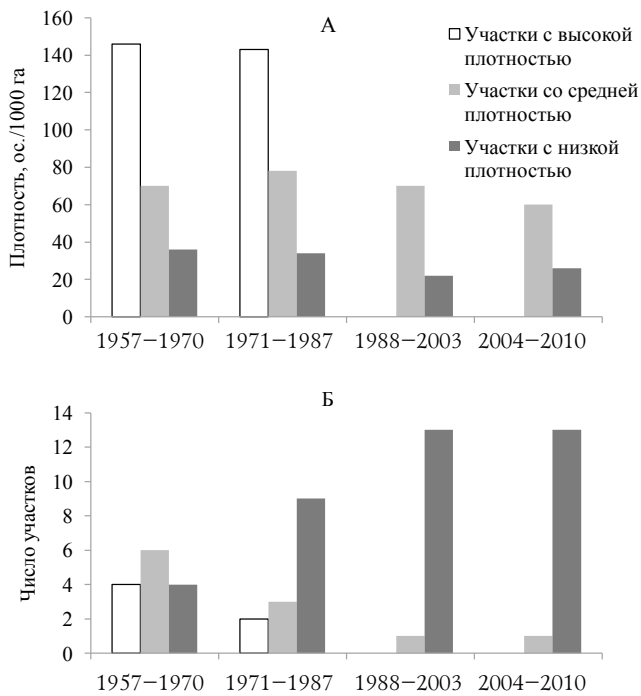
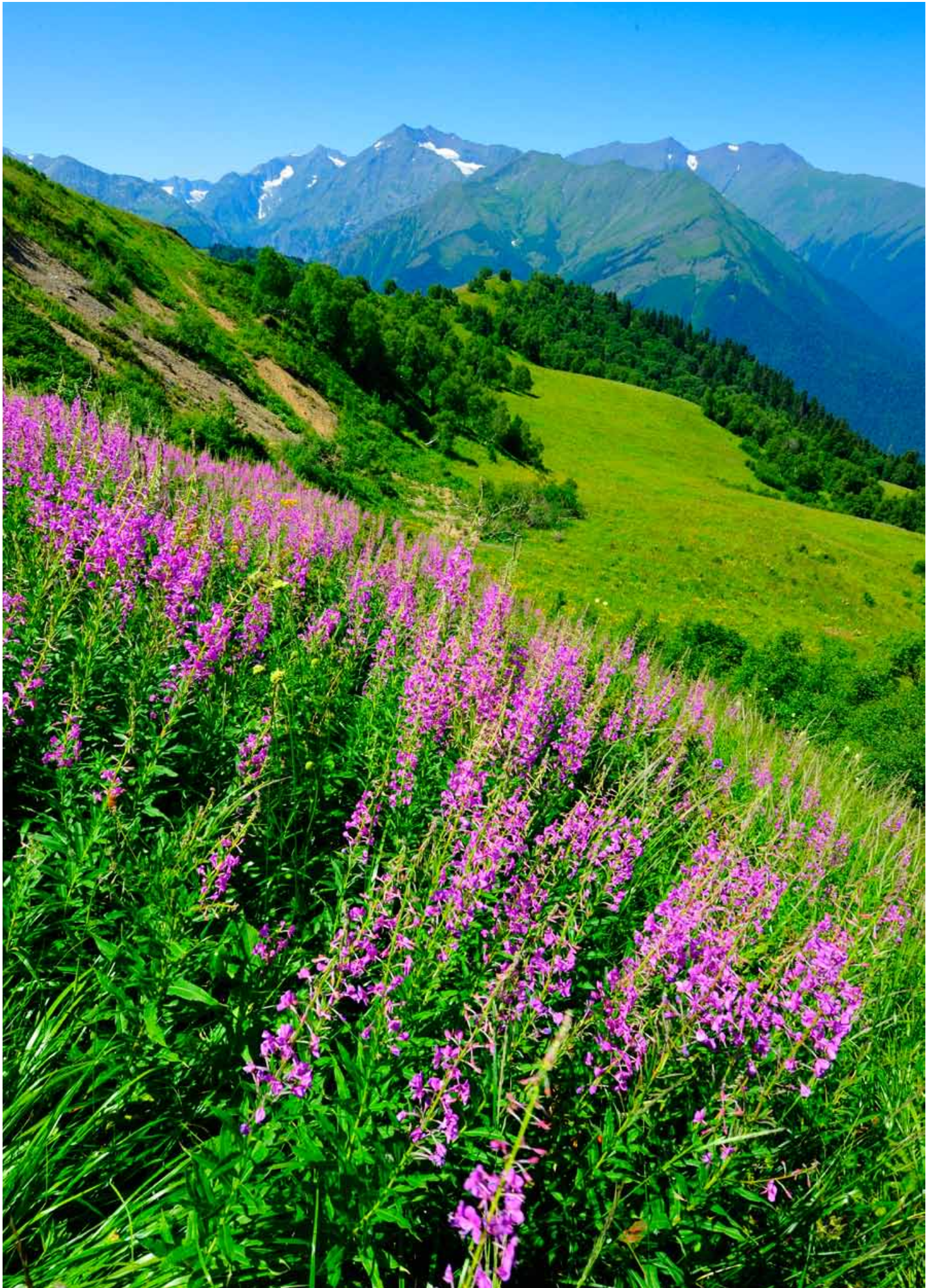


Рис. 63. Изменение средней численности тура (А) на участках с разной плотностью и распределение этих участков в разные временные периоды (Б)

Таким образом, выявленный механизм изменения численности популяций оленя и высокогорных копытных состоит в том, что при меняющихся условиях среды изменяется численность животных, прежде всего, в относительно многочисленных локальных группировках, а малочисленные остаются стабильными. Такой механизм приводит к тому, что в периоды погодных аномалий или увеличения антропогенного воздействия численность в локальных субъединицах постепенно выравнивается, сохраняясь в каждой из них на минимальном уровне. Сохраняется ареал и, следовательно, продолжается поддержание системы биологического сигнального поля популяции. В отсутствие неблагоприятных факторов это в свою очередь позволяет новым поколениям животных с наименьшими временными и энергетическими затратами воспроизвести пространственную структуру своих предшественников.



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, в ответ на массовое браконьерство в конце XX в. популяции копытных Кавказского заповедника отреагировали по-разному. У зубра произошло радикальное *изменение* пространственной структуры популяции. В течение десятка лет изменились ареал и степень освоенности, пути сезонных перемещений, места зимовок и солонцевания, сформировались новые локальные группировки. Такой механизм популяционного ответа на действие неблагоприятных факторов среды соответствует «стратегии агрегаций» (Одум, 1975), когда концентрация животных в труднодоступных местообитаниях существенно снижает демографическую и частично средовую неопределенности (Шаффер, 1989), однако повышает зависимость популяции от катастрофических факторов.

В популяциях оленя, серны и тура при сокращении численности, наоборот, наблюдается *сохранение* пространственной структуры и ареала, но выравнивается численность животных в локальных группировках на уровне, близком к минимальному. Этот механизм, с одной стороны, увеличивает демографическую неопределенность популяции или ее локальных субъединиц, но с другой — снижает вероятность вымирания от действия катастрофических факторов. Такая стратегия выживания может объясняться более высокой, по сравнению с зубром, плодовитостью оленя и более низкой толерантностью к таким факторам среды, как высота снежного покрова и хищничество волка.

Вслед за ограничением браконьерского преследования животных в 2000-х гг. происходит постепенное восстановление численности популяций копытных. При этом в популяции зубра наблюдается устойчивый рост: к 2013 г. численность зубра в заповеднике приближается к уровню благополучных 1980-х гг.

В популяциях оленя, тура и серны также происходят процессы восстановления, но значительно медленнее: низкая численность животных всех локальных группировок по всему ареалу не позволяет популяциям быстро увеличить численность, как это было бы возможно при наличии многочисленных группировок. К 2013 г. популяции оленя, серны и тура едва достигли 50% от оптимального уровня 1980-х гг.

Каковы дальнейшие перспективы сохранения популяций копытных в Кавказском заповеднике и вообще на Северо-Западном Кавказе?

Когда одному высокопоставленному чиновнику охраны природы в начале 2000-х гг. предложили финансировать восстановление зубра в Кавказском заповеднике, он ответил, что ничего не нужно восстанавливать — просто охраняйте заповедник. Как это ни удивительно, но в данном случае чиновник оказался совершенно прав. Безусловно, режим особой охраны федеральной ООПТ — серьезная гарантия сохранения видов и местообитаний.

Именно охрана территории заповедника от браконьерства извне и искоренение внутреннего браконьерства вместе с пространственными изменениями самой популяции зубра, описанными выше, вывели ее из тупика, заканчивающегося вымиранием. Однако горным зубрам Кавказского заповедника «повезло», они имели возможность пространственной адаптации к браконьерству благодаря довольно большой площади заповедника.

Группировки зубров, обитающие в Кизгичской долине (Архызский участок Тебердинского заповедника) и в междуречье Ардона и Фиагодона на Центральном Кавказе (Цейский федеральный заказник), такой возможности не имели. Площадь первого участка — около 20 тыс. га, второго — около 30 тыс. га, кроме того, и тот, и другой по периметру изолированы непроходимыми для зубра ущельями и гребнями гор. Зубры этих группировок в конце 1990-х гг. были практически полностью уничтожены прямо на месте: в долине Кизгича сохранились не более десятка особей из пятидесяти, а в Цейском заказнике — около 30 (из двухсот). Достоверные данные о росте численности этих группировок отсутствуют. Перспективы их восстановления, несмотря на усилия WWF России, сомнительны из-за их территориальной ограниченности. Даже если исключить повторение браконьерского произвола, численность зубров здесь не может превысить нескольких десятков особей. При такой численности и отсутствии возможности формирования нескольких относительно изолированных группировок неизбежно близкородственное скрещивание и связанные с ним проблемы (Olech, 1987).

Как уже говорилось, численность популяции зубров в Кавказском заповеднике продолжает расти. При сохранении этой тенденции неизбежен новый скачок расселения зубров. Возможности территории заповедника,

скорее всего, в ближайшее время будут исчерпаны, и зубры будут вынуждены распространяться за пределы заповедника вдоль его северной периферии. В этом случае «просто охраны» зубров в границах заповедника будет недостаточно. Зубры уже на протяжении нескольких лет не могут «укрепиться» в урочище Западня в верховьях реки Куна, на хребте Корыто, в долинах Малого и Большого Сахрая. Здесь, в лесном фонде Адыгеи, ведется неустойчивая и неэффективная охотничья и лесохозяйственная деятельность, развито случайное браконьерство (встречи диких животных в этой части Адыгеи скорее исключение, чем правило) и неорганизованный туризм, в расположенных рядом селениях крайне неблагоприятная социальная и экономическая обстановка. Не лучше ситуация на территории Краснодарского края с восточной стороны массива Большой Тхач. А ведь совокупная емкость этих предгорных местообитаний для зубра достигает **нескольких тысяч особей (Немцев, 1985)**. Здесь вполне возможно создание крупнейшей в мире саморегулирующейся вольной метапопуляции зубров, включающей несколько самостоятельных локальных субъединиц. Возможности управления такой популяцией огромны: от туристического бизнеса до программы реинтродукции в других регионах. Кроме зубра, в этих лесах возможно обитание крупных популяций оленя, серны, косули, кабана. Но, как показывает опыт последних двадцати лет, без изменения режима природопользования формирование и постоянное обитание здесь группировок зубра и других копытных невозможно.

Какие меры могли бы изменить тупиковую ситуацию с природопользованием в сопредельных с заповедником районах? Прежде всего, изменение статуса этих земель. По-видимому, оптимальным было бы создание достаточно крупной федеральной особо охраняемой природной территории в категории национального парка. Это существенно бы снизило скорость процесса превращения в остров, изолят территории Кавказского заповедника. Опасности этого процесса очевидны (**Уилкоккс, 1983; Примак, 2002**). Огромные площади экологически родственного ненарушенного окружения заповедника, составляющие своеобразный барьер антропогенным нарушениям, постепенно разрушаются. На протяжении девяностолетней истории заповедника этот процесс не прекращался никогда. Каждая электролиния, дорога, лесной волок или просека, проложенная в окрестных лесах, каждая турбаза, построенная у границ заповедника, каждая отара овец, пасущаяся на окрестных с заповедником горных лугах, не говоря уже о браконьерском произволе 1990-х гг. и олимпийском строительстве у южных границ заповедника, постепенно сокращали площадь районов, функционирование которых было близко к естественному. Особую тревогу вызывают новейшие проекты масштабного курортного и дорожного строительства, затрагивающие собственно территорию заповедника. Реализация любого из них уничтожит не только диких животных, но и сам заповедник.

Отношение к диким копытным практически среди всех слоев населения сегодня сугубо утилитарное. Ситуация осложняется проблемой психологического характера: зубр не стал харизматическим в России, на Кавказе, животным, как, например, в Польше, где существует настоящий культ зубра. До сих пор камнем преткновения является участие в горной линии разведения зубров бизона: нечистокровный, следовательно, не имеет прав на существование в дикой природе. Олень и тур в Краснодарском крае, серна — в Карачаево-Черкесии продолжают оставаться в числе охотничьих видов, несмотря на многолетний коллапс охотничьего хозяйства в регионе. Даже в самом Кавказском заповеднике отношение к диким животным, скажем так, старомодное. На протяжении десятилетий с разной интенсивностью в отдельные периоды в заповеднике пытаются «улучшить» условия обитания копытных, забывая, что обширная территория заповедника и его ресурсы позволяют обеспечить равновесие в системе пастбища — копытные — хищники безо всякого влияния человека. Набор мер этого «улучшения» невелик: уничтожение волка и закладка искусственных солонцов. Но, если первая мера просто бессмысленна, поскольку в заповеднике отнюдь не волк определяет численность жертв, а наоборот (**Трепет, Ескина, 2011, 2012, 2013**), то вторая мера — это прямое вмешательство в сложившееся биологическое сигнальное поле целого ряда видов (**Трепет, 2013**). Требуется модернизация системы и методы охраны территории заповедника, необходима оптимизация его внутренней инфраструктуры и хозяйственной деятельности.

Распространение режима особой охраны на сопредельные с заповедником северные предгорные леса по линии селений Хамышки — Новопрохладное — Узловой — Псебай, по-видимому, единственная гарантия долговременного сохранения популяций зубра, оленя и серны в этой части Кавказа (что касается тура, здесь его распространение за пределы заповедника из-за отсутствия необходимых местообитаний невозможно). Появление новых локальных группировок копытных увеличит эффективную численность популяций и, следовательно, повысит их устойчивость.

Это означает полную смену направлений развития экономики в горной части Адыгеи и Мостовского района Краснодарского края. Конечно, это непростая задача, и успешных примеров ее решения в России не много. По сути, лишь программа восстановления амурского тигра принесла ощутимые плоды. За 15 лет работы в ареале тигра создано 6 новых особо охраняемых территорий площадью 968 тыс. га, сохранены местообитания в кедровых орехово-промысловых зонах площадью около 511 тыс. га, создана и получает регулярную поддержку оперативная группа «Тигр», оснащены несколько антибраконьерских бригад, охраняющих диких копытных

в ареале амурского тигра, внедрена «Программа восстановления диких копытных животных на территории охотничьих хозяйств» на площади 2.5 млн га. В результате совместными усилиями государственных и общественных экологических организаций достигнута стабилизация численности тигра на уровне около 450 особей (www.wwf.ru).

Вместе с тем, в настоящее время существуют хорошие предпосылки для реализации такого проекта на Северо-Западном Кавказе. Эффективность хозяйственного использования (лесного и охотничьего) северных предгорий Кавказского заповедника близка к нулю по причине полного истощения ресурсов, а их кормовой потенциал для копытных очень велик. Население близ расположенных селений немногочисленно и может рассматриваться как местный трудовой ресурс. Эта территория не представляет интереса для масштабного курортного строительства. И, самое главное, в сопредельном заповеднике пока еще обитают крупнейшие на Кавказе жизнеспособные популяции копытных — источник расселения животных в предгорья.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдурахманов М.Г., 1973. Экология, охрана и использование туров Дагестана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала. 24 с.
- Александров В.Н., Голгофская К.Ю., 1965. Кормовые угодья зубров Кавказского заповедника // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 8. Майкоп. С. 129–154.
- Александров В.Н., 1958. К изучению естественного питания зубров в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 4. Майкоп. С. 37–56.
- Александров В.Н., 1968. Экология Кавказского оленя // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 10. М. С. 95–200.
- Андреевский М.В., 1907. Охота на зубров // Природа и охота. № 12. С. 895–899.
- Аскеров Э.К., Кулиев С.М., Айдынов Т.Г. 2006. Результаты учетов кавказского благородного оленя (*Cervus elaphus* L., 1758) в Северо-Западном Азербайджане в 2003–2004 гг. // Труды Института Зоологии НАН. Т. XXXVIII. Баку. С. 87–93.
- Ахмедов Э.Г., Магомедов М.-Р.Д., 2000. Закономерности формирования демографической структуры популяции дагестанского тура (*Capra cylindricornis*) // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 4. С. 461–470.
- Баркан В.Ш., 2007. Волк как естественный регулятор численности дикого северного оленя в Лапландском заповеднике (Кольский полуостров) // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Т. 112. № 2. С. 1–7.
- Башкиров И.С., 1936. Восстановление зубра на Кавказе // Архив Кавказского государственного заповедника. Инв. № 92. Майкоп.
- Башкиров И.С., 1939. Кавказский зубр. М.: Гл. упр. по заповедникам, зоопаркам и зоосадам. С. 3–72.
- Бибина К.В., 2008. Состояние популяций тура (*Capra caucasica*) и серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Выпуск 18. Майкоп: ООО «Качество». С. 129–135.
- Бобырь К.Г., 2002. Экологические особенности и охрана западнокавказского тура (*Capra caucasica* Gldenstaedt et Pallas, 1783) Тебердинского заповедника: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ставропольская государственная сельскохозяйственная академия. Ставрополь. 21с.
- Бобырь Г.Я., 1999. Редкие виды копытных и хищных Карачаево-Черкесии // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М. С. 30–39.
- Буневич А.Н., 2007. Динамика и структурно-функциональные особенности популяции зубра (*Bison b. bonasus* L.) Беловежской Пущи: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск: Институт зоологии НАН Беларуси. 26 с.
- Буневич А.Н., Кочко Ф.П., 1988. Динамика численности и структура популяции зубров Беловежской Пущи // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука. С. 96–114.
- Бэр К.М., 1865. По поводу статьи С.А. Усова «Зубр» // натуралист. № 7. С. 127–128.
- Васильев Я.К., 1879. Несколько слов о нахождении в Черноморском округе зубров и куниц // Известия Кавказского Общества Любителей Естественного. Кн. 1. С. 47–49.
- Вейнберг П.И., 1999. О состоянии популяции и особенностях биологии безоарового козла (*Capra aegagrus Erxleben*) в Дагестане // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 104. Вып. 4. С. 12–20.
- Вейнберг П.И., 2002. Многолетняя динамика численности, половой и возрастной структуры популяции дагестанского тура (*Capra cylindricornis Blyth, 1841*) в Северо-Осетинском заповеднике // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 107. Вып. 2. С. 14–22.
- Вейнберг П.И., Комаров Ю.Е., 2004. Современное состояние популяции зубра в Северной Осетии – Алании // Проблемы сохранения и восстановления зубра. Сб. науч. трудов. Данки. С. 85–90.
- Верещагин Н.К., 1959. Млекопитающие Кавказа. М. 701 с.
- Верещагин Н.К., Семенов-Тянь-Шанский О.И., 1948. Остатки копытных в святилищах Северной Осетии // Природа. № 9. С. 70–71.
- Верещагин Н.К., Забродин В.А., Карбаинов Ю.М. и др., 2002. Овцебык в тундре России: Эксперимент XX века по восстановлению исчезнувшего вида / ред. Ловелиус Н.В. СПб.: Астерион. 152 с.
- Верещагин Н.К., Наниев В.И., 1949. Прежнее и современное распространение копытных в Северной Осетии // Зоол. журн. Т. XXVIII. Вып. 3. С. 277–280.
- Виноградов А.Ф., 1871. Зубр (*Bison europaens*) Северо-Западного Кавказа // Труды второго съезда естествоиспытателей в Москве. М. С. 180–189.
- Воробьев В.И., 1896. Верховья Белой // Известия Кавказского отдела Императорского Русского Географического Общества. Т. 11. Вып. 2. М. С. 173–218.
- Воронин И.В., Саншюков Х.Б., 1972. Нальчикское лесохозяйственное хозяйство. Нальчик. 51 с.
- Гаспарян А.М., 1974. Экология безоарового козла // Зоологический сборник Академии наук Армянской ССР. Вып. 14. С. 78–106.

- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г., 1961. Млекопитающие Советского Союза. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа. 776 с.
- Гептнер В.Г., Цалкин В.И., 1947. Олени СССР (Систематика и зоогеография). М.: Изд-во МОИП. 176 с.
- Гиляров А.М., 1990. Популяционная экология: учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ. 191 с.
- Голгофская К.Ю., 1970. Рост населения копытных и состояние кормовых угодий Кавказского заповедника // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 125. Вып. 4. С. 17–21.
- Голубев В.Н., 1986. Восстановительная сукцессия и синтез растительности на Крымском яйле в условиях заповедного режима // Растительный покров высокогорий. Л. С. 213–220.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды в Республике Дагестан, 2012.
- Григорьев С.П., 1928. Географическое обследование Кавказского заповедника // Архив Кавказского государственного заповедника. Майкоп. Инв. № 85.
- Даль С.К., 1954. Животный мир Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР. 415 с.
- Даль С.К., 1950. Позвоночные животные прибрежной полосы озера Севан и изменение их группировок в связи со спуском водоема // Зоол. сб. Арм.ССР. Т. 7. Ереван. С. 5–51.
- Данилкин А.А., 1999. Олени (Cervidae). М.: ГЕОС. 552 с.
- Данилкин А.А., 2005. Полорогие (Bovidae). М.: Т-во научных изданий КМК. 550 с.
- Де Люка Ж., 1879. Описание перекопских и ногайских татар, черкесов, мингрелов и грузин // Записки Одесского общества истории и древностей. Т. 11. С. 473–493.
- Динник Н.Я., 1902. Верховья Малой Лабы и Мзымты // Записки Кавказского отдела Императорского Русского Географического Общества. Кн. 22. Вып. 5. С. 1–73.
- Динник Н.Я., 1884. Горы и ущелья Кубанской области // Записки Кавказского Отдела Императорского Русского Географического Общества. Кн. 13. Вып. 1. С. 307–363.
- Динник Н.Я., 1910. Звери Кавказа. Часть 1. Китообразные и копытные // Записки Кавказского Отдела Императорского Русского Географического Общества. Кн. 27. 538 с.
- Динник Н.Я., 1897. Кубанская область в верховьях рек Уруштена и Белой // Записки Кавказского отдела Императорского Русского Географического Общества. Кн. 19. С. 1–81.
- Динник Н.Я., 1899. Несколько слов о кавказском зубре // Естествознание и география. № 2. С. 57–61.
- Динник Н.Я., 1890. Путешествие по Дигории // Записки Кавказского Отдела Императорского Русского Географического Общества. Кн. 14. Вып. 1. С. 1–61.
- Динник Н.Я., 1909. Истребление дичи в горах Кубанской области // Природа и охота. № 10–11. С. 69–78.
- Динник Н.Я., 1899. Верховья Большого Зеленчука и хребет Абишира-Ахуба. Тифлис: Типография К.П. Козловского. 39 с.
- Динник Н.Я., 1896. Кавказская серна и ее образ жизни // Природа и охота. Февр. С. 36–59.
- Дубень А.В., 1985. Численность и структура популяции серн во взаимосвязи с некоторыми экологическими факторами // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов н/Д: Изд-во Ростовского ун-та. С. 31–49.
- Дуров В.В., 1987. Кабан Западного Кавказа (биология, охрана, хозяйственное использование): автореф. дис. ... канд. биол. наук. ВНИИ охраны природы и заповедного дела. М. 19 с.
- Дуров В.В., 1983. Динамика популяции кавказского оленя на Западном Кавказе // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М. С. 171–174.
- Дыренков С.А., Голгофская К.Ю., Немцев А.С., 1990. Зубры Кавказского заповедника и их влияние на растительность. Биогенные сукцессии // Вопр. биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ. С. 96–151.
- Ескина Т.Г., 2003. О средообразующей роли горного зубра // Проблемы экологии горных территорий. Сб. науч. трудов Института экологии горных территорий Кабардино-Балкарского научного центра РАН. Нальчик. С. 54–55.
- Ескина Т.Г., 2003. Видовое богатство и динамика фитоценозов лесных полей Кавказского заповедника // Летопись природы Кавказского заповедника за 2002 г. Т. 2. Сочи. С. 322–343.
- Жарков И.В., 1959. О взаимоотношениях серн с домашними животными на высокогорных пастбищах Северо-Западного Кавказа // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 5. Майкоп: Адыгейское книжное изд-во. С. 3–38.
- Заблоцкий М.А., 1938. Проект ингабитации зубра // Архив Кавказского государственного заповедника. Инв. № 92. Майкоп.
- Заблоцкий М.А., 1956. Некоторые биологические особенности зубра и их изменения в условиях загонного содержания // Труды Приокско-Террасного заповедника. Т. 1. М. С. 5–65.
- Заблоцкий М.А., 1941. Результаты работ по переводу группы асканийских зубров в леса Кавказского заповедника в 1940 г. // Архив Кавказского государственного заповедника. Инв. № 92. Майкоп.

- Зубр. Морфология, систематика, эволюция, экология, 1979. М.: Наука. 496 с.
- Зубр на Кавказе, 2003 / ред. Раутиан Г.С. Москва – Майкоп: «Качество». 292 с.
- Кавказский зубр, 1867 // Кубанские войсковые ведомости. № 28. С. 4.
- Казьмин В.Д., Абрамов Е.С., 2004. Проблемы создания популяции вольноживущих зубров в национальном парке «Орловское поле» // Проблемы сохранения и восстановления зубра. Данки. С. 61–64.
- Калиновский А., 1900. Очерк кавказской фауны и кавказских охот // Охоты Кавказа. Тифлис. С. 1–40.
- Калугин С.Г., 1958. Зубры в естественных условиях Кавказского заповедника // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 4. Майкоп. С. 4–36.
- Калугин С.Г., 1968. Восстановление зубра на Северо-Западном Кавказе // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 10. М.: Лесн. промышленность. С. 3–94.
- Калугин С.Г., Немцев А.С., 1976. Зубры Северо-Западного Кавказа // Охрана природы Адыгеи. Майкоп. С. 67–72.
- Карцов Г., 1903. Беловежская Пуща. Ее исторический очерк, современное охотничье хозяйство и высочайшие охоты в Пуще. СПб. 414 с.
- Каталог типовых экземпляров крупных млекопитающих Кавказа в коллекциях национального музея Грузии. 2009. Тбилиси. 89 с.
- Климова В.Н., 1989. Ресурсы основных видов копытных и их использование в СССР // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. Ч. 1. М. С. 59–60.
- Кожечкин В.В., Кельберг Г.В., 2005. Влияние волка на изменение структуры популяции марала (*Cervus elaphus sibiricus* Sev.) на территории заповедника Столбы // Труды Тигирекского заповедника. № 1. С. 307–310.
- Кожечкин В.В., Шишикин А.С., Туманов И.А., 2003. Гибель лосей от росомахи в лесной зоне Красноярского края // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общ.). С. 164–165.
- Козло П.Г., 2003. Охотничьи копытные Беларуси: динамика численности и использования // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общ.). Матер. Международ. совещания. С. 165.
- Коли Г., 1979. Анализ популяций позвоночных. М. 360 с.
- Корзухин М.Д., Семевский Ф.Н., 1992. Синэкология леса. СПб.: Гидрометеиздат. 191 с.
- Корытин Н.С., 2002. Демографический анализ популяции лося на Среднем Урале // Зоол. журн. Т. 81. № 11. С. 1382–1388.
- Корытин Н.С., 2003. Оценка размеров абсолютной гибели лося от разных причин // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общ.). Матер. Международ. совещания. С. 174.
- Котов В.А., 1968. Кубанский тур, его экология и хозяйственное значение // Труды Кавказского государственного заповедника. М. Вып. 10. С. 201–293.
- Котов В.А., 1969. Трудная для диких копытных животных зима в Кавказском заповеднике // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. LXXIV (1). С. 57–61.
- Котов В.А., 1958. Питание рыси в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 4. Майкоп: Адыгейское книжное изд-во. С. 214–217.
- Котов В.А., 1960. Количественный учет серн в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 6. М. С. 185–189.
- Крайнова Л.В., 1947. Восстановление зубра на Кавказе // 20 лет Кавказского государственного заповедника. М. С. 61–76.
- Крайнова Л.В., 1951. Питание зубров Кавказского государственного заповедника // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 56. Вып. 6. С. 3–17.
- Красная книга Республики Дагестан. 2009. Махачкала. 536 с.
- Краснобрыжев В.И., 1936. Кавказский государственный заповедник // Архив Кавказского государственного заповедника. Инв. № 153. Майкоп.
- Краткий Ф.И., 1894. Восемнадцать дней на охоте // Природа и охота. № 12. С. 23–52.
- Кудактин А.Н., 1978. Об избирательности охоты волка на копытных в Кавказском заповеднике // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 83 (3). С. 19–28.
- Кудактин А.Н., 1975. Соотношение численности копытные – волк в Кавказском заповеднике // Копытные фауны СССР (Экология, морфология, использование, охрана). М.: Наука. С. 199–201.
- Кудактин А.Н., 1979. Территориальное размещение и структура популяции волка в Кавказском заповеднике // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 84. Вып. 2. С. 56–65.
- Кудактин А.Н., 1977. Влияние волка на численность туров и серн в Кавказском заповеднике // Редкие виды млекопитающих и их охрана. М.: Наука. С. 216–218.
- Кудактин А.Н., 1982. Взаимоотношения волка и копытных в Кавказском заповеднике // Экология, охрана и использование хищных млекопитающих в РСФСР (сборник научных трудов). М. С. 65–73.

- Кудактин А.Н., 1982. Волк Западного Кавказа (экология, поведение, биоценотическое положение): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. М. 22 с.
- Кудактин А.Н., 1983. Рысь на Западном Кавказе // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. Мат. III Всесоюз. совещ. М. С. 115–116.
- Кудактин А.Н., 1994. Семья – ячейка популяции // Заповеданная пирамида. Сочи. С. 152–191.
- Кудактин А.Н., 2009. Крупные хищники и оптимизация границ особо охраняемых территорий // Животный мир горных территорий. М. С. 312–316.
- Кудактин А.Н., Голгофская К.Ю., Бибииков Д.И., 1979. К проблеме изучения трофических связей хищники – копытные – пастбища на Северо-Западном Кавказе // Сб. матер. Всесоюз. совещ. «Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих». М. С. 25–26.
- Лавов М.А., 1973. Промысел копытных зверей в Красноярском крае и его экономическая эффективность // Всесоюз. науч.-произв. совещ. по экон. и организации охотхозяйства СССР. Киров. С. 214.
- Лакин Г.Ф., 1980. Биометрия. М.: Высш. школа. 293 с.
- Ламберти А., 1877. Описание Колхиды, называемой теперь Мингрелией (пер. П. Юрченко) // Записки Одесского Общества истории и древностей. Т. 10. С. 178–224.
- Лацариус В., 1880. О расселении зубра на Кавказе // Известия Кавказского общества любителей естествознания и Альпийского клуба. Кн. 2. С. 432–438.
- Лизаров А.С., 1931. Кавказский госзаповедник // Архив Кавказского государственного заповедника. Инв. № 153. Майкоп.
- Липкович А.Д., 1985. Состояние популяции зубров заказника «Цейский» Северо-Осетинской АССР // Изучение и охрана редких исчезающих видов фауны СССР. М. С. 75–76.
- Липкович А.Д., 1993. Зубры на юге России // К вопросу о возможности сохранения зубра в России. Пушино: Отд. науч.-технич. информации. Науч.-технич. центр РАН. СССР. М. С. 82–85.
- Липкович А.Д., 2001. Фаунистические трансформации Южного региона России: основные тенденции и проблемы // Заповедное дело. Научно-методические записки. Вып. 8. М. С. 5–17.
- Лопатин В.Н., Росоловский С.В., 1988. Демографический анализ и его использование для оценки состояния популяции // Популяционные исследования в заповедниках. М.: Наука. С. 24–39.
- Макаровский, 1923. Доклад о Кубанском заповеднике // Архив Кавказского государственного заповедника. Инв. № 122. Майкоп.
- Материалы по истории организации Кавказского государственного заповедника (1909–1926 гг.), 1926 // Архив Кавказского государственного заповедника. Инв. № 122. Майкоп.
- Машуков З.Х., Якимов А.В., 2011. Современное состояние популяции серны (*Rupicapra rupicapra* (Linnaeus, 1758)) в условиях охотничьих угодий Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ) // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия 4: Естественно-математические и технические науки. № 2. С. 40–46.
- Мизин И.А., 2006. Особенности реакклиматизации европейского зубра (*Bison bonasus bonasus* L., 1758) в равнинных ландшафтах запада европейской России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж: Воронежская гос. лесотех. академия. 23 с.
- Мордосов И.И., Кривошапкин А.А., 2008. Состояние численности лесных популяций дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* Linnaeus 1778) Якутии // Вестник Якутского государственного университета. Т. 5. № 4. С. 5–10.
- Наниев В.И., 1956. Некоторые изменения ареалов и видового состава млекопитающих СО АССР // Уч. зап. Сев.-Осет. пед. ин-та. Орджоникидзе. С. 283–298.
- Насимович А.А., 1941. К методике количественного учета благородного оленя в Кавказском заповеднике // Научно-методические зап. Главного управления по заповедникам, зоопаркам и зоосадам. М. Вып. 8. С. 173–177.
- Насимович А.А., 1955. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР. 402 с.
- Насимович А.А., 1949. Новые данные по биологии серны на Западном Кавказе // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 3. М. С. 51–64.
- Насимович А.А., 1936. О некоторых закономерностях зимнего распространения копытных в горах Западного Кавказа // Бюлл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биологии. Т. 45. В. 1. С. 3–9.
- Насимович А.А., 1939. Зима в жизни копытных животных Кавказа // Вопросы экологии и биогеоценологии. Вып. 7. С. 3–91.
- Наумов Н.П., 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. XLVI. Вып. 10. С. 1470–1486.
- Наумов Н.П., 1971. Уровни организации живой материи и популяционная экология // Журн. общ. биол. Т. 32. № 6. С. 651–666.

- Наумов Н.П., 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. Т. 34. № 6. С. 808–817.
- Наумов Н.П., 1979. Вопросы эволюционной экологии // Бюлл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. Т. 84. Вып. 6. С. 15–24.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г. и др., 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Вопр. териол. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31–75.
- Немцев А.С., 1994. Проблемы охраны и перспективы использования популяции горных зубров // Итоги изучения природных экосистем Кавказского заповедника. Сочи, С. 185–193.
- Немцев А.С., 1985. Динамика популяции зубров Северо-Западного Кавказа // Экологические исследования в Кавказском заповеднике. Ростов н/Д.: Изд-во РГУ. С. 49–63.
- Немцев А.С., 1988. Особенности биологии, охрана и пути использования популяции горных зубров Северо-Западного Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИ Охраны природы. 20 с.
- Немцев А.С., 1999. Демографический мониторинг популяции зубров Кавказского заповедника // Известия Центра системных исслед. Майкоп. госуд. технологич. ин-та. Майкоп. С. 77–82.
- Никольский А.А., 2003. Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 443–449.
- Нордман А.Д., 1838. Путешествие по Закавказскому краю // Журнал Министерства народного просвещения. Ч. 20. С. 399–439.
- Нормирование использования ресурсов охотничьих животных, 2008. Киров. 175 с.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Оленич-Гнененко А.П., 1949. В горах Кавказа. М. 296 с.
- Особо охраняемые виды животных, растений и грибов в Кавказском заповеднике, 2009 // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 19. Майкоп: ООО «Качество». 250 с.
- Полищук Л.В., 2003. Скорость размножения и угроза вымирания вида // Природа. № 7. С. 12–21.
- Полное собрание законов Российской Империи, 1830. Собрание Первое. Том X. 1737–1739 гг. СПб.
- Примак Р., 2002. Основы сохранения биоразнообразия. Пер. с англ. О.С. Якименко и О.А. Зиновьевой. М.: Издательство Научного и учебно-методического центра. 256 с.
- Простаков Н.И., 1996. Копытные животные Центрального Черноземья. Воронеж. 375 с.
- Пхитиков А.Б., 2011. Экология, охрана и рациональное использование ресурсов копытных на Центральном Кавказе (в пределах Кабардино-Балкарской Республики): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 18 с.
- Раде Г.И., 1867. Заметки о кавказском бизоне, зубре // Кавказский календарь на 1868 год. Тифлис. С. 451–454.
- Раде Г.И., 1899. О кавказском зубре // Коллекции кавказского музея. Т. 1. Зоология. Тифлис. С. 81–83.
- Разевич В.А., 1903. К вопросу о нахождении зубра на южном склоне Главного Кавказского хребта // Известия Кавказского Отдела Императорского Русского Географического Общества. Т. 16. Вып. 1. С. 7–8.
- Раутиан Г.С., Калабушкин Б.А., Немцев А.С., 2000. Новый подвид зубра *Bison bonasus montanus* ssp. nov. (Bovidae, Artiodactyla) // Докл. РАН. Т. 375. № 4. С. 563–567.
- Рашид ад-Дин, 1946. Сборник летописей / Перевод А.К. Арендса. Т. 3. М.–Л. 316 с.
- Ревуцкая О.Л., 2009. Анализ влияния высоты снежного покрова на динамику численности диких копытных (на примере Еврейской автономной области) // Региональные проблемы. № 12. С. 8–15.
- Розанов М.П., 1928. Зоологическая экспедиция Главнауки в Кавказский заповедник // Охрана природы. № 3. С. 13–19.
- Розмахов И.Г., 1940. План организации заповедного хозяйства Кавказского государственного заповедника // Архив Кавказского государственного заповедника. Инв. № 102. Майкоп.
- Ромашин А.В., 2001. Эколого-популяционный анализ высокогорных копытных животных Западного Кавказа и их рациональное использование. Сочи. 184 с.
- Россииков К.Н., 1894. В горах Северо-Западного Кавказа // Известия Императорского Русского Географического Общества. Т. XXVI. Вып. 4. С. 193–256.
- Сандецкий Г., 1875. О путях, ведущих из Абхазии на северный склон Кавказских гор // Кавказ. № 141. С. 4.
- Сатуниин К.А., 1898. Кавказский зубр // Естествознание и география. № 2. С. 1–21.
- Северцов С.А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.–Л.: Изд. АН СССР. 315 с.
- Семевский Ф.Н., 1972. Оценка регуляционной роли факторов динамики численности // Журн. общ. биол. Т. 33. № 5. С. 569–577.

- Семенов У.А., Бобырь Г.Я., Бобырь К.Г., 2001. Состояние популяции зубров в Тебердинском заповеднике // Эколого-географический вестник Юга России. № 2. Ростов-на-Дону. С. 69–73.
- Силко Т.П., 2013. Современный генетический статус зубра на Западном Кавказе // Труды Кавказского природного биосферного заповедника. Выпуск 20. Майкоп: «Графика». С. 204–217.
- Слащевский П.И., 1928. История последних дней кавказского зубра // Архив Кавказского государственного заповедника. Инв. № 153. Майкоп.
- Слащевский П.И., 1930. Краткая история последних дней кавказского зубра // Архив Кавказского государственного заповедника. Инв. № 85. Майкоп.
- Смирнова О.В., 2004. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. № 3. С. 15–27.
- Смирнова О.В., 2000. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина и др.; под ред. Л.Б. Заугольновой. М.: Научный мир. 196 с.
- Смит Дж.М., 1976. Модели в экологии. М.: Мир. 184 с.
- Соколов В.Е., Сыроечковский Е.Е., 1990. Заповедники Кавказа. М.: Мысль. 365 с.
- Соколов В.Е., Темботов А.К., 1993. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Копытные. М.: Наука. 528 с.
- Старк А.А., 1911. На русской Ривьере. Из дневника охотника. СПб. 92 с.
- Степанова В.В., 2009. Численность благородного оленя (*Cervus elaphus* L., 1958) в Якутии и основные определяющие ее факторы // Животный мир горных территорий. М. С. 467–471.
- Суворов А.П., Кириенко Н.Н., 2008. Особенности саморегуляции в популяциях волка Приенисейской Сибири // Вестник КрасГАУ. № 6. С. 107–111.
- Талыбов Т.Г., Вейнберг П.И., Мамедов И.Б., Мамедов Э.Н., Талыбов С.Т., 2007. Стратегия сохранения азиатского муфлона (*Ovis [orientalis] gmelini* Blyth) и безоарового козла (*Capra aegagrus* Erxleben) в Азербайджане. Нахчыван, Аджами. 72 с.
- Темботов А.К., 1982. Ресурсы живой фауны. Ч. 2. Позвоночные животные суши. Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та. 320 с.
- Темботов А.К., Шхашамишев Х.Х., 1984. Животный мир Кабардино-Балкарии. Нальчик. 192 с.
- Темботова Ф.А., Пхитиков А.Б., 2010. Состояние популяций оленей (*Artiodactyla*, *Mammalia*) и их значение как объекта охоты на территории Кабардино-Балкарской Республики // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 12. № 1 (5). С. 1357–1362.
- Теплов В.А., 1938. Волк в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 1. С. 366–443.
- Торнау Ф.Ф., 1864. Воспоминания кавказского офицера. Ч. 1. М. 116 с.
- Торнау Ф.Ф., 1848. Охота за зубрами на Кавказе в ущелье Большого Зеленчука / Предисловие К.Ф. Рулье // Современник. № 5. С. 314–321.
- Торнау Ф.Ф., 1999. Воспоминания кавказского офицера // Кавказский литературно-исторический Олимп. Раздел «История». Вып. 7. Нальчик. 507 с.
- Трепет С.А., 1999. Распределение копытных в лесном поясе Кавказского заповедника в зимний период 1998–1999 гг. // Материалы Межд. науч.-практ. конф. «Биосфера и человек». Майкоп. С. 152–156.
- Трепет С.А., 2002. Влияние элиминирующих факторов на динамику популяции благородного оленя в Кавказском заповеднике // Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике. Новочеркасск: ДОРС. С. 196–204.
- Трепет С.А., 2004. Современный ареал популяции горных зубров Западного Кавказа // Изв. вузов Сев.-Кавк. региона. Естеств. науки. № 4. С. 74–79.
- Трепет С.А., 2005. Миграции и кочевки современных зубров (*Bison bonasus montanus*) Северо-Западного Кавказа // Зоол. журн. Т. 84. № 6. С. 737–745.
- Трепет С.А., 2006. Состояние популяции оленя (*Cervus elaphus maral*) в Кавказском заповеднике: итоги социально-экономического кризиса 1990-х годов // Изв. вузов. Сев.-Кавк. регион. Естеств. науки. № 2. С. 98–103.
- Трепет С.А., 2008. Состояние популяции зубра (*Bison bonasus montanus*) в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника: Выпуск 18 / под ред. В.В. Акатова, С.А. Третьяка. Майкоп: ООО «Качество». С. 162–171.
- Трепет С.А., 2008. Состояние популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) в Кавказском заповеднике // Там же. С. 172–181.
- Трепет С.А., 2011. Изменение распределения брачных группировок зубров (*Bison bonasus montanus*) в Кавказском заповеднике в 1990–2010 гг. // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд териологического общества). Материалы международного совещания. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 487.

- Трепет С.А., 2011. Результаты учета численности зубров (*Bison bonasus montanus*) в Кавказском заповеднике в 2010 г. // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд териологического общества). Материалы международного совещания. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 488.
- Трепет С.А., 2013. Проблемы сохранения биологического сигнального поля копытных в Кавказском заповеднике // Биологическое сигнальное поле млекопитающих: коллективная монография; под редакцией А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 199–206.
- Трепет С.А., Ескина Т.Г., 2007. К вопросу о механизме изменения численности популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) на Северо-Западном Кавказе // Экология. № 4. С. 283–292.
- Трепет С.А., Ескина Т.Г., 2011. Влияние средовых факторов на динамику численности и пространственную структуру популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) в Кавказском заповеднике // Зоол. журн. Т. 90. № 6. С. 1–13.
- Трепет С.А., Ескина Т.Г., 2012. Влияние факторов среды на динамику численности и пространственную структуру популяции серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Зоол. журн. Т. 91. № 9. С. 1–10.
- Трепет С.А., Ескина Т.Г., Бибина К.В., 2013. Влияние факторов среды на динамику численности и пространственную структуру популяции тура (*Capra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Зоол. журн. Т. 92. № 11. С. 1–11.
- Туркин Н.В., Сатунин К.А., 1902. Звери России. Т. 1. Вып. 1. М. 506 с.
- Туров С.С., 1932. Отчет о работе зоологической экспедиции 1930 г. Майкоп. 40 с.
- Углянец А.В., 1999. Структурно-функциональные особенности озеранской микропопуляции европейского зубра // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси. Минск. С. 100–103.
- Уилкоккс Б.А., 1983. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М. С. 117–142.
- Усов С.А., 1865. Зубр // Записки Императорского русского общества акклиматизации. Т. 1. С. 5–64.
- Усов С.А., 1888. Сочинения. Том I. Статьи зоологические. М. С. 67–154.
- Филатов Д.П., 1910. Летняя и зимняя поездки в Северо-Западный Кавказ в 1909 году для ознакомления с кавказским зубром // Ежегодник Зоологического Музея Императорской Академии Наук. Т. 15. С. 171–215.
- Филатов Д.П., 1912. О кавказском зубре // Записки Императорской Академии наук по физико-математическому отделению. Т. 30. № 8. С. 1–40.
- Формозов А.А., 1961. Археологические исследования пещер в верховьях реки Белой в Краснодарском крае // Сборник материалов по истории Адыгеи. Т. 2. С. 39–72.
- Формозов А.Н., 1990. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд-во МГУ. 287 с.
- Фортунатов Б.К., 1932. Заметки о фауне Кавказского государственного заповедника // Природа и социалистич. хоз-во. Т. 5. С. 172–184.
- Хански И., 2010. Ускользящий мир. Экологические последствия утраты местообитаний. М.: КМК. 340 с.
- Хутыз К.К., 1999. Охота у адыгов: Историко-этнографический аспект. Книга 1. Армавир. 221 с.
- Шапошников Х.Г., 1928. Кавказский Государственный Заповедник // Охрана природы. № 2. С. 19–22.
- Шаров А.А., 1986. Моделирование динамики численности популяций насекомых // Итоги науки и техники. Энтомология. М. С. 3–115.
- Шаффер М., 1989. Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты / под ред. М. Сулея. М.: Мир. С. 93–117.
- Шильдер В.А., 1895. Кубанская охота Его Императорского Высочества Великого Князя Сергея Михайловича в 1894 г. // Природа и охота. № 5, 7, 8.
- Шильдер В.А., 1897. Кубанская охота Его Императорского Высочества Великого Князя Сергея Михайловича в 1895 г. // Природа и охота. № 7, 8.
- Шильдер В. А., 1901. Кубанская охота Его Императорского Высочества Великого Князя Сергея Михайловича в 1898 г. // Природа и охота. № 6–7, 12.
- Шильдер В. А., 1902. Кубанская охота Его Императорского Высочества Великого Князя Сергея Михайловича в 1900 г. // Природа и охота. № 1–12.
- Штильмарк Ф.Р., 1996. Историография Российских заповедников (1895–1995). М.: ТОО «Логата». 313 с.
- Щербина Ф.А., 1910. История края // История Кубанского Казачьего Войска. Т. 1. Екатеринодар. 700 с.
- Zeng Z., Song Y., Li J., 2005. Distribution, status and conservation of Hainan Eld's deer (*Cervus eldi hainanus*) in China // Folia Zool. V. 54(3). P. 249–257.
- Akatov V.V., Chefranov S.G., Akatova T.V., 2005. The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountain of the Greater Caucasus // Plant ecology. V. 181. № 1. P. 9–22.

- Akhmedov E.G., Yarovenko Y.A., Nasrullaev N.I., Babaev E.A., Akhmedov S.G., 2009. Conservation of the Bezoar Goat in the Eastern Caucasus // Status and protection of globally threatened species in the Caucasus / Edited by N. Zazanashvili and D. Mallon. Tbilisi: CEPF, WWF. P. 26–31.
- Allen D., 1979. How wolves kill: skill and strategy are needed to bring down large sized prey // Natur. Hist. V. 88. № 5. P. 46–50.
- Arshald M., Garson R. J., Ahmad A., 2002. Sustainable trophy hunting and the conservation of alpine ungulates in Pakistan // Pirineos. Vol. 157. P. 151–168.
- Bojanus L.H., 1827. De Uro nostrate ejusque scelecto Commentatio: Scripsit et bovis primigenii scelecto auxit // Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesareae Leopoldino Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum. Breslau und Bonn. T. XIII. P. 413–478.
- Brandt J.F., 1866. Ueber den vermeintlichen Unterschied des Caucasischen Bison, Zubr oder sogenannten Auerochsen vom Lithauischen (Bos Bison sen Bonasus) // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Vol. 39. № 1. Moscou. P. 252–259.
- Corlatti L., Lorenzini R., Lovari S., 2011. The conservation of the chamois *Rupicapra* spp. // Mammal Rev. Volume 41. No. 2. P. 163–174.
- Deelen T.R., Campa H., Haufler J.B. et al., 1997. Mortality Patterns of White-Tailed Deer in Michigan's Upper Peninsula // J. Wildl. manage. V. 61(3). P. 903–910.
- Demidov E. P., 1898. Hunting trips in the Caucasus. London. 317 p.
- DeYoung C.A., 1989. Mortality of Adult Male White-Tailed Deer in South Texas // J. Wildl. manage. V. 53(3). P. 513–518.
- Diker H., Diker E., Özalp M., Avcıoğlu B., Kalem S., 2009. The Status of Bezoar Goat (*Capra aegagrus*) in the Kaçkar Mountains, Turkey // Status and protection of globally threatened species in the Caucasus / Edited by N. Zazanashvili and D. Mallon. Tbilisi: CEPF, WWF. P. 32–36.
- Eberhardt L.L., Garrott R.A., Smith D.W. et al., 2003. Assessing the impact of wolves on ungulate prey // Ecological Applications. V. 13(3). P. 776–783.
- Eichwald C.E., 1831. Zoologia specialis quam expositus animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum Rossiae in universum et Poloniae in species. T. 3. Vilnae. 404 p.
- Escos J., Alados C.L., 1991. Influence of weather and population characteristics of free-ranging Spanish ibex in the Sierra de Cazorla y Segura and in the eastern Sierra Nevada // Mammalia. Vol. 55. Issue 1. P. 67–78.
- Escos J., Alados C.L., Emlen J.M., 1994. Application of the stage-projection model with density-dependent fecundity to the population dynamics of Spanish ibex // Canadian Journal of Zoology. 72:(4). P. 731–737.
- Forchhammer M.C., Stenseth N.C., Post E., Langvatn R., 1998. Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation // Proc. Biol. Sci. V. 65(1393). P. 341–350.
- Fuller T.K., 1990. Dynamics of a Declining White-Tailed Deer Population in North-Central Minnesota // Wildlife monographs. 110 p.
- Gavin T.A., Suring L.H., Vohs P.A. et al., 1984. Population Characteristics, Spatial Organization, and Natural Mortality in the Columbian White-Tailed Deer // Wildlife monographs. 91 p.
- Gazzola A., Bertelli I., Avanzinelli E., Tolosano A., Bertotto P., Apollonio M., 2005. Predation by wolves (*Canis lupus*) on wild and domestic ungulates of the western Alps, Italy. Journal of Zoology, 266: 205–213.
- Genov P., Georgiev G., Georgiev V., 2009. Persian wild goat (*Capra aegagrus* Erxleben) – biology, ecology and possibilities for its re-introduction in Bulgaria // Biotechnol. & Biotechnol. Eq. 23. P. 341–342.
- Gonzalez G., Crampe J.-P., 2001. Mortality patterns in a protected population of isards (*Rupicapra pyrenaica*) // Canadian Journal of Zoology. 79:(11). P. 2072–2079.
- Grignolio S., Rossi I., Bassano B., Parrini F., Apollonio M., 2004. Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) in relation to climatic conditions and age // Ethology, Ecology & Evolution. Vol. 16. Issue 3. P. 255–264.
- Grignolio S., Parrini F., Bassano B., Luccarini S., Apollonio M., 2003. Habitat selection in adult males of Alpine ibex, *Capra ibex ibex* // Folia Zool. 52(2). P. 113–120.
- Grubb P., 1990. List of deer species and subspecies // Species survival commission. Deer specialist group newsletter. № 8. Appendix.
- Grubb P., Gardner A.L., 1998. List of species and subspecies of the families Tragulidae, Moschidae, and Cervidae // Deer. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Deer specialist group. Oxford: Inform. Press. P. 6–16.
- Guliev S. M., Weinberg P. J., Askerov E., 2009. Daghestan Tur (*Capra cylindricornis* Blyth) Conservation Strategy in Azerbaijan // Status and protection of globally threatened species in the Caucasus / Edited by N. Zazanashvili and D. Mallon. Tbilisi: CEPF, WWF. P. 53–60.

- Hansky I., Gilpin M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain // Biol. J. Linnean Soc. 1991. V. 42. P. 3–16.
- Hervieux D., Anderson R., Cotterill S. et al., 2005. Alberta Woodland Caribou Recovery Plan 2004/05 -2013/14 // Alberta Species at Risk Recovery Plan. № 4. 48 p.
<http://centrohotkontrol.ru/31.html>
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Bunevich A.N. et al., 1997. Factors shaping population densities and increase rates of ungulates in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in the 19th and 20th centuries // Acta Theriologica. V. 42(4). P. 399–451.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Okarma H. et al., 2000. Prey selection and predation by wolves in Białowieża primeval forest, Poland // J. of Mammalogy. V. 81(1). P. 197–212.
- Jędrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J. et al., 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża primeval forest (Poland) // Ecology. V. 83. № 5. P. 1341–1356.
- Jędrzejewski W., Schmidt K., Milkowski L. et al., 2009. Foraging by lynx and its role in ungulate mortality: the local (Białowieża Forest) and the Palaearctic viewpoints // Acta Theriologica. V. 54. № 4. P. 385–403.
- Jonas T., Geiger F., Jenny H., 2008. Mortality pattern of the Alpine chamois: the influence of snow-meteorological factors // Annals of Glaciology. Volume 49. Number 1. October. P. 56–62.
- Kiabi B.H., Ghaemi R.A., Jahanshahi M., Sassani A., 2004. Population status, biology and ecology of the Maral, *Cervus elaphus maral*, in Golestan National Park, Iran // Zoology in the Middle East 33. P. 125–138.
- Kopaliani N., Gurielidze Z., 2009. Status of Turs in Georgia and Conservation Action Plan // Status and protection of globally threatened species in the Caucasus / Edited by N. Zazanashvili and D. Mallon. Tbilisi: CEPF, WWF. P. 61–68.
- Krasinski Z.A., Bunevich A.N., Krasinska M., 1994. Charakterystyka populacji zubra nizinnego w polskiej i białoruskiej części Puszczy Białowiejskiej // Ibid. Vol. 13. N 4. P. 25–67.
- Lamoureux J., Crete M., Belanger M., 2001. Effects of Reopening Hunting on Survival of White-tailed Deer, *Odocoileus virginianus*, in the Bas-Saint-Laurent region, Quebec Canadian // Field-Naturalist [Can. Field-Nat.]. V. 115(1). P. 99–105.
- Litlledale St.G., 1894. Caucasian aurochs // The Badminton library. Big game shooting. London. Vol. 2. P. 65–72.
- Magomedov M.-R.D., Yarovenko Y.A., 2009. Current Status of Daghestan Tur (*Capra cylindricornis*) in the Eastern Caucasus (Daghestan) // Status and protection of globally threatened species in the Caucasus / Edited by N. Zazanashvili and D. Mallon. Tbilisi: CEPF, WWF. P. 69–73.
- Mech D., 1977. Wolf – pack buffer zones as prey reservoirs // Science. Vol. 198. № 4314. P. 320–321.
- Mech L.D., Nelson M.E., McRoberts R.E., 1991. Effects of maternal and grandmaternal nutrition on deer mass and vulnerability to wolf predation. J. Mammol. V. 72. № 1. P. 146–151.
- Messier F., 1991. The Significance of Limiting and Regulating Factors on the Demography of Moose and White-Tailed Deer // J. of Animal Ecology. V. 60. P. 377–393.
- Menetries E., 1832. Catalogue raisonne des objets de zoologie recueillis dans un voyage au Caucase et jusqu'aux frontières actuelles de la Perse. St.-Petersburg. 272 p.
- Nelson M.E., Mech L.D., 1986. Mortality of White-Tailed Deer in Northeastern Minnesota // J. Wildl. manage. V. 50(4). P. 691–698.
- Nordman A.V., 1838. Ueber das Vorkommen des Auerochsen im Caucasus // Bulletin Scientifique de l'Académie Impériale des Sciences de Saint Petersburg. T. III. № 20. St. Petersburg. P. 305–308.
- Okarma H., 2009. The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe // Acta Theriologica. V. 54. No. 4. P. 335–386.
- Okarma H., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. et al., 2009. The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Białowieża Primeval Forest, Poland // Acta Theriologica. V. 54. № 4. P. 197–217.
- Olech W., 1987. Analysis of inbreeding in European bison (*Bison Bonasus L.*) Acta Theriologica. 32: 373–387.
- Owen-Smith N., Mason D.R., Ogutu J.O., 2005. Correlates of survival rates of 10 african ungulate populations: density, rainfall and predation // J. Anim. Ecol. Vol. 74. No. 4. P. 774–788.
- Pallas P.S., 1811. Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones, anatomen atque icones plurimorum. T.I. Petropole. 568 p.
- Parrini F., Grignolio S., Luccarini S., Bassano B., Apollonio M., 2003. Spatial behaviour of adult male Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) in the Gran Paradiso National Park, Italy // Acta Theriologica. Vol. 48. № 3. P. 411–423.
- Patterson B.R., Power V.A., 2002. Contributions of forage competition, harvest, and climate fluctuation to changes in population growth of northern white-tailed deer // Oecologia. V. 130. P. 62–71.

- Perez J.M., Granados J.E., Soriguer R.C., 1994. Population dynamic of the Spanish ibex (*Capra pyrenaica*) in Sierra Nevada Natural Park (Southern Spain) // *Acta Theriologica*. 39 (3). P. 289–294.
- Pettorelli N., Gaillard J., Laere G. et al., 2002. Variations in adult body mass in roe deer: the effects of population density at birth and of habitat quality // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 269. P. 747–753.
- Pettorelli N., Mysterud A., Yoccoz N.G. et al., 2005. Importance of climatological downscaling and plant phenology for red deer in heterogeneous landscapes // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 272. № 1579. P. 2357–2364.
- Post E., Forchhammer M.C., 2001. Pervasive influence of large-scale climate in the dynamics of a terrestrial vertebrate community // *BMC Ecology*. V. 1. P. 5.
- Post E., Stenseth N.C., 1998. Large-Scale Climatic Fluctuation and Population Dynamics of Moose and White-Tailed Deer // *J. of Animal Ecology*. V. 67. P. 537–543.
- Pouille M.-L., Carles L., Lequette B., 1997. Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (south-eastern France). *Rev. Ecol. Terre Vie* 52. P. 357–368.
- Radde G.I., 1893. On the present Range of the European Bison in the Caucasus // *Proceedings of the Zoological Society of London*. London. P. 175–177.
- Radde G., Koenig E., 1894. Das Ostufer des Pontus und seine kulturelle Entwicklung im Verlaufe der letzten dreifsig Jahre. Gotha. 120 p.
- Ricca M.A., Anthony R.G., Jackson D.H., Wolfe S.A., 2002. Survival of Columbian White-Tailed Deer in Western Oregon // *J. Wildl. manage*. V. 66(4). P. 1255–1266.
- Rughetti M., Toïgo C., Hardenberg A., Rocchia E., Festa-Bianchet M., 2011. Effects of an exceptionally snowy winter on chamois survival // *Acta Theriologica*. V. 56. № 4. P. 329–333.
- Saether B., 1985. Annual Variation in Carcass Weight of Norwegian Moose in Relation to Climate long a Latitudinal Gradient // *J. Wildl. manage*. 49 (4). P. 977–983.
- Schaller G.B., Liu W., Wang X., 1996. Status of Tibet red deer // *Oryx*. V. 30. № 4. P. 269–274.
- Vreeland J.K., 2002. Survival rates, cause-specific mortality, and habitat characteristics of white-tailed deer fawns in Central Pennsylvania. 101 p.
- Vreeland J.K., Diefenbach D.R., Wallingford B.D., 2004. Survival rates, mortality causes, and habitats of Pennsylvania white-tailed deer fawns // *Wildlife Society Bulletin*. V. 32(2). P. 542–553.
- Vucetich J.A., Smith D.W., Stahler D.R., 2005. Influence of harvest, climate and wolf predation on Yellowstone elk, 1961-2004 // *Oikos*. V. 111 (2). P. 259–270.
- Weinberg P., 2001. On the status and biology of the wild goat in Dagestan (Russia) // *J. Mt. Ecol.* № 6. P. 31–40.
- Westberg G., 1895. Einiges uber Bisone und die Verbreitung des Wisents im Kaukasus. Festschrift des Naturf.-Vereins zu Riga in anlass seines 50 jahrigen Bestehens. Riga. 23 p.
- Westberg G., 1899. Ueber die Verbreitung des Wisent im Osten des europaisch-asiatischen Kontinents. Arbeit. Des Naturf.-Vereins zu Riga. № 9. Neue Folge. P. 17–41.
- White P.C.L., Smart J.C.R., Böhm M., 2004. Economic impacts of wild deer in the east of England. 112 p. www.gks.ru

Трепет Сергей Алексеевич
Копытные Северо-Западного Кавказа: современное состояние и механизмы устойчивости популяций

Художественный редактор И.А. Богров
Технический редактор О.И. Щербаковская
Корректор Л.И. Калугина

Подписано в печать 18.09.2014 г. Формат ___×___/___.
Печать офсетная. Усл. печ. л. ____.
Тираж ___ экз. Заказ № ____. ООО «Качество»,
385000, г. Майкоп, ул. Крестьянская, 221/2, тел.: (8772) 57-09-92.