

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРОПРОМЫШЛЕННЫЙ  
КОМИТЕТ СССР  
ВСЕСОЮЗНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
ОХРАНЫ ПРИРОДЫ И ЗАБОТЛИВОГО ДЕЛА

На правах рукописи

УДК 639.111.623:591.4+  
+591.5+591.9

НЕМЦЕВ Александр Степанович  
ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ, ОХРАНА И ПУТИ  
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ  
ГОРНЫХ ЗУБРОВ  
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

03.00.08 — зоология

Москва — 1988

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРОПРОМЫШЛЕННЫЙ КОМИТЕТ СССР  
КАВКАЗСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК

НЕМЦЕВ Александр Степанович

УДК 639.111.623:591.4+591.5+591.9

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ, ОХРАНА И ПУТИ  
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ГОРНЫХ ЗУБРОВ  
СЕВЕРО - ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

03.00.08 - зоология

Диссертация на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук, профессор  
Ю. П. ЯЗАН

Майкоп - 1987

## СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.....	8
Глава II. СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА.....	12
Экстерьерные признаки.....	12
Краниологическая характеристика.....	25
Интерьерные особенности.....	38
Глава III. ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ЭКОЛОГИИ.....	51
Динамика численности и её обусловленность внешними факторами.....	51
Половая и возрастная структуры популяции.....	62
Рождаемость и смертность.....	71
Динамика и структура ареала.....	81
Индивидуальные участки.....	91
Стациональное распределение особей и плотность населения.....	96
Миграции и кочёжки.....	106
Биоценотическое положение.....	114
Глава IV. ПОВЕДЕНИЕ.....	126
Социальная организация и иерархия.....	127
Суточная активность и пищевое поведение.....	147
Половое и оборонительное поведение.....	165
Глава V. ОХРАНА И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ.....	177
Предпосылки и факторы сохранения горных зубров.....	177
Перспективы роста и пути использования популяции.....	180
ВЫВОДЫ.....	188
ЛИТЕРАТУРА.....	191
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	208

## ВВЕДЕНИЕ

**А к т у а л ь н о с т ь т е м ы.** Зубры олицетворяют собой одну из наиболее драматичных страниц в истории взаимоотношений человека и природы. 60 лет назад они были поставлены на грань полного истребления и лишь к настоящему времени ценой большого труда удалось восстановить их поголовье до уровня начала XX столетия (Соколов, 1979). Возрождение зубров, ставшее возможным благодаря многолетнему загонному разведению, является только первым этапом спасения этих животных. На ближайшее будущее планируется широкомасштабное возвращение зубров в природу, в связи с чем необходимо выявить возможности их реинтродукции в антропогенно измененные условия, оценить приспособленность зверей к самостоятельному обитанию, определить критерии естественного состояния вольных стад и разработать стратегию управления ими (Флинт, Перерва, 1986).

Решению столь важных проблем может помочь опыт изучения процесса формообразования и натурализации т.н. горных зубров, образующих на Северо-Западном Кавказе крупнейшую в мире популяцию и занимающих особое место в пределах рода *Bison* (Язан, Немцев, 1985). Они ведут свою родословную от I самца какавказского и 15 зубров беловежского подвида, живших в начале века, а также от 5 зубробизонов II и III генераций, выведенных перед второй мировой войной для быстрого восстановления зубра в Советском Союзе. Достижение этой цели планировалось "... не только путем разведения чистокровных зубров, но и путем последовательного скрещивания зубра с бизонками и зубробизонками на протяжении 4-х поколений" (Заблоцкий, 1951). Первым в СССР прибег к вынужденной мере по селекции чистопородных зубров в 1921 г. Б.К. Фортунатов в Аскании-Нова. Впоследствии повыведением там кровности по зубру в стаде гибридных животных занимался

М.А. Заблоцкий, под руководством которого и были завезены на С.-З. Кавказ названные зубробизоны летом 1940 г. В Кавказском заповеднике предполагалось воссоздать горную форму зубра на основе поглотительного скрещивания гибридных животных с чистокровными в условиях формообразующего воздействия внешней среды (Юргенсон, 1956). Реализации этой уникальной программы, с удовлетворением принятой и поддержанной международной научной общественностью, много лет посвятил С.Г. Калугин (1958; 1968). Он возглавил работы по селекции и переводу зубров на вольный выпас. Ещё в начале 60-х годов 72% данных животных достигли уровня кровности чистопородных и чистокровных особей.

Уже около 30 лет горные зубры обитают на полной свободе, подвергаясь селективному влиянию среды и прошли путь от искусственного стада до сложноструктурированной и саморегулирующейся популяционной системы. В то же время, анализ становления их фенотипа и адаптации к горам за истекший период пока не сделан, чем и продиктована необходимость настоящей работы.

**Цели и задачи исследований.** Строя свою работу в соответствии с Программой международных исследований по зубру (Пуцэк, 1969), мы ставили её целью подведение итогов процесса утверждения горных зубров в биогеоценозах С.-З. Кавказа с выявлением перспектив развития их популяции и её рационального использования. Вытекающие отсюда задачи состояли в изучении влияния условий обитания на морфологические, экологические и поведенческие особенности восстановленных животных; в выяснении места и роли их популяции в горных экосистемах; в определении экологической специфичности угодий и перспектив роста населения зубров вне заповедника; в разработке мер, направленных на сохранение возрожденной популяции. Специальное внимание уделено стратегии эксплуатации данных животных,

созданию научной и хозяйственной основы отношения к ним.

**Н а у ч н а я н о в и з н а.** Впервые проведен сравнительный морфоэкологический анализ подвидов и гибридных форм крупнейшего наземного млекопитающего Европы - зубра. Системный подход в исследованиях позволил получить наглядную картину процесса адаптации восстановленных зубров к горам под давлением эволюционных факторов. Выявлен ряд важных особенностей их организации, индуцированных влиянием окружающей среды. Путем многолетних наблюдений получены оригинальные материалы по биологии реконструированного животного, проливающие свет на оставшиеся неизученными фенотипические особенности истребленных кавказских зубров.

**Т е о р е т и ч е с к о е и п р а к т и ч е с к о е з н а ч е н и е.** Аналогичное комплексное изучение зубров на онтогенетическом и популяционном уровнях в других районах их разведения не проводилось, поэтому полученные нами результаты могут служить документальным фоном, как для мониторинга за воздействием различных компонентов среды на фенотип восстановленных горных животных, так и для выявления адаптивных различий между дивергирующими формами зубров в СССР.

Выявлена связь структуры популяции диких зубров с колебаниями лимитирующих факторов, установлены критерии её естественного состояния в ненарушенных и урбанизированных экосистемах. Рекомендованы рациональные способы учета, отлова и утилитарного использования восстановленных животных, предложены норма их научно обоснованного отстрела и схема бонитировки угодий. Проведенные исследования являются теоретической основой для управления волевыми популяциями зубров не только на Кавказе, но и в других регионах страны.

К р а т к и й о б з о р л и т е р а т у р ы. Литературных материалов о кавказских зубрах, написанных очевидцами их жизни, очень мало. Известно около 200 статей и сообщений, в той или иной мере касающихся истребленного к 1927 г. зверя. Наиболее ценные из них принадлежат перу А.Ф. Виноградова (1871), Н.Я. Динника (1897; 1890; 1902; 1910), Н.В. Туркина и К.А. Сатунина (1904; 1914), Н.М. Кулагина (1919), В.Ф. Пфизенмайера (1929) и особенно Д.П. Филатова (1910; 1912). Отдельные разрозненные факты, помещенные в публикациях о кавказском зубре, обобщены И.С. Башкировым (1940). Анализируя весь известный материал, необходимо отметить, что в большинстве случаев он основывался на опросных сведениях. В опубликованных работах отсутствуют данные по морфологии кавказских зубров, чрезвычайно мало сведений об основных аспектах их экологии. Существует даже расхождение в описании внешнего вида этих животных различными авторами. Многие морфологические различия между кавказским и беловежским зубрами видимо основаны на субъективных впечатлениях зоологов. Следствием этого является отнесение одними специалистами (Pfizenzmayer, 1929; Гептнер и др., 1961) кавказского подвида к типичным жителям гор, в то время, как другие исследователи (Заблоцкий, 1965; Соколов, 1971) уверены в его слабой адаптированности к обитанию в условиях крутосклонного рельефа.

Дикий беловежский зубр известен науке гораздо больше, чем его горный собрат. Подробные для своего времени материалы о численности и образе жизни этого зверя относятся уже к середине прошлого века (Усов, 1865; Крестовский, 1876; Карцов, 1903; и др.). Однако эта литература, как и публикации по кавказскому зубру не претендует на освещение биологии животных на глубокой научной основе. Так, например, осталось совершенно неизучено поведение диких зубров (Бвскин, 1979). Причина такого положения, как справедливо замечает З. Пуцек

(1969) более чем ясна: "В то время, как биология других копытных изучалась современными методами, зубр давно уже не жил в свободном состоянии."

Очень редкий и малоисследованный в прошлом зверь, нынче зубр стал объектом внимания многих специалистов. Правда, подавляющее большинство современных публикаций продолжает крайне односторонне освещать его биологические особенности. Это связано с тем, что зубры наших дней изучаются в условиях загонного или полувольного обитания, либо исследуются в слишком малочисленных, искусственно поддерживаемых группах, живущих в экологически упрощенной среде. Таковы скажем, работы М.А. Заблоцкого (1957;1960;1965;1974), Л.Н. Корочкиной (1958;1983), В.Г. Киселевой (1974), Б.А. Галаки (1973) и многих других. Эти публикации имеют ценность, главным образом, в плане биотехники, но дают слишком отдаленное представление об особенностях биологии диких зубров (Гептнер и др., 1961). Между тем, зубры Кавказского заповедника, образующие старейшую и самую крупную в мире популяцию, обитающую на мало изменившейся с прошлого века территории, могут послужить более удобной моделью для выявления изначальных черт экологии и поведения своих аборигенных предшественников.

**А п р о б а ц и я р а б о т ы и п у б л и к а ц и и.**  
 Диссертация апробирована во ВНИИ охраны природы в 1986 г. Материалы исследований докладывались на 2 международных и 15 всесоюзных совещаниях, а кроме того, в 1986 г. экспонировались на ВДНХ СССР и отмечены серебряной медалью. По теме диссертации опубликовано 15 работ и 4 находятся в печати.



## Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение современных горных зубров С.-З. Кавказа носило эволюционную направленность, т.е. их морфофизиология, жизненная форма и поведение оценивались с точки зрения адаптивности и рассматривались, как функция времени.

Материалом для работы послужили результаты исследований автора на территории Кавказского заповедника и сопредельных с ним районов Краснодарского и Ставропольского краев в период с 1973 по 1985 гг. Продолжительность полевых работ составила около 1300 дней, в течение которых заре гистрированы 1953 встречи горных зубров общим числом 22196 особей. Протяженность пеших маршрутов по местам обитания данных животных превысила 13000 км, обследовано более 300 тыс. га горно-лесной территории. Велись также кратковременные наблюдения за зубрами в Беловежской пуще, Березинском, Приокско-Террасном, Окском, Тебердинском и Северо-Осетинском заповедниках, а кроме того в Цейском и Чечено-Ингушском заказниках и в Нальчикском гослесохозяйстве. Основой полевых методик служили руководства Г.А. Новикова (1953) и Н.П. Наумова (1963), дополненные современными приёмами экологических наблюдений (Коли, 1979; Васильев, 1982; и другие).

В основу морфологического изучения положены промеры (50) и индексы (10) 102 черепов (31 самца, 71 самки), пропорции (10) 83 метаподий (40 самцов, 43 самок), измерения тела (26) и экстерьерные индексы (7) 90 половозрелых особей (58 самцов, 32 самок) и вес внутренних органов 24 взрослых зубров Кавказского заповедника, отстрелянных или павших в период с 1958 по 1984 гг. Для сравнения использованы различные морфометрические данные 93 чистокровных беловежских и 26 кавказских зубров, 24 беловежско-кавказских зубров, а также 39 бизонов, почерпнутые из публикаций следующих авторов: Ю.И. Ан-

древовой (1935), В.И. Бибиковой (1950;1958), С.М. Боголюбского (1930), Н.К. Березагина (1959), В.И. Громовой (1931;1936;1960), Н.Н. Динника (1910), И.С. Курожа (1935), М.А. Зяблочкиго (1965), С.Г. Калугина (1968), Б.Т. Камьянова (1967;1969), Г. Карцова (1903), П.Г. Козло (1972), В.И. Наниева (1956), К.А. Сатунина (1914), И.И. Соколова (1953;1959;1971), В.В. Соколова (1979), К.К. Флерова (1932;1965), J.A. Allen (1876), H. Bohlken (1976), W. Empel (1962), W. Empel & T. Roskocz (1963), P.J. Egerton (1964), W.A. Fuller (1959), H. Heck (1968), G. Haynes (1984), P. Kobrynsczuk & T. Roskocz (1980), P. Kobrynsczuk (1985), E.W. Pfizenmauer (1929), Z. Pucsek (1986), T. Roskocz (1962), K.W. Wroublewski (1927).

Морфометрия тела животных проведена по методике Е.Н. Борисенко (1952) и И.И. Соколова (1953), черепов - по методу В.И. Громовой (1935). Использованы метод масштабного фотографирования (Потемкин, 1960) и морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968), приемы статистической обработки данных позаимствованы у М. Кендалла (1975) и Г.В. Лакина (1980). Все биометрические расчёты выполнены автором на "Электронике БЗ-21" по собственноручно составленным программам.

Ежегодно численность зубров определялась в период гона по нашей методике (Немцев, 1983), а в многоснежные зимы учёты проводились и на зиможках способом В.С. Смирнова (1964). Проанализировано до 2 тыс. феноточек и 200 дневниковых записей, относящихся к зубрам, начиная с момента их завоза в Кавказский заповедник. Помимо фондовых материалов использованы данные Краснодарской охотинспекции и сведения, полученные от лесников и охотников. Путем наблюдений за животными в местах отела, в районах зимней и репродуктивной концентрации определялись половая и возрастная структуры исследуемой популяции. Взаимоотношения зубров с другими копытными и их влияние на

растительность основных местообитаний исследовались (совместно с К.Ю. Голгофской и С.А. Дыренковым) согласно "Методическим указаниям" (Сукачев и др., 1957) и "Руководству для геоботанических исследований" (1952). Проводились геоботанические описания, перечислительная таксация древостоев по элементам леса на пробных площадях (400 шт.), размером 0,25 x 0,50 км. Повреждения подлеска и подроста учитывались на 100 площадках (2 x 2 м), равномерно расположенным по площади, методом непровешенной ходовой линии. Состояние травяно-кустарничкового яруса устанавливалось одновременно с проективным покрытием каждого вида. Осуществлено картирование растительного покрова на 85400 га незаповедной части ареала зубров с выделением типов их пастбищ и непригодных участков по методу В.Н. Александрова и К.Ю. Голгофской (1965). При разработке принципов эксплуатации восстановленных животных использованы рекомендации А.Г. Банникова (1962) и И.П. Язана (1975). Для выяснения биотопического размещения зубров и их нагрузки на угодья применялся метод учета экскрементов (Тимофеева, 1974). Учёт проводился на ленточных пробках шириной 10 метров и общей длиной 27 км.

Поведение изучали посредством визуальных наблюдений за зубрами, их фото- и киносъемки, с записью по часам моментов начала и окончания периодов определенных состояний. Методики работ позаимствованы у Л.М. Баскина (1976). Основным способом регистрации наблюдений были схематизированные зарисовки размещения групп животных на местности с указанием направления их движения, стимулов и обстоятельств, возможно имевших здесь значение. Проведено 18 суточных троплений, общей протяженностью 292 км, составлено 11 схем суточного и миграционного хода животных, 12 хронометражей их суточного поведения, нанесены на карту устройство и границы 3 участков обитания, зарегистрированы 320 поведенческих актов отдельных животных

## II

и групп разного состава в ответ на опасность. Сравнение важнейших этологических особенностей восстановленных животных с таковыми бизонов и аборигенных зубров проведено на основе описаний различных образцов поведения последних, взятых из работ Л.М. Баскина (1971;1976;1979), И.С. Башкирова (1940), М.А. Дерягиной (1972), Г. Карцова (1903), Д.П. Филатова (1910), К.К. Флёрова (1979), J.A. Allen (1876), W.A. Fuller (1960;1961), A.T. Halloran (1957), H.Jrnan (1970), D.E. Lott (1974), J. McHugh (1958;1972), M. Meagher (1973), D. Shackleton (1968).

## Глава II. СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Основателями популяции зубров С.-З. Кавказа послужили дальние потомки некогда обитавших здесь аборигенных зверей в количестве 20 голов. Из них 15 особей являлись т.н. беловежско-кавказскими животными, а остальные были зубробизонами, представлявшими собой II и III генерации поглотительного скрещивания на зубра. Генофонд животных, акклиматизированных в горах был не только специфичен, но и относительно обеднен, поскольку при возникновении новой популяции из небольшого числа особей многие родительские гены утратились (принцип основателя). Тем не менее, периодический (до 1959 г.) завоз беловежско-кавказских зубров на ранних этапах восстановительных работ способствовал повышению полиморфизма популяции, росту её генетической разнородности и обогащению генофонда. С точки зрения генетики следует, что ведущее эволюционное значение в реконструкции горного зубра имели не сами особи-основатели, а их потомки — продукты интрогрессивной гибридизации (Лобшев, 1969). Как показали наши исследования, несмотря на то, что абсолютное большинство признаков восстановленных животных получено ими по наследству от исходных видов, некоторые из них уже подверглись заметным изменениям. На их формирование повлияли 3 основных фактора — селекция, внешние условия и случайности онтогенеза (Розанов, 1982). Хотя развитие любого признака определяется взаимодействием всех 3 факторов, очевидно, что относительный вклад каждого из них в формирование признака неодинаков. Поэтому говоря ниже о признаках фенотипа горных зубров, мы подразумеваем, что они являются результатом взаимодействия геномов особей с условиями их развития в широком смысле этого слова.

### Экстерьерные признаки

Экстерьер современных зубров С.-З. Кавказа в основном тот же,

что и у остальных ныне живущих в СССР зубров. Они так-же являются крупными быками массивного строения (рис. 1). Высота в холке взрослых самцов обычно составляет 175 см при средней длине тела около 280 см (табл. 1). Для беловежских зубров данные параметры соответственно равны 185 и 300 см (Флёров, 1932), для казказских - 178 и 276 см (Карцов, 1903). Самки восстановленных горных зубров гораздо меньше самцов (табл. 2), а те и другие заметно уступают в размерах бизонам (Соколов, 1959). Обычный вес самца средней упитанности в 7-10 лет - 500-600 кг, самки - 400-500 кг. Степные бизоны весят в среднем на 30% больше (Calloran, 1957). Передняя часть тела горных зубров, особенно у быков, чрезвычайно массивная с высокой холкой в виде горба. Их передние ноги кажутся короче задних, копыта в среднем длиной 7-10 см, шириной 6,5-8,5 см. Линия верха холки и спины горизонтальная, в области поясницы имеется небольшое полулунное углубление. Таз сравнительно неширок, корень хвоста выступает над линией крупа. Хвост длиной около полуметра с высокой пышной кистью волос на конце. Грудная клетка глубокая и длинная, поджарый живот подчеркивает её внушительность. Голова относительно широкая с короткой горбоносой мордой, заросшей густым волнистым волосом. Рога черные, у самцов длиной около 25 см, у самок примерно 33 см и изогнуты спирально (наружу, вверх, внутрь и назад). Восстановленные горные животные являются единственными из современных зубров, напоминающими формой рогов истребленного казказского зубра.

Окраска густого волосяного покрова буро-коричневая с шоколадным оттенком. Помимо того, что шерсть зубров обладает свойством менять оттенки цвета в зависимости от освещенности, времени года и состояния животного, она различно окрашена даже на близкорасположенных участках кожи. Выявить у восстановленных животных отклонения от типа зубра в распределении по телу коричневого цвета различной насм-

Размеры тела взрослых самцов горных зубров отстрелянных  
или павших зимой в 1975-1984 гг. (в м)

Таблица I.

Наименование промера	! Lim (n=43)	! $\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$
Длина тела	2,60 - 2,96	2,79 $\pm$ 0,031
Длина хвоста	0,38 - 0,64	0,51 $\pm$ 0,029
Длина головы	0,49 - 0,67	0,51 $\pm$ 0,016
Длина уха	0,16 - 0,17	0,16 $\pm$ 0,023
Длина спины	0,52 - 0,76	0,64 $\pm$ 0,023
Длина поясницы	0,49 - 0,82	0,67 $\pm$ 0,034
Длина зада	0,49 - 0,63	0,56 $\pm$ 0,014
Косая длина туловища	1,53 - 1,93	1,73 $\pm$ 0,040
Длина передней ноги	1,60 - 1,72	1,66 $\pm$ 0,011
Длина кисти	0,28 - 0,56	0,42 $\pm$ 0,024
Длина ступни	0,61 - 0,71	0,66 $\pm$ 0,009
Длина задней ноги	1,60 - 1,87	1,76 $\pm$ 0,020
Высота в холке	1,67 - 1,80	1,75 $\pm$ 0,013
Высота плеча	1,12 - 1,24	1,18 $\pm$ 0,010
Высота спины	1,33 - 1,69	1,51 $\pm$ 0,031
Высота поясницы	1,28 - 1,48	1,38 $\pm$ 0,017
Высота в крестце	1,28 - 1,52	1,40 $\pm$ 0,025
Высота седалищных бугров	1,15 - 1,31	1,23 $\pm$ 0,013
Обхват туловища	2,19 - 2,69	2,48 $\pm$ 0,043
Обхват пясти	0,22 - 0,28	0,25 $\pm$ 0,005
Обхват плюсны	0,18 - 0,26	0,22 $\pm$ 0,006
Ширина головы	0,34 - 0,41	0,39 $\pm$ 0,005
Ширина в плечах	0,44 - 0,62	0,53 $\pm$ 0,016
Ширина поясницы	0,48 - 0,70	0,59 $\pm$ 0,022
Ширина таза	0,37 - 0,47	0,42 $\pm$ 0,009
Ширина зада	0,24 - 0,36	0,30 $\pm$ 0,010

Размеры тела взрослых самок горных зубров отстрелянных  
или павших зимой в 1975 - 1984 гг. (в и) Таблица 2.

Наименование промера	! Lim (n=32) !	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
Длина тела	1,92 - 2,63	2,25 $\pm$ 0,026
Длина хвоста	0,47 - 0,72	0,60 $\pm$ 0,022
Длина головы	0,42 - 0,59	0,50 $\pm$ 0,019
Длина уха	0,14 - 0,16	0,16 $\pm$ 0,029
Длина спины	0,66 - 0,82	0,71 $\pm$ 0,021
Длина поясницы	0,37 - 0,65	0,56 $\pm$ 0,026
Длина зада	0,39 - 0,57	0,48 $\pm$ 0,018
Косая длина туловища	1,50 - 1,82	1,65 $\pm$ 0,032
Длина передней ноги	1,29 - 1,69	1,48 $\pm$ 0,048
Длина кисти	0,30 - 0,46	0,38 $\pm$ 0,012
Длина ступни	0,61 - 0,73	0,67 $\pm$ 0,010
Длина задней ноги	1,33 - 1,78	1,55 $\pm$ 0,034
Высота в холке	1,54 - 1,65	1,60 $\pm$ 0,008
Высота плеча	0,98 - 1,20	1,00 $\pm$ 0,025
Высота спины	1,34 - 1,59	1,46 $\pm$ 0,027
Высота поясницы	1,24 - 1,37	1,30 $\pm$ 0,020
Высота в крестце	1,26 - 1,45	1,35 $\pm$ 0,026
Высота седалищных бугров	1,16 - 1,24	1,20 $\pm$ 0,007
Обхват туловища	1,90 - 2,13	2,04 $\pm$ 0,012
Обхват пясти	0,21 - 0,27	0,24 $\pm$ 0,005
Обхват плюсны	0,18 - 0,25	0,22 $\pm$ 0,004
Ширина головы	0,25 - 0,36	0,30 $\pm$ 0,009
Ширина в плечах	0,38 - 0,53	0,45 $\pm$ 0,018
Ширина поясницы	0,47 - 0,65	0,57 $\pm$ 0,016
Ширина таза	0,39 - 0,58	0,48 $\pm$ 0,014
Ширина зада	0,31 - 0,50	0,40 $\pm$ 0,022



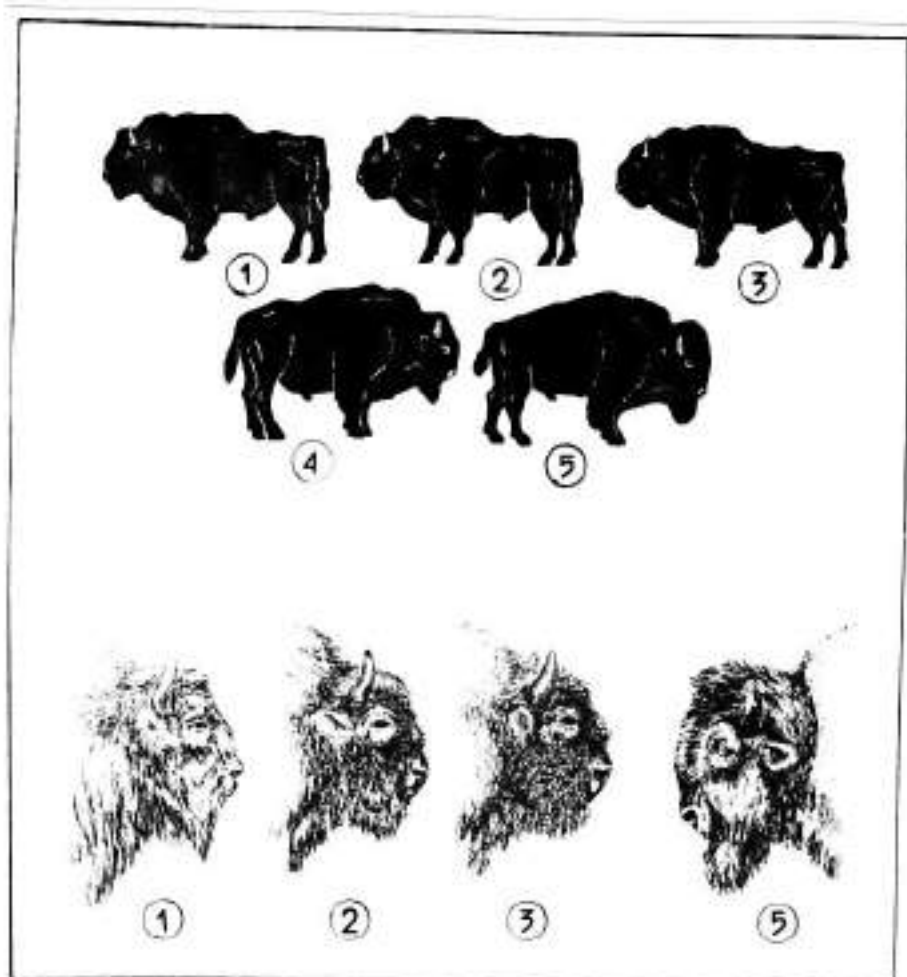


Рис. I. Силуэт и форма головы зубров и бизонов  
 (по К.К. Флёрову, 1932; 1979; с дополнениями):  
 1 - беловежский зубр, 2 - горный зубр,  
 3 - кавказский зубр, 4 - лесной бизон,  
 5 - степной бизон

ценности, путем визуальных наблюдений, просмотра фото- и киноматериалов, нам не удалось. Их окраска кажется темнее зимой за счет почернения боков головы, бреха и ног. Такое почернение, по мнению К.К. Флёрова (1979), присуще всем зубрам, но у горных животных ещё обусловлено сильным воздействием на них ультрафиолетового излучения. Ничего общего с бизонами, имеющими в молодом возрасте угольно черную стадию окраски зимой и огромную черную шапку летом (Allen, 1876), горные зубры не имеют. Напротив, для них типичны соломенно-го цвета плечи, бока шеи, холка и междурожье. У быков длина бороды и волос на голове меньше, чем у беловежцев. Остевые волосы достигают наибольшей длины в бороде - до 25 см и в бахrome под шеей и грудью - около 15 см. Самки так-же, как и кавказские зубрицы, не имеют подвеса из длинных волос под бровом и на задних ногах. Уши зубров однотонные со всем телом. Грива на шее имеет небольшой наклон вперед, у самцов над лопатками образуется небольшой перерыв, как у кавказских зубров, но свойственный последним темный гребень вдоль хребта выражен слабо. Аналогично обстоит дело и с курчавостью шерсти. Даже у новорожденных она мало заметна, скорее можно говорить, что волосы на шее и передней части туловища слегка волнисты (рис. 2). Мы измерили пуховые волосы, взятые из холки у 8 взрослых самцов в январе 1976 г. Их длина составила  $39 \pm 3,6$  мм, а толщина  $36 \pm 4,9$  мкм. Пух беловежских зубров в среднем несколько короче, но толще (Соколов, 1979). У бизонов в зимнее время пуховые волосы гораздо грубее и имеют  $69 \pm 2,8$  мм длины и  $53 \pm 1,6$  мкм толщины (Orbanagi, 1961), что связывается с их образом жизни в суровых условиях прерий. Р.Н. Кристоферсон и другие (1978), изучавшие теплоизоляционные свойства шерсти бизона, яка и некоторых пород крупного рогатого скота нашли, что первый наиболее устойчив к холоду. Следовательно, небольшие размеры пуховых волос у горных зубров обусловлены



Рис. 2. Новорожденный зубрёнок через час после появления на свет. 2 июня 1982 г., устье реки Шиша

сравнительно мягким климатом Северо-Западного Кавказа. Сходные различия в длине и толщине волос у теплолюбивых и устойчивых к холоду пород скота выявил В.А. Арзуманян (1954).

В течение немногих поколений восстановленные зубры освоили различные биотопы, резко возросли в числе и стали значительно увереннее чувствовать себя в горах. Чтобы выяснить направление, в котором горно-лесной комплекс жизненных условий отбирает экстерьерные признаки у данных животных, мы сравнили абсолютные размеры тела зубров Кавказского заповедника конца пятидесятых и начала восьмидесятых годов. Интересно, что результаты данного сравнения согласуются с концепцией, признающей самцов - эволюционным авангардом (Геодакян, 1984; Солин, 1984). Она базируется на современной синтетической теории эволюции, согласно которой действие отбора направлено на то, чтобы максимизировать приспособленность животных с учетом, как отбора на выживание, так и полового отбора (Воронцов, 1984). Показательно, что за истекшие 30 лет экстерьерные особенности самок восстановленных зубров не претерпели сколько-нибудь существенных изменений. Разница в размерах тела зубриц наших дней и потомства первых поколений - продуктов возвратного скрещивания, очень невелика, а пределы колебаний целиком перекрываются у всех сравниваемых особей. Зато современных самцов по общим размерам трудно спутать с зубрами, только начинавшими осваивать горы. Хотя захождение крайних величин многих показателей за границы их у сравниваемых животных и имеет место, различия между ними не вызывает сомнений (рис. 3). Обращает на себя внимание тенденция развития горного зубра. Это прежде всего удлинение задней и укорочение передней конечности за счет соответствующих изменений кисти и ступни; пропорциональное уменьшение длины и высоты тела при практически неизменной ширине туловища и таза; возрастание ширины головы одновременно с её укорочением; увеличение массивности

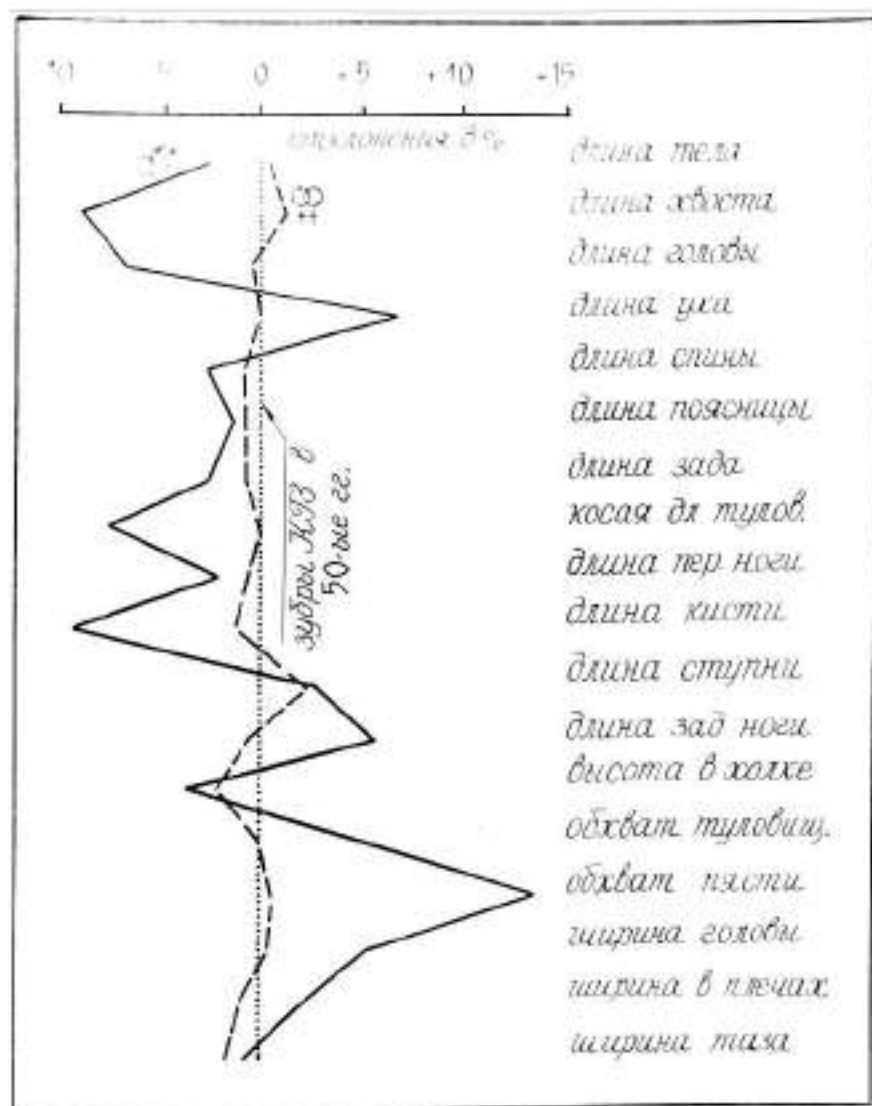


Рис. 3. Изменения экстерьерных признаков горных зубров за 30 лет

писти и обхвата груди и т.д. С точки зрения функциональной морфологии, большинство этих изменений можно признать адаптивными, индуцированными экологическими факторами среды (рудько, 1958). Разумеется, не все аспекты формирующегося фенотипа горных зубров имеет одинаково важное значение, да и скорость их преобразования видимо различна. Несмотря на то, что фенотип всякого животного является компромиссом между противоположными давлениями отбора (Майр, 1974), направление специализации морфологии восстановленных зубров довольно однозначно. В этом можно убедиться, сравнив его с основной предковой формой.

Реконструкция зубра на Кавказе предполагала получение с течением времени животных, фенотипически сходных с истребленными горными зубрами, однако достоверно сравнить конституциональные признаки последних с таковыми современных зубров не представляется возможным. Это вызвано малочисленностью необходимых данных по кавказскому подвиду, практически ограничивающихся измерениями, сделанными в 1885 г. Литльделем и Шильдером (Карцов, 1903). Понятно, что любые промеры черепов, скелетов, а тем более шкур кавказского зубра, сохранившихся до наших дней, дают неадекватное представление об истинном внешнем облике истребленного зверя. Поэтому мы вынуждены прибегнуть к сопоставлению линейных размеров и пропорций тела современных зубров С.-З. Кавказа и так называемых беловежско-кавказских животных. Последние по сути представляют собой равнинных чистопородных беловежцев (Ургенсон, 1956), но тем не менее символически относятся к зубрам кавказской линии (Заблоцкий, 1960).

На рис. 4 отражено положение некоторых промеров и индексов тела нынешних горных зубров, вычисленных в процентах от соответствующих параметров беловежско-кавказских зубров. Средние размеры и пропорции вторых использованы в качестве своеобразного стандарта и рав-

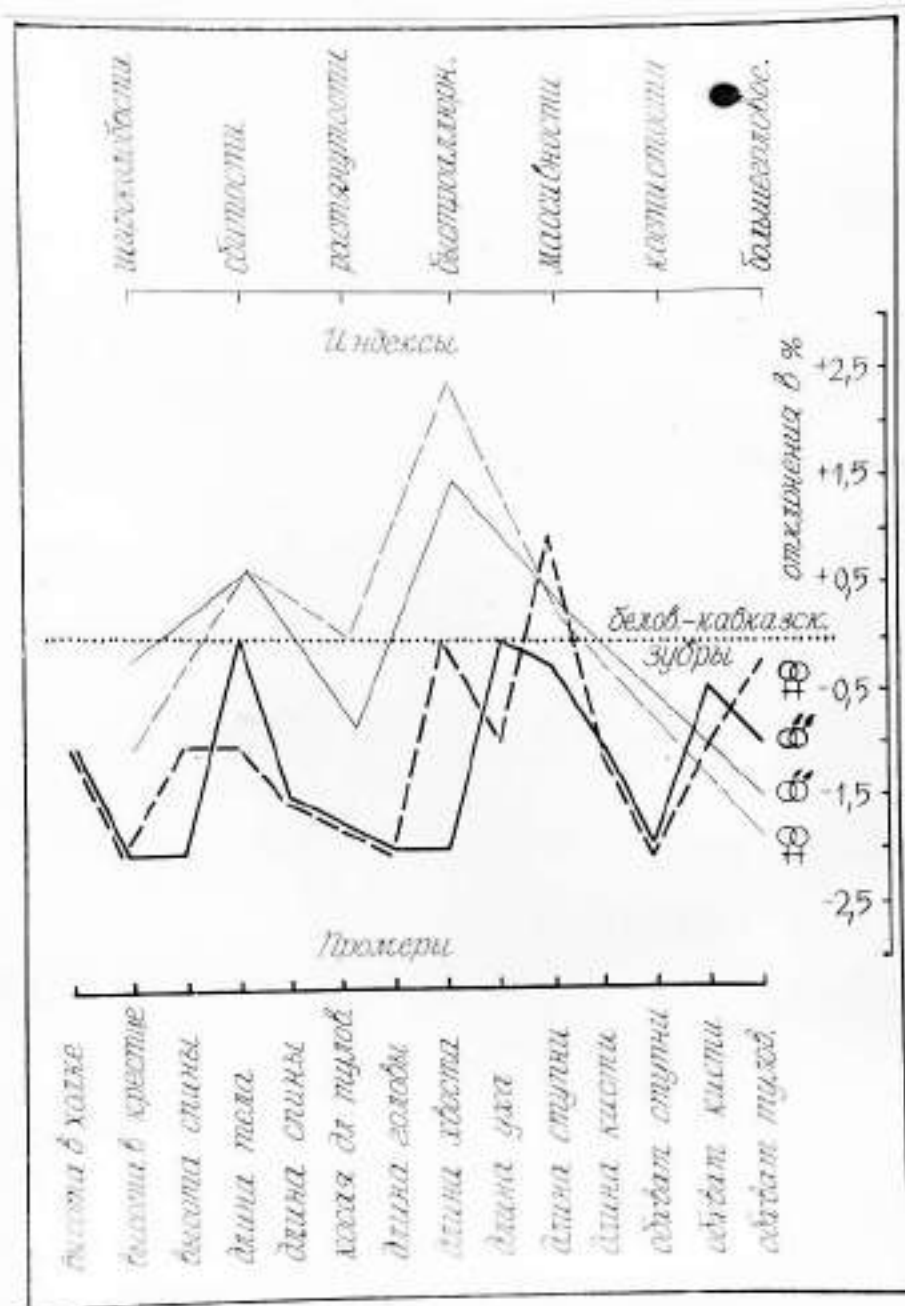


Рис. 4. Экстерьерный профиль современных горных зубров на основе конституциональных особенностей их основной предковой формы - беловежско-кавказских зубров

няется 100%. В результате сравнения выяснилось, что практически все линейные размеры и вес восстановленных зубров составляют 70 - 90% аналогичных величин данной предковой формы. Первые заметно уступают вторым в длине головы и обхвате шеи, а также глубине груди ( $P < 0,03$ ). В то же время, несмотря на явно меньшие общие размеры горных зубров, они мало отличаются от чистопородных беловежцев обхватом туловища, длиной конечностей, шириной головы, крупа и т.д. Самки обеих форм имеют больше общих черт, чем самцы. Это еще раз доказывает, что у зубров естественный отбор по разному действует на самок и самцов. Поэтому последние, как обладатели "футуристических" признаков, сильнее дивергировали с исходной формой.

Показательно превосходство горных зубриц над равнинными по длине ступни, а самцов - по массивности пясти ( $P < 0,01$ ). Наряду с относительной вытянутостью корпуса, эти экстерьерные особенности зубров Кавказского заповедника могут быть объяснены приспособлением животных к передвижению в условиях горного леса. Как специфическая адаптация к обитанию на поросших лесом, заваленных валежником и камнями склонах, где прыгучесть играет большую роль, чем скорость и выносливость, развивается прыжково-скоростная форма бега зубров. Немалое влияние на формирование типа их локомоции оказывают не только условия местобитаний, но и образ жизни, способы добывания пищи, масса животных. Несходство местобитаний бизонов, беловежских и горных зубров определило различия в характере движения этих животных при одинаковых аллюрах (Гамбарян, Суханов, 1979). Основной аллюр для всех быков - галоп, у обитателей лесов проявляется в больших вертикальных перемещениях туловища, чем у жителей открытых пространств. Приспособленным к бегу с препятствиями зубрам, выгодно иметь длинные конечности и высокое положение центра тяжести, обеспечивающие выраженный вертикальный толчок. Более короткие конечности бизо-



нов дают им возможность двигаться с минимальными вертикальными перемещениями, уменьшающими скорость и выносливость. Поэтому у зубров в связи с повышенной потребностью к прыжкам, большую роль играет толчок задними ногами, а у бизонов — передними (Гамбарян, 1972). У горных зубриц длина метатарзалий больше таковой бизонки и беловежских зубров в среднем на 2,2 см. Зато выраженного превосходства первых по длине метакарпалий не наблюдается. Видимо, это следствие отличий в характере прыжков беловежских и горных зубров. Последние совершают их гораздо чаще, подчас на крутых склонах и нагрузки на передние конечности, принимающие на себя вес тела, у них значительно выше. Как известно, увеличение нагрузок на стопу, обеспечивающую приземление, приводит к её относительному укорочению (Гамбарян, 1972). Разное соотношение длины сегментов скелета конечностей у современных горных и равнинных зубров (тем более, у бизонов) говорит о различии в механике их бега. Приспособлением первых к обитанию в горах является и большая, чем у жителей равнинных лесов, способность подтягивать конечности во время прыжка.

Позвоночный столб млекопитающих участвует в смягчении толчков, передаваемых туловищу через передние конечности в момент приземления. Амортизационная роль различных отделов позвоночника неодинакова. Наибольшим сгибательно-разгибательным нагрузкам подвержена крестцово-поясничная область. По мнению И.И. Соколова (1971), её относительная длина уменьшается в пределах рода Бизон от кавказского зубра к бизонку. Возможно, что и нынешние горные зубры имеют такой относительно длинный позвоночник вообще и его каудальный отдел, в частности, вследствие их специализации к прыжково-скоростному типу бега.

Пропорции тела беловежско-кавказских и восстановленных горных зубров обнаруживают еще меньше сходства, чем линейные размеры этих животных. Голова у первых длиннее и шире, чем у вторых (см. рис. 4).

Индекс сбитости горных зубров и противоположный ему индекс растянутости говорят о большей вытянутости их корпуса по сравнению с равнинными зубрами, и вместе с тем, о хорошем развитии мускулатуры в передней и задней частях тела (Колесник, 1930; Борисенко, 1952). Несмотря на примерно одинаковый индекс массивности животных обеих сравниваемых форм, каудальная часть туловища равнинных зубров — самцов производит впечатление менее развитой, чем аналогичный отдел тела у зубров С.-З. Кавказа. В целом, горные зубры более легкого склада, чем беловежско-кавказские, они имеют пропорционально вытянутый корпус, высокий постав задних ног, относительно широкую голову, менее рыхлый костяк, более мелкую, но объемистую грудную клетку, широкий и плоский круп. Оброслость зубров Кавказского заповедника менее пышна, волосяной покров у них окрашен неравномерно, в длине и форме подвеса, гривы, хвоста и рогов имеются несомненные признаки истребленного горного подвида. Трансгрессия промеров и пропорций тела современных и аборигенных горных зубров достигает соответственно 76,1% и 79,4%. Этих животных сближают такие конституциональные особенности, как сравнительно крупная и короткомордая голова, стройное низкочередое туловище, массивные запястья, длинный с высокой кистью хвост, характерный изгиб рогов и многое другое. Как видно, окружающая среда направляет отбор признаков у восстановленных зубров по тому же пути адаптации к воздействию на них комплексу факторов, по которому некогда шли аборигенные звери. В течение сравнительно немногих поколений у акклиматизантов проявились фенотипические модификации, позволившие им освоить крутосклонные пастбища и установить многочисленные биотические связи.

#### Краниологическая характеристика

Череп, являясь самым сложным скелетным образованием, предоставляет наибольшее число данных для распределения и объединения орга-

низмов в соподчиненные иерархические группы по степени их сходства. Предпринятое нами изучение морфологии черепа восстановленных зубров направлено не только на выяснение степени их родства с исходными видами, но и должно отразить реально существовавшие качественные изменения краниологических параметров животных, возникшие как элементарные явления в процессе их формообразования.

Сравнение средних и крайних значений промеров черепа самцов и самок горных зубров (приложение 1) показало, что по 52% взятых краниологических параметров они занимают промежуточное положение между беловежским и кавказским подвидами. На кольцевых графиках (рис. 5) бросается в глаза сходство кривых истребленных и ныне живущих горных зубров. Средние показатели основной длины и орбитальной ширины черепа последних вообще близки к среднему арифметическому данных промеров для чистокровных зубров. В значительной мере эта же близость распространяется на длину их лицевого отдела, на рельеф и пропорции лба, а также на форму, длину и степень загиба рогов. По сравнению с беловежскими и кавказскими зубрами восстановленные животные имеют средние размеры и промежуточный тип строения глазницы, слезных, носовых, основных затылочных костей, кондилосов, хоан, нижних челюстей и зубов. Они почти не отличаются средними величинами индексов и промеров межчелюстных костей и затылка от кавказских. В то же время, по сравнению с остальными представителями рода Бизонов, они имеют в среднем более короткое твердое небо и темя и более сплюснутые основания стержней. Данные животные занимают промежуточное положение между бизонами и зубрами по средним значениям таких промеров, как ширина интермаксилляре, расстояние между вершинами стержней и высота последних над затылочным гребнем.

У истребленных кавказских зубров значение наибольшего числа краниологических промеров находится в пределах колебаний соответ-

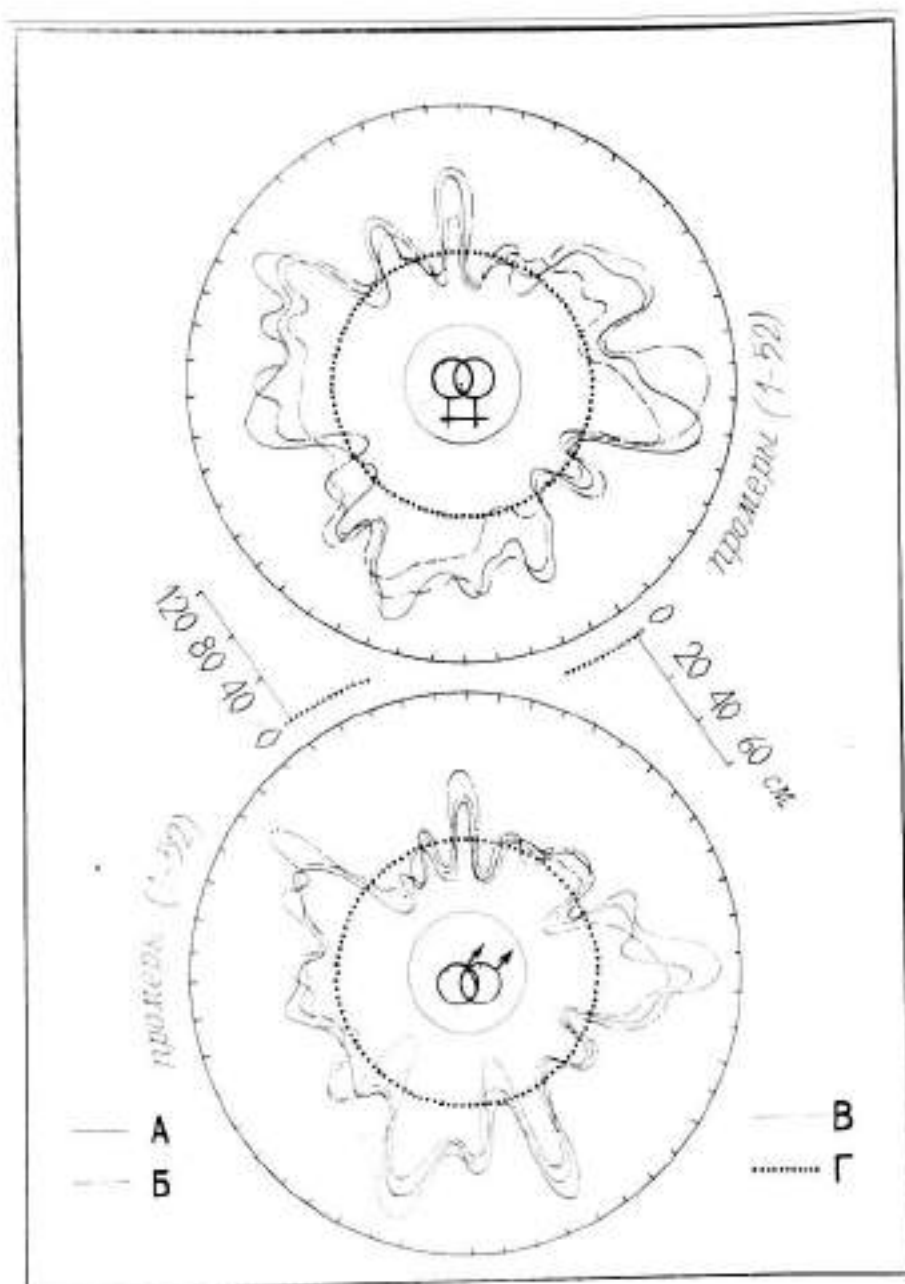


Рис. 5. Сравнительный краниологический профиль различных форм зубров на основе признаков черепа бизонов: А - горные зубры, Б - беловежские зубры, В - кавказские зубры, Г - бизоны

ветствующих признаков черепа нынешних зубров Кавказского заповедника (табл. 3). Родство беловежских зубров с последними, хотя и явно, однако выражено менее отчетливо. Крайние значения их абсолютных признаков перекрываются достаточно часто лишь в небольшой степени, а промеров с широкой трансгрессией показателей почти в 3 раза меньше, чем у кавказских зубров. Мы располагаем краниологическими промерами 24 бизонов, для которых известны пределы колебаний. Даже из этого количества видно, что по числу признаков, трансгрессирующих с таковыми описываемой формы, они заметно уступают чистокровным зубрам, а третья часть их промеров вообще не перекрывается с аналогичными показателями нынешних зубров С.-З. Кавказа.

Количество (в %) промеров черепа бизонки и чистокровных зубриц, трансгрессирующих в различной степени с промерами самок

горных зубров

Таблица 3

Предковые формы	Показатель трансгрессии				
	0%	1-33%	34-50%	51-66%	67-100%
Бизонки	29,8	29,1	20,1	8,3	12,3
Беловежские зубрицы	6,0	48,0	22,0	14,0	10,0
Кавказские зубрицы	0	14,2	20,4	22,4	42,8

Результаты сравнительно-краниологических исследований показывают наличие не только выраженного сходства обоих подвидов зубров с восстановленными горными животными, но и значительных различий между последними и американскими бизонами. Степень устойчивости морфологических различий, т.е. их диагностичность не одинакова. Промеров,

значения которых варьируют в наибольшей и наименьшей степени примерно поровну — 30% и 32 % (см. приложение I). Наиболее подвержены индивидуальным вариациям промеры длины, как черепа в целом, так и его анатомических осей, лба, лицевого отдела и рогов. Наименее изменчивы промеры ширины отделов черепа: темени, затылка, лицевого отдела, а также пропорции глазниц, верхней челюсти, височных ям и некоторые параметры рогов. Современные горные зубры отличаются отaborигенных большей шириной колебания таких показателей, как длина носовых костей, расстояние между основаниями стержней и их сплюсненность. В то же время, для них не показательна значительная изменчивость ряда промеров лицевого отдела, присущая черепам кавказских зубриц. При сравнении черепов нынешних горных животных и беловежско-кавказских зубров, являвшихся их предковой формой, обращает на себя внимание то обстоятельство, что пределы колебаний абсолютных размеров у тех и других широко перекрываются. В среднем же череп первых по основной длине меньше на 20 мм ( $P < 0,05$ ). Разница между ними в средних значениях передней и кондилобазальной длины достигает уже соответственно 70 и 30 мм ( $P < 0,03$ ). В рассмотренной серии черепов 24 беловежско-кавказских животных из всех зубропитомников СССР отсутствуют такие диагностические признаки, свойственные только исчезающему горному подвиду (и 72% черепов восстановленных зубров), желобок на небных отростках межчелюстных костей, отогнутость назад вершин стержней, рудиментарный загиб кондилусов, соприкосновение носовых и межчелюстных костей и т.д.

Простое сравнение абсолютных значений промеров черепа не дает достаточных оснований для установления степени общности различных форм зубров. Поэтому мы взяли по 9 основных краниологических промеров от 24 представителей рода Бизон и сопоставили их каждый с каждым путем дифференциального анализа. Коэффициенты несходства найдены

по формуле М. Кэндалла (1975) и сгруппированные в 6 классов, представлены в неупорядоченной вторичной матрице, посредством определенных кодовых знаков (рис. 6). Ясно видно, что вся совокупность значений распадается на 4, более или менее, отчетливые группы. Кодовые знаки с особенно низкими оценками несходства группируются вблизи главной диагонали. Их число убывает от беловежских и кавказских зубров к беловежско-кавказским и нынешним горным животным. Сравнительная внутригрупповая изменчивость по взятым промерам соответственно равна 1,4; 1,0; 3,5; 6,7.

Матрица дает возможность установить степень общности различных форм зубров по размерам частей черепа. Обращает на себя внимание большое число знаков высокого несходства в зоне перекрытия значений беловежских + восстановленных горных зубров, кавказско-беловежских + бизонов, восстановленных + кавказских зубров. Чтобы сориентировать сравниваемые формы зубров в пределах рода, прибегнем к методам сетевого анализа (Лакин, 1980). Для этого построим граф расстояния с использованием эвклидовой дистанции (рис. 7). На его ребрах отрезана степень несходства черепов зубров и бизонов по основным размерам. Конечно, эти размеры не отражают специфику морфологии каждой формы с исчерпывающей полнотой. Да её видимо и невозможно отразить одними промерами, настолько сложны и многообразны соотношения размеров частей черепа у различных особей внутри групп и между группами. Настоящий граф позволяет определить дистанцию между сравниваемыми формами без учета внутригрупповой изменчивости. Как было показано выше, её пределы у беловежско-кавказских и горных зубров достаточны, чтобы перекрыть дистанцию между группами. Существующие методы сетевого анализа позволяют однако яснее очертить скопления сходных животных в рассматриваемой совокупности и распределить их по группам, куда вошли бы особи, более похожие друг на друга, чем

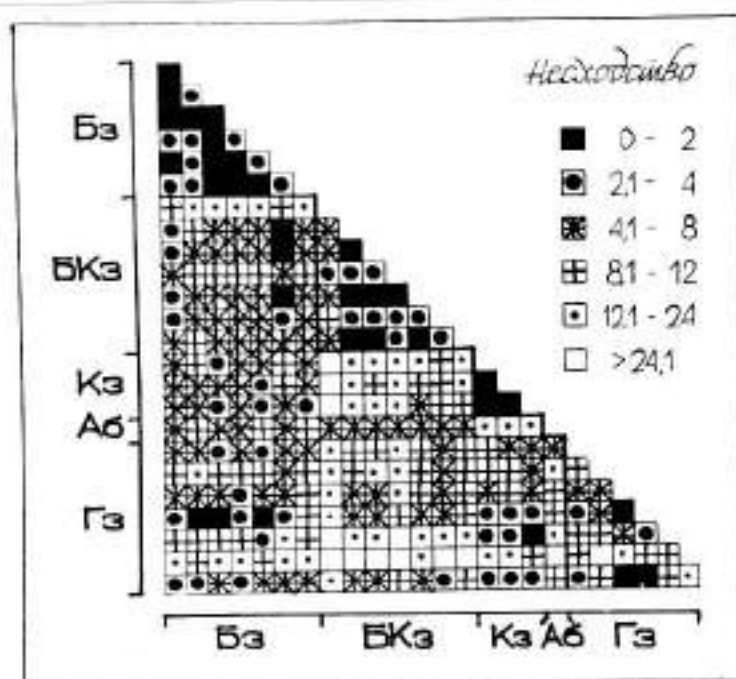


Рис. 6. Матрица краниологического несходства самок беловежских (Бз), беловежско-кавказских (БКз), кавказских (Кз) и современных горных (Гз) зубров, а также бизонов (Аб)



на животных из других групп. С этой целью проследим за судьбой связей между особями при различных пороговых значениях их сходства (рис. 8). На уровне максимальных величин ( $>6$ ), все 24 особи обнаруживают особенно много общего в размерах частей черепа. Это объясняется таксономической близостью рассматриваемых животных. При понижении сходства до среднего уровня, происходит разрушение корреляционной плеяды: из неё выпадают бизоны, имевшие ранее 5 связей с беловежско-кавказскими и 2 с беловежскими зубрами. Сохраняется устойчивая связь внутри групп, но кавказские и беловежско-кавказские зубры обособливаются. При этом провинциальные особенности групп проявляются более четко, нежели их зональные черты. На уровне минимального сходства (2) сохраняется близость аборигенных и нынешних горных зубров, а также последних и беловежско-кавказских с чистокровными беловежскими зубрами. Различные группы вычленяются более резко, связи между ними не образуют замкнутого цикла. Процесс понижения сходства можно продолжать далее, однако и на достигнутом уровне хорошо проявляются специфические черты краниологии сравниваемых форм. Так оказалось, что пороговый уровень сходства в пределах внутригрупповой изменчивости беловежско-кавказских зубров, уже вполне достаточен для их идентификации с прошлыми и настоящими горными зубрами. Завершая сравнение абсолютных размеров черепа у различных представителей рода Бизон, еще раз подчеркнем, что горные зубры по ним более близки к своим истребленным предшественникам, чем беловежско-кавказские животные.

Несмотря на захождение крайних величин краниологических промеров у всех представителей рода Бизон, пропорции черепа беловежско-кавказских зубров не лишены некоторого своеобразия. Несомненно их высокое сходство с таковыми восстановленных горных зубров. Оно особенно велико в следующих индексах: относительная ширина темени, мас-

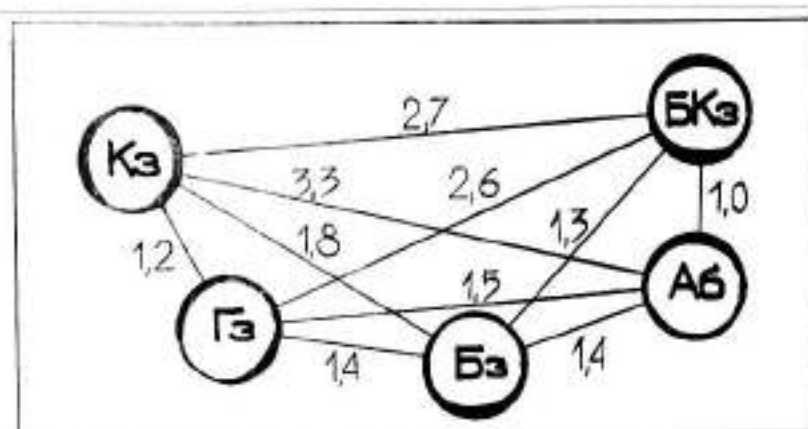


Рис. 7. Краниологическая дистанция между зубрами и бизонами по основным размерам черепа (см. обозначения к рисунку 6)

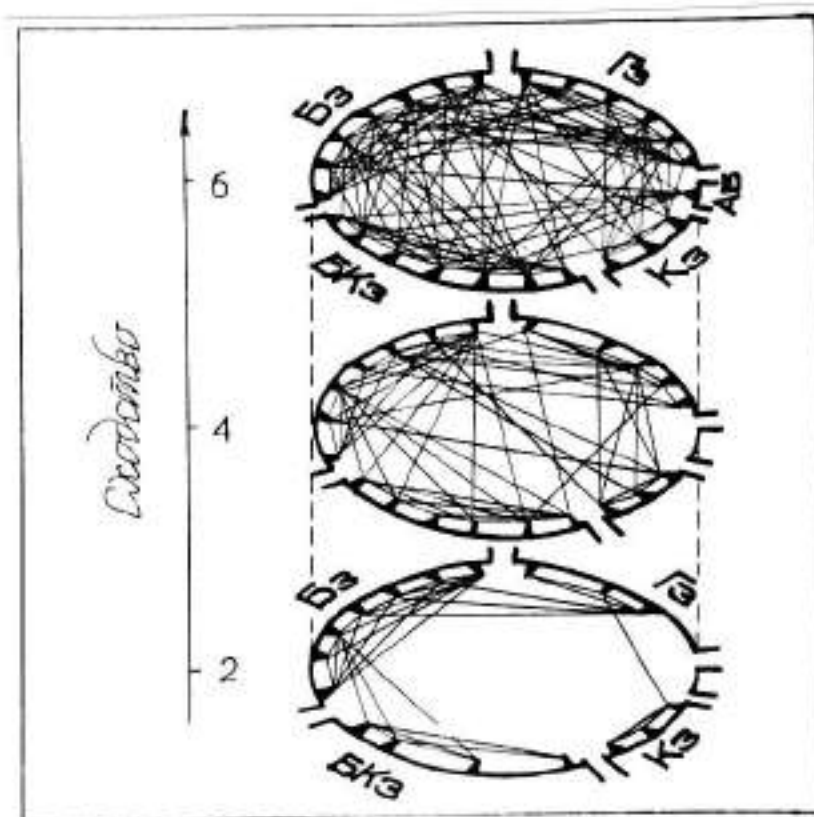


Рис. 8. Корреляционные связи по основным размерам черепа между зубрами и бизонами на разных уровнях сходства

сивность роговых стержней, степень их загиба и т.д. По сравнению с кавказскими зубрами, беловежско-кавказские животные имеют более сплюснутые и низко посаженные основания рогов, относительно более длинный лицевой отдел и сплюснутые глазные орбиты (рис. 9). От беловежских зубров их отличает больший размах и длина рогов, а также связанные с этим рельеф лобной поверхности и пропорции височной ямки.

Кавказско-беловежские вместе с произошедшими от них горными зубрами превосходят бывших кавказских по относительной ширине лба, носовых костей и по степени загиба роговых стержней. Под загибом имеется в виду боковая кривизна, а не отклонение назад верхушек стержней, которого нет ни у кого, кроме истребленных и нынешних горных зубров. Беловежско-кавказские зубры не уступают кавказским в массивности стержней, хотя этот индекс получается у них несколько заниженным из-за большой длины этих выростов лобных костей. В целом, беловежско-кавказские зубры имеют относительно более узколобый и узкотеменной череп с укороченной лицевой частью, чем чистокровные беловежские и бизоны. Эти же краниологические особенности, только выраженные более рельефно, присущи и современным горным зубрам, занимающим по ним промежуточное положение между беловежско-кавказскими и кавказскими зубрами. Если 40 лет назад по индексам черепа невозможно было отличить горных и беловежско-кавказских животных (Камьянов, 1969), то как отражение пройденного первыми пути формообразования, различие между ними сейчас достоверно на 5% уровне значимости по 4 из 10 взятых краниологических пропорций.

Восстановление горных зубров осуществлялось путем селекционной работы с чистопородными беловежцами и естественно ожидать, что их потомки будут иметь близкие к этой форме краниологические признаки. Последствиями поглотительного скрещивания можно объяснить преобладание у потомков типичных зубровых, а не бизоньих черт в строении и

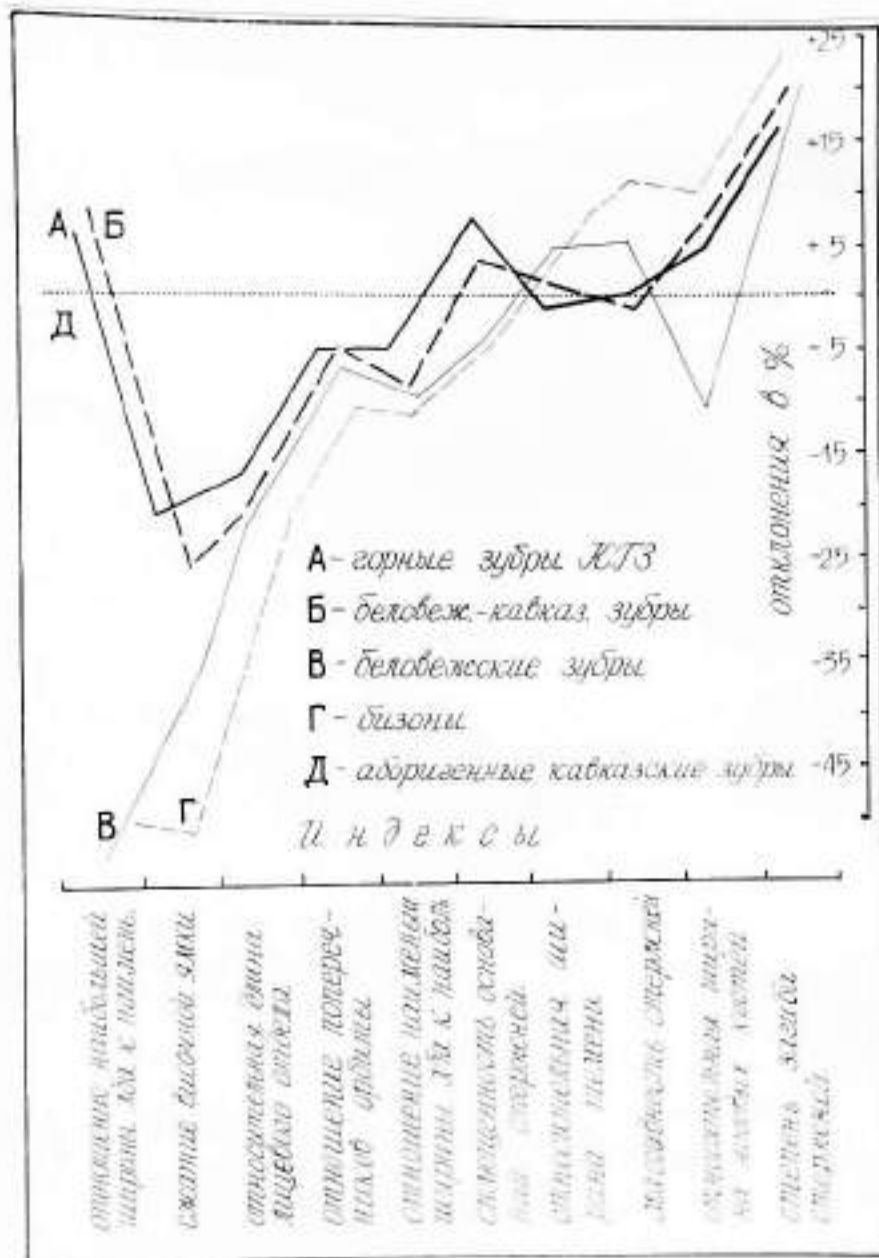


Рис. 9. Краниологический профиль самок зубров и бизонов на основе пропорций черепа аборигенных кавказских зубров

размерах черепа. Однако в чем причина тяготения многих средних значений промеров (44%) и индексов (30%) черепа восстановленных животных не к прямым, а именно к дальним предкам – кавказским зубрам (рис. 10)? Видимо толчок для проявления у них признаков, присущих аборигенам гор, дала окружающая жизненная обстановка.

Для понимания путей эволюции черепа восстановленных зубров можно попытаться связать строение и форму его отделов с особенностями биологии животных. Переход к обитанию в горных лесах сопровождался у них адаптацией к питанию в значительной мере древесно-веточными кормами. Поэтому в связь с условиями питания, резко отличавшимися у бизонов и асканийских зубробизонов, с одной стороны и у горных зубров – с другой, следует ставить многие адаптивные черты морфологии последних. Эти приспособления, проистекающие от функционального различия одних и тех же отделов у степных и лесных животных, присутствуют в устройстве нижней челюсти, зубов, межчелюстных, слезных, небных костей, а также затылочных мышечков и глоточных бугров зубров Кавказского заповедника. Обитание их в сравнительно мягком климате повлекло за собой уменьшение объема носовой полости, снижение высоты лицевого отдела по сравнению с беловежскими зубрами и бизонами. При лесном образе жизни острота слуха для копытного имеет большее значение, чем зрение. По этой причине восстановленные животные имеют более совершенную, чем бизоны, костную слуховую систему. Иной, чем на Восточно-Европейской равнине климат и состав подлеска основных местообитаний, приводит к меньшей пышности волосяного покрова горных животных. Поэтому трубкообразные глазные орбиты у них слабее выдаются в стороны.

Морфо-физиологическое содержание различий по признакам черепа между современными горными зубрами и предковыми формами является результатом и отражением пройденного восстановленными животными пути

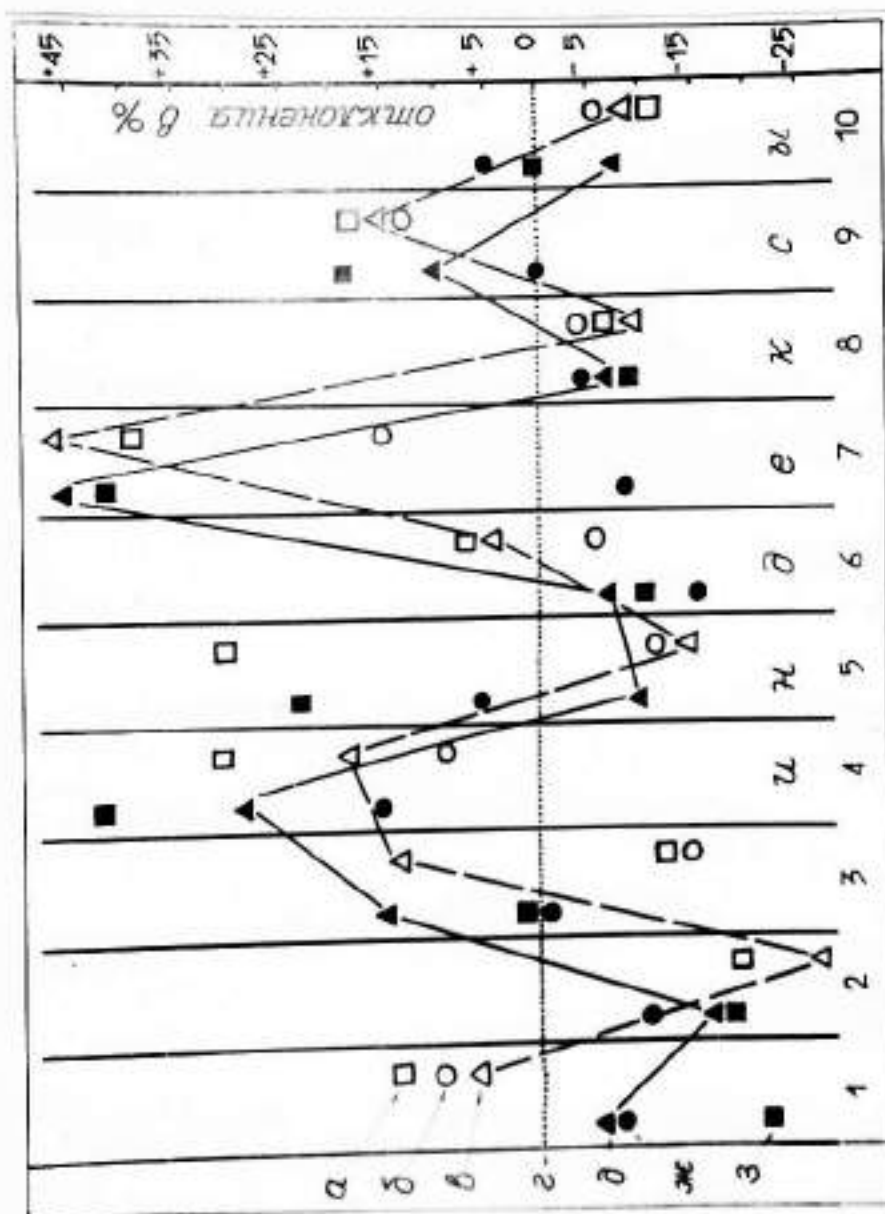


Рис. 10. Сравнительный краниологический профиль различных форм зубров на основе индексов черепа бизонов (тёмные фигуры - самки, светлые - самцы): а, з - кавказские зубры, б, ж - беловежские зубры, в, д - горные зубры, г - бизоны

становления. Как известно, краниологические характеристики особенно устойчивы к колебаниям условий существования и довольно жестко фиксируются наследственностью (Шварц и др., 1968). Обусловленные полигенно, они могут измениться только при резкой качественной перестройке генотипической структуры популяции. Видимо еще рано говорить о генетической фиксации отмеченных выше эволюционных новшеств в строении черепа горных зубров, в то же время, сам факт и скорость проявления фенотипических модификаций, уже красноречиво свидетельствует о стратегии приспособления данных животных к условиям среды. Для возникновения отмеченных морфозов была необходима предрасположенность исходного поголовья к жизни в горах (Грант, 1980). Краниологические вариации горных зубров не образуют дискретных морфотипов, а являются непрерывными в пределах единого типа строения. Поэтому особенности краниологии восстановленных животных следует считать статистическими характеристиками, свойственными этим зубрам только на данном этапе их саморазвития, т.е. справедливыми в условиях конкретной среды и определенного генетического состава популяции.

#### Интерьерные особенности

О своеобразии восстановленных горных зубров можно судить на основании экологического анализа их отдельных морфологических или физиологических особенностей. Морфоэкологическая характеристика животных в таком случае будет являться индикатором состояния исследуемой популяции. Кроме того, она позволит оценить приспособительное значение минимальных изменений фенотипа под воздействием факторов внешней среды.

Особенности внутренней организации животных стоят в тесной связи с условиями их обитания. Например, главной причиной образования морфологических приспособлений в устройстве аппарата передвижения

служит характер рельефа основных местообитаний (Гамбарян, 1972). Влияние особенностей распределения нагрузки на конечности равнинных и горных животных сказывается, в основном, на характере строения метаподий (Андреева, 1933). Кроме того, подвидовые отличия у быков выражены лишь в самых крайних звеньях конечностей (Соколов, 1971). По этим причинам для наглядного понимания путей, по которым идет формирование скелета горных зубров в связи с их приспособлением к расчлененному рельефу, для исследования были взяты метаподии самок восстановленных животных, их предковых форм, а также типичных представителей высокогорья и равнин - сибирского козерога, архара, сайги и джейрана (рис. 11).

Местообитания зубров на С.-З. Кавказе характеризуются значительной изрезанностью рельефа, что делает невозможным их продолжительный бег. Так как в подавляющем большинстве случаев, передвижение горных зубров происходит вдоль крутых склонов, то нагрузка тяжести их массивного тела не совпадает с плоскостью, в которой происходит рабочий ход конечности, а направляется под углом к саггитальной плоскости тела. При этом величина поперечной нагрузки на конечности зависит от массы животного и крутизны склона. В прямой связи с обитанием на склонах стоит более уплощенный метакарп горных копытных. Так, поперечник диафиза пясти восстановленных зубров превышает его передне-задний диаметр почти в полтора раза (табл. 4). У большинства равнинных зубриц и бизонков это отношение приближается к единице, т.е. диафиз в сечении имеет более округлые очертания. Преобладающее направление нагрузок в плоскости, параллельной оси тела у животных обширных равнин ведёт к значительному утолщению верхней трети метакарпа (Нусов и др., 1967). Малая толщина диафизов пясти современных и аборигенных горных зубриц (рис. 12) соответствует распределению основных нагрузок при наиболее обычном способе пе-



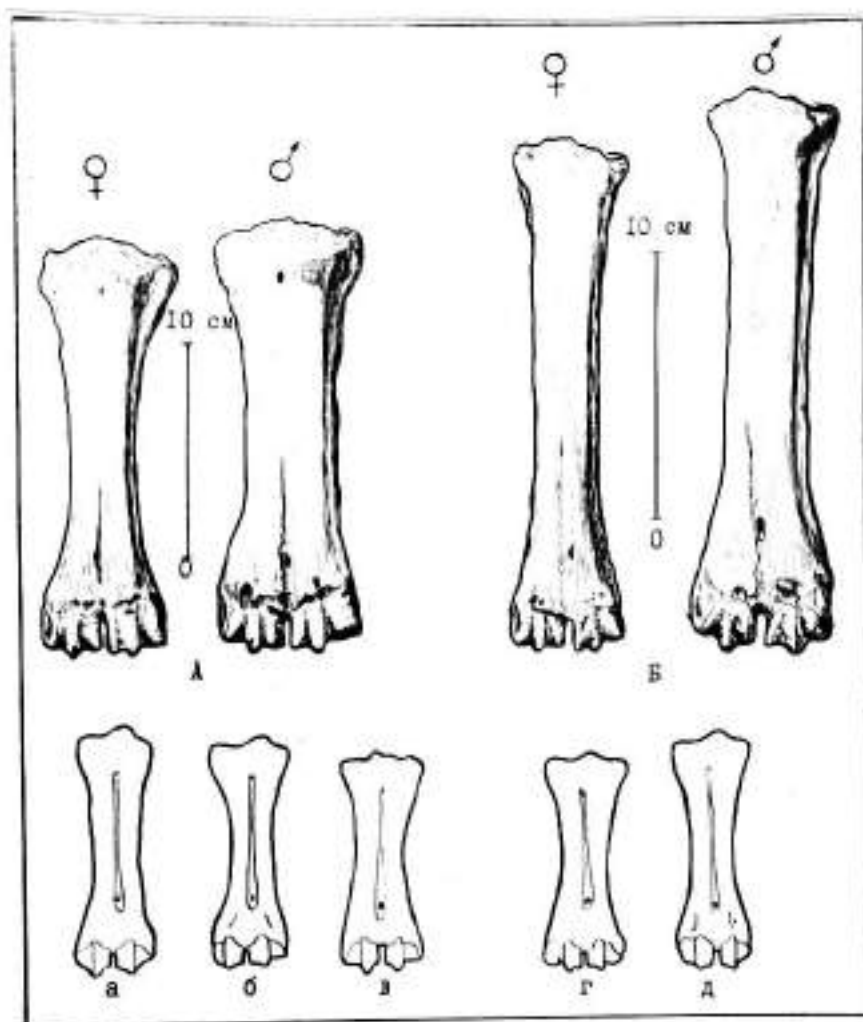


Рис. II. Пястные (А) и плюсневые (Б) кости горных зубров (вид спереди) и относительные размеры метакарпалей у различных представителей рода бизонов (по В.Г. Решетову и В.Б. Суханову, 1979; с дополнениями): а - ископаемый зубр, б - беловежский зубр, в - горный зубр, г - степной бизон, д - лесной бизон

Пропорции метакарпалей взрослых особей некоторых  
парнокопытных (В %)

Таблица 4

Индексы	Равнинные животные n = 12		Горные животные n = 10		Современные горные зубры n = 83			
	по О.В. Вгорову (1955)							
	Lim	$\bar{x}$	Lim	$\bar{x}$	Lim	$X \pm S_{\bar{x}}$	V	P
1	5,5-5,9	5,7	4,4-5,1	4,7	4,1-5,0	4,76 $\pm$ 0,08	5,25	1,68
2	8,1-8,6	8,4	3,6-4,6	4,1	2,8-3,3	3,01 $\pm$ 0,03	3,65	0,99
3	1,3-1,6	1,4	1,8-2,2	2,0	1,6-1,9	1,78 $\pm$ 0,03	5,61	1,68
4	11,3-12,8	12,1	7,2-9,0	8,1	7,3-8,1	7,62 $\pm$ 0,11	4,72	1,44
5	1,3-1,4	1,3	2,3-3,0	2,6	2,1-2,4	2,28 $\pm$ 0,03	5,26	1,31
6	-	-	-	-	1,7-2,1	1,88 $\pm$ 0,65	9,04	2,65
7	0,9-1,0	1,0	1,2-1,6	1,4	1,2-1,5	1,42 $\pm$ 0,06	11,97	3,52
8	14,3-15,1	14,6	15,0-15,3	15	14,1-19,3	16,9 $\pm$ 9,1	312,51	93,75
9	0,16-0,18	0,17	0,14-0,17	0,16	0,1-0,2	0,18 $\pm$ 0,21	7,69	1,92
10	0,29-0,33	0,31	0,3-0,31	0,3	0,31-0,41	0,3 $\pm$ 0,06	58,82	17,64

Примечание: в таблице приведены среднеарифметические значения индексов самцов и самок.

- 1 - отношение ширины нижнего эпифиза к ширине боковых упоров.
- 2 - отношение длины метаподии к ширине её нижнего эпифиза.
- 3 - отношение ширины нижнего эпифиза к его толщине.
- 4 - отношение длины метаподии к полусумме передне-заднего и поперечного диаметров диафиза на середине.
- 5 - отношение длины кости к расстоянию от проксимального конца пясти до шейки диафиза.

- 6 - отношение ширины верхнего эпифиза к его толщине.
  - 7 - отношение поперечного диаметра диафиза к переднезаднему его диаметру.
  - 8 - отношение длины метаподии к длине конечности.
  - 9 - отношение ширины диафиза к длине метаподии.
  - 10 - отношение ширины нижнего эпифиза к длине метаподии.
- 

редвижения животного. Относительная узость шейки диафиза горных зубров обусловлена, по-видимому, более прямой постановкой конечностей обитателями гор при ходьбе, тогда как равнинные животные дальше выбрасывают ногу вперед и ставят на почву под меньшим углом (Егоров, 1955). Сильное же уплощение метакарпа горных зубров приводит к большому расширению дистального отдела кости, и тем самым, отодвигает шейку в верхнюю треть. Обитателям высокогорий свойственна большая массивность метаподий (Андреева, 1933), что находит свое объяснение в особенностях их экологии. Индекс массивности пясти нынешних горных зубров (см. табл. 4) превосходит таковой даже козлов и баранов, что конечно обусловлено грузным скелетом быков.

Давление силы тяжести этих массивных животных в основном направлено сверху вниз и под углом к продольной плоскости тела. Поэтому во избежание вывихов при передвижении зубров вдоль крутых склонов, нижние эпифизы их метаподий должны иметь значительную ширину. Сравнение последних у различных представителей рода (см. рис. II) дает наглядную картину превосходства горных зубриц по данному параметру. Равенство показателей ширины нижнего эпифиза пясти горных зубриц и бизонков вызвано видимо большой массой кости у последних, а не полным сходством её функций. Доказательством этого служит и большее отношение ширины эпифиза к его толщине у зубриц, нежели у бизонков. Если у степных животных ширина и толщина эпифиза определяются, в

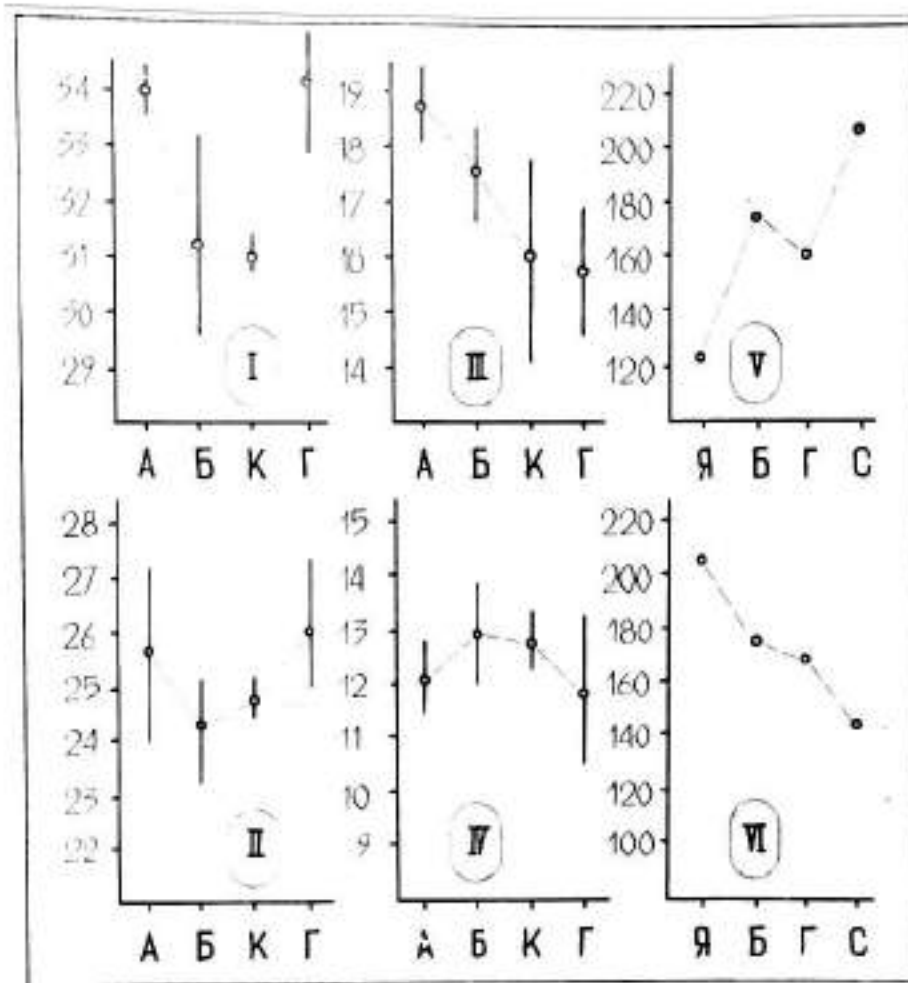


Рис. 12. Изменчивость и средние величины пропорций метаподий у некоторых полорогих (по И.И. Соколову, 1971; Б.Т. Камьянову, 1967; с дополнениями): А - бизоны, Б - бело-вежские зубры, К - кавказские зубры, Г - горные зубры, Я - яки, С - горные породы крупного рогатого скота

Ширина дистальных эпифизов (I-метакарпалий, II-метатарзалий) в %% к длине этих костей.

Ширина диафизов (III-метакарпалий, IV-метатарзалий) в %% к длине этих костей.

Длина метакарпалий (V) в %% к толщине данных костей.

Поперечный диаметр метакарпалий (VI) в %% к продольному.

основном, только массой тела, то для горных зубров широкий и плоский эпифиз — в первую очередь отражение характера рельефа местности. Значительным преобладанием ширины нижнего эпифиза метакарпа над толщиной обладают все взрослые животные, связанные в своем существовании с высокогорьем. Следует отметить, что величины отношений для равнинных и горных животных, вычисленные для верхнего эпифиза метакарпа (см. табл. 4) не обнаруживают сколько-нибудь существенных различий. О.В. Вгоров (1955) объясняет увеличение ширины нижнего эпифиза по сравнению с верхним большей нагрузкой при передвижении в горах на дистальный отдел конечности, более подверженный влиянию неровностей микрорельефа.

Наиболее характерной особенностью устройства суставной поверхности дистального отдела метаподий горных животных, препятствующей вывихам в сочленении с первыми фалангами, является большая ширина их боковых упоров. Относительная ширина упоров у беловежско-кавказских зубров близка к 5,6, а у восстановленных зубров и типичных обитателей гор равна 4,7. Эклидово расстояние по относительной ширине боковых упоров пясти между беловежско-кавказскими и горными зубрами возросло с 56 в 1958 г. до 69 в 1985 г., что обусловлено несходством рельефа их местообитаний и локомоции. Имеющиеся в нашем распоряжении немногочисленные промеры пясти беловежского зубра и степного бизона (Шейнер, 1961) дают относительную ширину упоров у них соответственно 5,8 и 6,3.

В отличие от метакарпа, главной функцией которого является опора, соответствующий отдел задней конечности, как горных, так и равнинных животных в процессе передвижения преимущественно играет роль рычага, толкающего тело вперед (Вгоров, 1955). Но в строении метатарзов обитание на склонах вызывает те же изменения, что и в метакарпах, хотя они подчас и выражены менее резко. Относительная

ширина нижних эпифизов плюсны горных зубров превосходит таковую у других представителей рода Бизон (см. рис. 12). однако здесь имеет место захождение крайних величин показателей за границы их у сравниваемых видов. Менее резко выражена и относительная узость диафиза у восстановленных животных по сравнению с бизонками и равнинными зубрицами, что указывает на большое сходство в распределении нагрузки на этот отдел конечности у всех быков. Несмотря на большую свободу от тяжести тела задней конечности и специфику выполняемой ее работы, в строении плюсны горных зубров отчетливо выражены главные признаки обитателя изрезанных склонов: уплощенность нижнего эпифиза и значительная ширина боковых упоров (табл. 5).

Обращает на себя внимание слабая изменчивость пропорций метатарзалий у горных зубров. В пятикратном масштабе видно, как невелики пределы изменчивости большинства индексов плюсны (рис. 13). Индивидуальные вариации затрагивает в наибольшей мере только диафиз, причем коэффициент вариации его относительной ширины не превышает 18%, тогда как для пясти он равен 312%. Видимо, малая изменчивость морфологических признаков метатарзов происходит от таких причин, как относительно слабая загруженность их весом тела, узость диапазона функций, а также сходства условий существования и возраста исследуемых животных.

Рассмотренный выше материал приводит к заключению, что особенности морфологии метаподий восстановленных зубров отвечают условиям их обитания. В тесной связи с тяжелой локомоторной функцией передних конечностей, стоит ряд бесспорно адаптивных черт в строении пястных костей зубров. Хотя места выпуска предков данных животных на С.-З. Кавказе были выбраны с расчетом постепенного освоения ими все более высоких ландшафтных зон, на ранних этапах разведения и особенно в первые годы обитания животных на воле, свыше 20% причин

Пропорции метатарзалий взрослых особей некоторых  
парнокопытных (в %)

Таблица 5

Индекс	Равнинные животные n = 12		Горные животные n = 10		Современные горные зубры n = 83				
	по О.В. Егорову (1955)						V	P	
	Lim	$\bar{x}$	Lim	$\bar{x}$	Lim	$X \pm S_{\bar{x}}$			
1	5,6-7,1	6,2	4,4-5,2	4,9	4,5-4,7	4,6 $\pm$ 0,09	6,17	1,92	
2	7,5-7,8	7,7	4,3-5,3	4,8	3,0-4,4	3,7 $\pm$ 0,08	7,29	2,16	
3	1,3-1,4	1,3	1,8-2,1	1,9	1,4-1,6	1,5 $\pm$ 0,03	6,61	2,02	
4	14,3-15,6	15,1	8,3-10,4	9,5	7,9-10,9	9,6 $\pm$ 0,34	11,32	3,57	
5	1,2-1,3	1,2	1,4-2,8	2,1	2,0-2,4	2,2 $\pm$ 0,02	4,52	1,34	
6	0,8-0,9	0,9	0,9-1,0	1,0	1,2-1,3	1,2 $\pm$ 0,01	0	0	
7	0,7-0,8	0,7	1,0-1,1	1,1	1,1-1,1	1,1 $\pm$ 0,01	0	0	
8	19,9-20,6	20,2	20,0-20,3	20,1	18,7-20,9	19,5 $\pm$ 0,39	18,37	4,61	
9	-	-	-	-	0,1-0,1	0,1 $\pm$ 0,01	0	0	
10	-	-	-	-	0,2-0,3	0,27 $\pm$ 0,02	31,12	7,43	

Примечание: в таблице приведены среднеарифметические значения индексов самцов и самок.

Наименования индексов те же, что на таблице 4 (стр. 41-42).

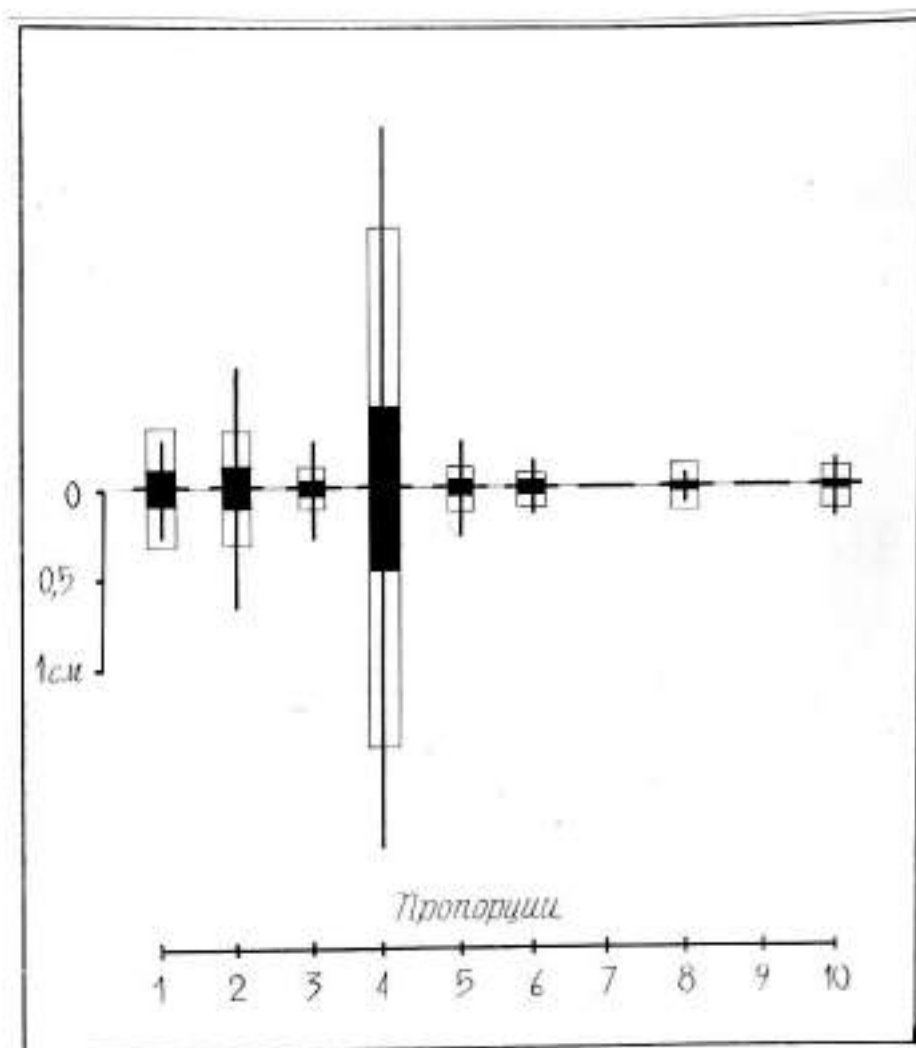


Рис. 13. Изменчивость пропорций метатарзалий самок современных горных зубров

Вертикальная линия - пределы изменчивости, горизонтальная - средняя величина, чёрный прямоугольник - статистическая ошибка в каждую сторону от средней, белый прямоугольник - среднее квадратическое отклонение в каждую сторону от средней.



их гибели было вызвано травмами конечностей и падениями со склонов (Калугин, 1968). Впоследствии травматизм зубров снизился, т.к. особенности рельефа осваиваемых местообитаний послужили стимулом к овладению ими навыками передвижения в горах и совершенствованию их локомоторного аппарата. О том, что это совершенствование идет на всех уровнях, от экстерьера до мотонейронов, свидетельствуют результаты работ сотрудников ЗИНа АН УССР (Мельник, Коток, 1980; Манзий, Мороз, 1980; и др.). Данные исследователи установили превосходство горных зубров над равнинными по степени развития губчатого вещества и компакты костей, количеству инкапсулированных рецепторов и топографии мышц, по рельефу суставных поверхностей и величине инерционных сил, по прочности и демпфирующим свойствам связок и многому другому.

Отмеченное выше различие интерьерных особенностей близких форм зубров — не случайно, оно проистекает не только от несходства эволюционной судьбы данных животных, но и во многом детерминировано экологически. Насколько чутко реагируют морфофизиологические особенности зубров на изменение условий существования по мере акклиматизации, можно убедиться также на примере относительного веса их внутренних органов. Размер последних, как известно, находится в отчетливой зависимости от интенсивности обмена веществ и уровня двигательной активности животного (Шварц и др., 1968). У самцов зубров в 50-х годах, по неопубликованным данным из архива Кавказского заповедника, индекс сердца колебался от 4,8% до 5,9%, легких — от 7,0% до 13,5%, печени — от 7,7% до 25,4%, почек — от 1,4% до 2,3%, селезенки — от 1,4% до 2,7%. Сейчас зубры обладают несравненно более интенсивными моторикой и уровнем обмена, чем некогда в загонях и аналогичные показатели у них составляют в среднем соответственно 8,4%, 12,7%, 15,1%, 2,8% и 2,3%. Налицо явное, хотя и не пропорцио-

нальное изменение всех показателей за 25-30 лет. Известно, что относительно слабое развитие одного из упомянутых органов может компенсироваться более сильным развитием других (Каблуков, 1950). Как видно из проведенного сравнения относительного веса внутренних органов, специфика вольного обитания в горной местности определила, главным образом, увеличение размеров сердца горных зубров. Это и понятно, чем большую работу совершает миокард в единицу времени, тем резче выражена его гипертрофия. Чтобы оценить влияние среды на развитие сердечной мышцы горных зубров за истекший период их натурализации, мы сопоставили по данному признаку восстановленных животных с исходной формой - беловежско-кавказскими зубрами из подмосковных питомников. Сердечный индекс первых составляет в среднем 8,4% у самцов и 9,7% у самок, для вторых он равен соответственно 5,7% и 6,1%. Как видно, превышение относительного веса сердца горных зубров над равнинными составляет около 40%, а это совершенно закономерно, поскольку беловежско-кавказские зубры содержатся в загонах, допускающих значительно меньшую подвижность, чем вольный образ жизни зубров на С.-З. Кавказе. Однако вес миокарда четко скоррелирован не только со степенью энергетических затрат животных, он связан и с общими размерами их тела. В данном случае зависимость интерьерных признаков от экологических особенностей зубров не затуманивается взаимосвязью между размерами тела и относительной величиной внутренних органов. Несмотря на явное превосходство равнинных зубров над горными по весу тела и на довольно широкую трансгрессию этого параметра у сравниваемых форм, схождение крайних значений индекса сердца у них невелико и его средние значения отражают специфику взаимосвязи животных с внешней средой. Описываемые формы зубров экологически не эквивалентны, поэтому несходство их интерьерных показателей не является простым результатом различий в двига-

тельной активности данных животных. Хотя морфологические признаки закрепляются наследственностью в узких рамках, они постоянно корректируются условиями существования (Шварц, 1980). Результатом этой корректировки следует считать и многие морфологические различия между состоящими в тесном родстве беловежско-кавказскими и восстановленными зубрами.

Некоторые из рассмотренных выше особенностей морфофизиологии горных зубров могут быть неправильно расценены, как свидетельство их "внезапного формирования". Однако эта кажущаяся "внезапность" имеет свою предысторию и объясняется скачкообразностью начального акта ретикулярной эволюции данных животных (Боркин, Даревский, 1980). Быстрота появления у них адаптивных признаков станет закономерной, если учесть, что инициирующим фактором воссоздания горных зубров послужила интеграция разных геномов. Хотя само по себе искусственное объединение наследственного материала нескольких таксономически близких организмов не являлось эволюционным актом, оно стало благодатной почвой для проявления фенотипических модификаций. Поэтому сдвиг у горных зубров адаптивной нормы в течение сравнительно немногих поколений вполне объясним (Воронцов, 1984). Своим быстрым появлением приспособления-морфозы отчасти обязаны процессу, начальные стадии которого прошли в генетических недрах предковых видов.

## Глава II. ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ЭКОЛОГИИ

Центральной проблемой реконструкции зубров, отражающей почти все биологические особенности животных, является проблема их размножения и динамики населения. Изучение вопросов, связанных с репродуктивным циклом, рождаемостью и смертностью зубров необходимо для выяснения перспектив их роста, для разработки основ сохранения популяции и управления ею.

### Динамика численности и её обусловленность внешними факторами

Эволюция любого вида определяется естественным отбором, изоляцией и динамикой численности (Шверц, 1980). В процессе становления популяции восстановленных горных зубров, их отношение к среде обитания резко изменилось. Особенно наглядно говорит об этом колебание темпов прироста поголовья, представляющих собой адаптивный признак, вырабатывавшийся под давлением естественного отбора. Динамика численности зубров отражает колебания условий их существования и может быть правильно оценена лишь на значительном отрезке времени, охватывающем заметные изменения в комплексе факторов внешней среды. Данному условию отвечает этап вольного обитания животных, начавшийся в 1960 г. К этому времени их население увеличилось в 10 раз, нарастая в геометрической прогрессии с малым знаменателем. Скорость роста поголовья в 1950–1960 гг. составляла в среднем 0,22. При таких темпах удвоение численности животных происходило за 3 года. Весьма примечательно, что эмпирическая скорость роста в тот период развития популяции незначительно уступала идеальной, определяемой с помощью матричной алгебры (Коли, 1979). Разница между ними, именуемая мерой сопротивления среды (Одум, 1975), составляла всего 0,02, т.е. эмпирическая скорость представляла собой экспонен-

ту в дифференцированном уравнении роста популяции в практически нелимитированной среде. Кривая приращения числа зубров имеет близкий к экспоненциальному характер вплоть до 1964 г. Но экспоненциальный рост популяций проявляется лишь в непродолжительные периоды, когда пища имеется в изобилии, отсутствует перенаселенность и сведены к минимуму прочие лимитирующие рост факторы (Одум, 1975). В таких условиях зубры находились в загонах и несколько лет спустя после выпуска на волю. Опыт изучения динамики населения крупных позвоночных говорит о невозможности длительного увеличения их поголовья по экспоненте в природных условиях (Северцов, 1941). На графике роста стада заметен переход, наметившийся после 1965 г. (рис. 14). Последующий период динамики популяции можно охарактеризовать, как этап стабильно-флуктуационных изменений.

Рассматривая колебания абсолютного прироста зубрового стада в тот период, нельзя не обратить внимание на неуклонность снижения темпов годового прироста (рис. 15). Его интенсивность непостоянна и имеет значительные колебания в различные годы. После выпуска зубров на волю и до 1967 г. прирост циклично дигрессировал. Это было обусловлено увеличением доли пропустовавших самок и размеров гибели животных, которые в загонных условиях имели существенно меньшую величину. Условия обитания зубров на воле стимулировали действие внутривидовых регуляторных механизмов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973), приведших интенсивность размножения животных в соответствие с плотностью особей. В последующие 10 лет условия внешней среды особенно активно влияли на динамику населения зубров в качестве факторов, прямо лимитирующих рост численности особей.

После зимы 1967/1968 гг. темпы увеличения поголовья зубров снизились. Эта зима отличалась резкими колебаниями температуры, много-снежьем и последовала за неурожайным годом (Котов, 1969). Климати-

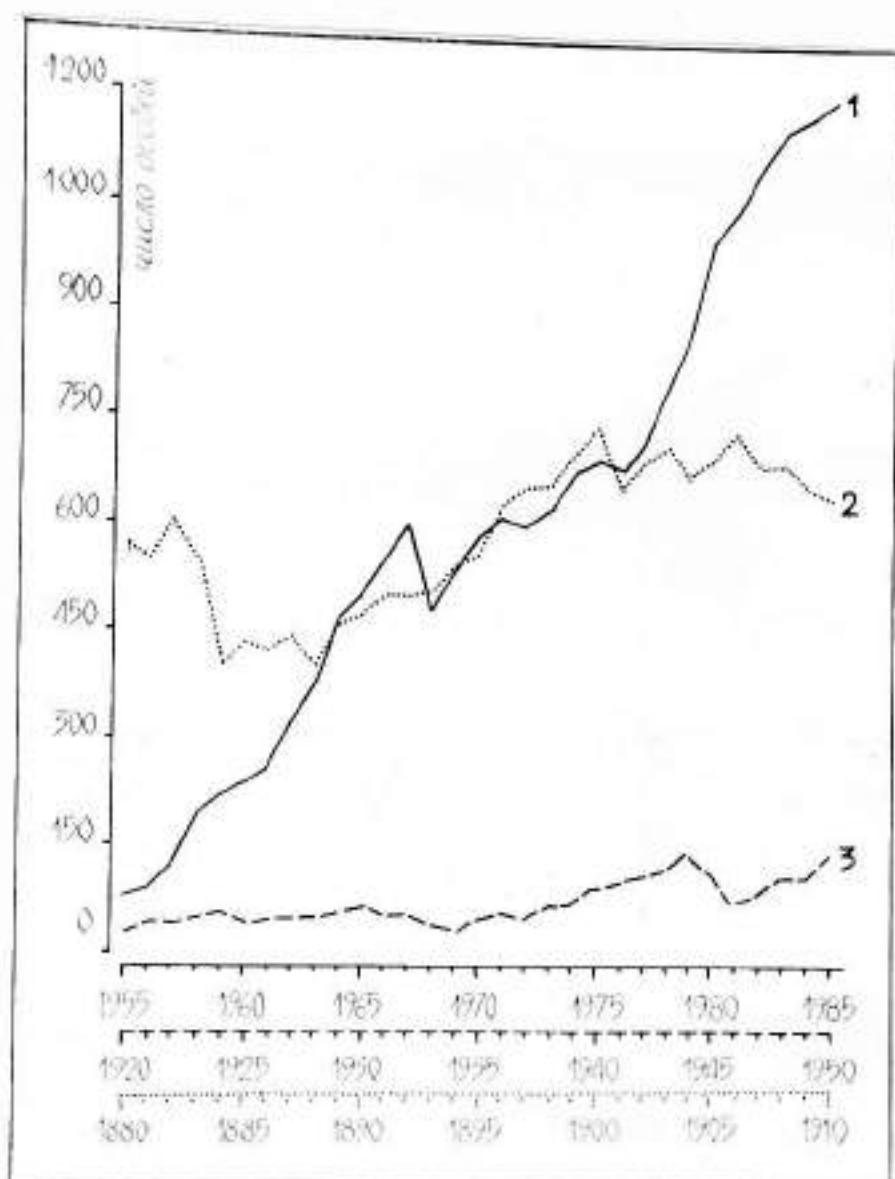
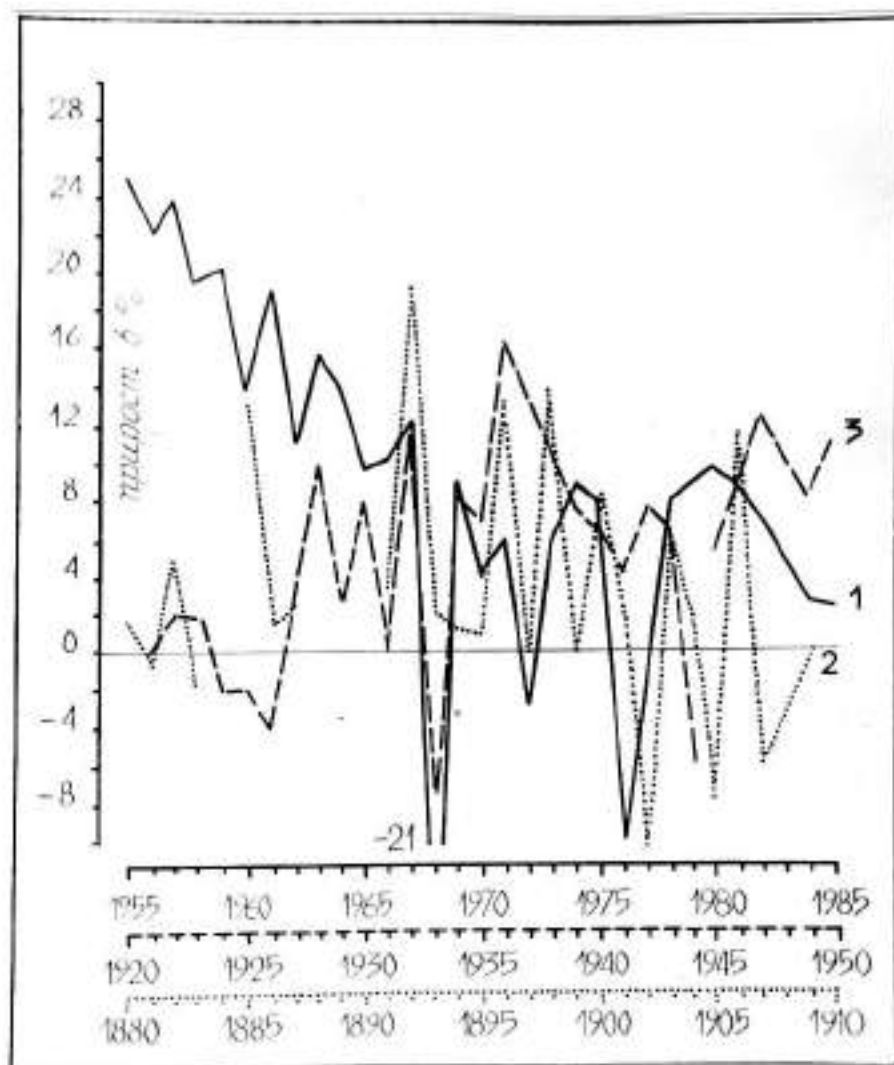


Рис. 14. Колебания численности зубров за 30 лет (по М.А. Зублоцкому, 1957; с дополнениями):  
 1 - на Северо-Западном Кавказе,  
 2 - в Пеловезской пуще в прошлом веке,  
 3 - в зоосадах и зубропитомниках

ческая депрессия при неблагоприятном стечении таких лимитирующих факторов, как зимняя бескормица и невозможность расселения в этот период настолько превысили выносливость зубров, что выживание отдельных особей зависело от случайных моментов, а не специальных адаптаций. По свидетельству опытных зуброводов Восточного лесничества КГЗ (П. С. Цуканова, А.Х. Пилипенко), внезапные снегопады, сопровождавшиеся резкими похолоданиями зимой 1967/1968 гг. повлекли за собой значительную гибель животных, в особенности молодняк. Только в районе кордона Умпырь, являющегося местом постоянной зимней концентрации копытных, обнаружено до 70 павших зубров разного возраста. В целом по заповеднику, наибольший урон, около 90 особей, понесла территориальная группировка зубров в Восточном лесничестве, где зимние пастбища травоядных немногочисленны, а животные отрезаны от предгорий труднопроходимыми хребтами. У таких крупных зверей, как зубр, с их малой плодовитостью и поздней половой зрелостью, приспособлением к стихийным бедствиям является компенсаторная смертность молодняк (Северцов, 1941). Однако массовая гибель зимой и взрослых самок отрицательно сказывалась на постоянстве населения и скорости прироста поголовья. Если в 1967 г. прирост достигал 13,5%, то через год он стал в 3 раза меньше и составил 4,5%.

Суровые зимы повторяются с более или менее определенной частотой и поэтому падежи зубров обладают известной периодичностью. Зима 1971/1972 гг., сходная по своим условиям с описанной выше, также оказала большое влияние на развитие зубровой популяции. Ее мигрирующая часть до снегопадов покинула Северное лесничество КГЗ и откочевала в предгорья за 30-40 км от границ заповедника. Лишенные возможности широко кочевать, зубры Восточного лесничества вновь понесли потери, хотя и в меньших, чем 4 года назад размерах. Отход животных в целом по популяции составил 12,2%, против 23,9% в первую депрес-



**Рис. 15.** Изменение интенсивности прироста поголовья зубров (в %) за 30 лет (по М.А. Заблоскому, 1957; с дополнениями):

- 1** - в Кавказском заповеднике,
- 2** - в Беловежской пуще в прошлом веке,
- 3** - в условиях загонного содержания



сильную зиму. Многоснежная зима 1975/1976 гг. тоже оставила заметный след в развитии отношений между популяцией зубров и окружающей средой. Рост поголовья был прерван падежом, унесшим 11,9% населения. Примерно 85% всех погибших зубров найдено в Восточном лесничестве, тогда как весной 1968 г. здесь было обнаружено 65% павших в заповеднике животных. К 1977 г. популяция достигла уровня численности, который она должна была преодолеть четырьмя годами раньше, если бы её рост совершался со скоростью, равной 0,19 и имевшей место в период с 1960 по 1967 гг.

Суровые зимы хотя и задержали процесс увеличения числа зубров, тем не менее, оказали на него и положительное влияние, стабилизировав уровень прироста поголовья, стимулировав совершенствование пространственной структуры популяции. Менее пагубное воздействие климатических факторов на животных в последующие депрессивные зимы, чем в первую, можно объяснить повышением их приспособленности. На это указывает тот факт, что почти все зубры Северного лесничества Кавказского заповедника после 1968 г. зимуют в малоснежных и богатых кормом предгорных районах. Не прошли бесследно тяжелые зимовки и для животных, выпасающихся в Восточном лесничестве. Правда, хотя они и совоили бесснежные крутосклонные пастбища, что позволяет им, в какой-то мере, "спасаться" от многоснежья, они по-прежнему подвержены отрицательному влиянию перенаселенности мест зимовок копытными.

В последующие годы климатические факторы не оказывали катастрофического влияния на численность реконструированных зубров. Их население возрастало со все уменьшающейся конечной скоростью от 0,132 до 0,077 (см. рис. 15). В 1950-1982 гг. популяция в среднем увеличивалась на 6,8%. Кстати, прирост численности современных беловежских зубров, находящихся на подкормке круглый год и не страдавших от суровых зим, в среднем за последние 10 лет не превышает 11% (Корочки-

на, Кочко, 1983). Исследователи вольных зубров Беловежской пуши конца XIX века (Карцов, 1903; Северцов, 1941) и зубров, содержащихся в питомниках (Заблоцкий, 1957), не обнаружили прямого влияния климата на динамику численности этих животных. На рисунке 15 не показаны годы, когда падение численности беловежских зубров имело катастрофический характер, что по мнению И.А. Заблоцкого (1957) не характерно для их популяций. Аборигенные же кавказские зубры неоднократно подвергались воздействию стихийных катастроф (Филатов, 1912), как впрочем и кавказские олени и туры (Насимович, 1939). Аналогично обстоит дело в суровые зимы и с нынешними горными зубрами. И тем не менее, они не уступают по темпам прироста не только диким зубрам, обитавшим в явно пессимельных условиях Беловежской пуши, но и значительно превосходят по данному показателю зубров, акклиматизированных в других районах Северного Кавказа (Язан, Немцев, 1985). В отличие от этих районов, Кавказский заповедник и смежные с ним территории в высокой степени отвечают экологическим потребностям зубров (Заблоцкая, 1957). Именно этим обстоятельством, да еще умелым содержанием и селекцией особей на ранних этапах восстановления, но отнюдь не "...отягченностью их наследственности бизоном" (Заблоцкий, 1983), объясняется успешный рост численности зубров на С.-З. Кавказе.

Современное состояние популяции горных зубров характеризуется переходом от довольно бурных и разнообразных акклиматизационных процессов к состоянию, вполне тождественному положению исконных местных видов копытных (Насимович, 1936; Александров, 1968). Специфическая скорость прироста населения снизилась по сравнению с 1980 г. втрое и составляет 3,3%. Соответственно уменьшилась и конечная или эмпирическая скорость. За период 1975-1985 гг. она равняется в среднем 0,061 на заповедной территории и 0,077 в целом по популяции.

Чтобы определить, по какому типу кривой идет прирост зубрового населения, целесообразно выразить корреляционную зависимость численности животных ( $y$ ) от времени ( $t$ ), используя регрессионный метод (Лакин, 1980). Эмпирическое уравнение, выражающее закономерность роста количества зубров с 1976 г. до наших дней оказывается следующим:

$$y = \frac{950}{1 + 10^{0,29 - 0,24t}} + 540.$$

По этому уравнению, являющемуся видоизмененным уравнением Ферхюльста и описывающему логистическую кривую можно найти ожидаемую численность животных на ближайшее время. Кроме того, появляется возможность определения наряду с идеальной скоростью роста популяции и предела её численности или максимальной биотической нагруженности среды. Идеальная скорость может рассматриваться, как экологический показатель генетической приспособленности популяции, либо как мера её врожденной способности к росту в идеальных условиях (Уиттекер, 1980). Как показывает расчеты, выполненные по методике Г. Коли (1979), этот параметр для горных зубров составляет 0,237. Разность между ним и эмпирической скоростью характеризует сумму всех лимитирующих факторов среды, препятствующих реализации биотического потенциала и носит название сопротивления среды (Одум, 1975). Сейчас в целом по популяции оно равно 0,16, т.е. в 8 раз выше, чем в период 1950–1960 гг., когда зубры только переходили к вольному обитанию. Мера сопротивления среды в заповеднике больше, чем за его пределами в 5 раз и достигает 0,27. Как будет показано ниже, это вызвано главным образом тем, что численность зубров в заповеднике контролируется условиями зимовок, тогда как на смежной территории резервы роста поголовья еще далеко не исчерпаны и конечная скорость составляет там 0,138.

Пользуясь приведенным выше уравнением, можно определить предел

роста численности зубров. Характерно, что расчеты показывают его на уровне  $1600 \pm 150$  голов, независимо от того, как он определялся: по уравнению роста всей популяции, либо как сумма асимптот ( $1000 + 600$ ) кривых увеличения заповедной и незаповедной частей населения. Это обстоятельство говорит о сбалансированности роста данных частей популяции, обитающих в достаточно несходных условиях и обладавших поэтому неодинаковыми возможностями приращения численности. Если заповедная часть, судя по фактической скорости её роста, близка к уровню биотической нагруженности среды, то вне заповедника возможности увеличения населения зубров пока реализованы на 70%. Тем не менее, темпы нарастания числа производителей в целом по популяции за последние 3-4 года явно свидетельствуют о её приближении к уровню насыщения. Объяснение этого в асимптотическом механизме прироста — чем ближе предел, тем медленнее приращение за счёт молодняка. Основные демографические параметры популяции зубров все больше отличаются признаками фазы отрицательного ускорения. Затухание колебаний численности и снижение рождаемости до 20% обусловлено, как внешними по отношению к населению сдерживающими рост факторами, так и происходит под влиянием внутривидовых механизмов самоограничения плодовитости. Вероятно, естественный отбор действует и в направлении максимального повышения качества среды обитания зубров (на более низком уровне по сравнению с верхним пределом ёмкости их местообитаний), в также уменьшает амплитуду циклических колебаний размера популяции.

Таким образом, после периода активного роста, зубры введенные в горно-лесную среду, вступают с ней в равновесие и их численность стабилизируется. Эта стабильность имеет статистический характер, поскольку численность постоянно испытывает флуктуации. Помимо сезонных колебаний, связанных с размножением животных, флуктуации обус-

ловлены влиянием внутривидовых механизмов и вызваны некоторыми факторами внешней среды. В соответствии с господствующей ныне точкой зрения, первым отводится роль собственно регулирующих, а вторым — элиминирующих, лимитирующих либо стимулирующих факторов (Ивантер, 1976; Шолов, 1977; Шаров, 1984). В последующих главах настоящей работы будет сделана попытка объяснения динамики численности зубров с учетом внутривидовых регуляторных механизмов, а пока рассмотрим зависимость колебаний численности животных от различных внешних воздействий.

Как было показано ранее А.А. Насимовичем (1936; 1939; 1955), абиотические условия зимовки играют огромную роль в жизни горных копытных. Восстановленные зубры, несмотря на свою мощь и крупные размеры также подвержены влиянию климатических факторов, а некоторые из них (критический уровень снега, совокупное действие ветра и отрицательной температуры и т.д.) по часо оказываются катастрофическими для животных и ведут к резкому сокращению их числа. Следует подчеркнуть, что данные абиотические воздействия являются элиминирующими лишь при их определенном (и поэтому редком) сочетании. Гораздо чаще восстановленные животные подвергаются влиянию лимитирующих факторов. К ним обычно относится прямое или косвенное воздействие на зубров со стороны других организмов, как растительных, так и животных. Фактор считается лимитирующим если с ростом числа особей, смертность населения от него увеличивается (Семевский, 1972). Прежде всего, лимитирующими являются биотические факторы питания и насыщения местобитаний, а также антропогенный фактор. Мы далеки от фетишизации пищи, хотя её запасы и выдвигают самые жестокие ограничения на рост популяции по мере заполнения её потенциальной емкости среды. Все же, как показывает практика, климатические депрессии пока являлись основной причиной не только катастрофических колебаний численности

зубров, но и фактором, лимитирующим их количество ниже уровня, определяемого наличием и доступностью кормовых ресурсов. Правда, в этом также велика роль территориального и социального поведения животных (Оуэн, 1984; Филлов, 1984).

Зима является наиболее трудным периодом в жизни зубров. В это время большинство условий их существования приближается к пределам толерантности животных и становится лимитирующими. В другие периоды жизненного цикла зверей факультативные факторы, бывшие лимитирующими, приобретают иное функциональное значение, т.е. становятся благоприятными или стимулирующими. Тот же фактор питания, при изменении его градиента за счет улучшения трофической ситуации, способствует подъему численности и расселению зубров. Одним словом, среда обитания влияет на динамику населения зубров не только в зависимости от сочетания внешних факторов, но и от их градиентов. Характерная особенность и главное отличие лимитирующих и стимулирующих факторов от элиминирующих в том, что первые почти никогда не замещают регуляторные механизмы. Истребительные же факторы среды бывает настолько активны в депрессивные годы, что элиминация особей в популяции теряет перед лицом стихийных сил природы свой избирательный характер.

В заключение отметим, что гибели зубров вследствие паразитарных либо инфекционных заболеваний пока не отмечалось, как впрочем и реципрокных колебаний их численности. По мнению А.Н. Кудактина (1982), соотношение биомассы в системе "волк-копытные" в заповеднике сейчас таково, что хищник является лишь фактором естественной смертности в популяциях травоядных и не способен ограничивать их численность. Успешных охот волка или медведя на горных зубров вообще не зарегистрировано. Имевшая в прошлом место гибель данных животных вследствие травм (Квалугин, 1968), наблюдается и сейчас. В

средней, за год нам доводится встречать не более 2-3 зубров, имеющих травматические повреждения, представляющие угрозу их жизни. Обычно это молодняк с переломом одной из конечностей. Определенная часть зубров погибает от рук браконьеров вне заповедника. Так, за 1981 г. только в верховьях р. Ходзь на участке в 4 тыс. га ими убито 13 зубров. Всего в отдельные годы за пределами Кавказского заповедника гибнет до 40 животных, причем к ним относятся и зубры, попавшие в петли, поставленные на волков. Вскрытие с участием ветеринарных работников 36 зубров, отстрелянных или павших от истощения в многоснежные зимы за последние 12 лет показало, что несмотря на присутствие гельминтов у всех обследованных животных, паразитарные заболевания мало влияют на общую смертность зубровой популяции. К сходным выводам в отношении кавказского оленя пришел В.Н. Александров (1968).

#### Половая и возрастная структуры

Продуктивность популяции зависит от количества приносящих потомство самок. О размерах продуктивной части населения можно судить по его половой структуре. Характерно, что начиная с 1940 г. и до недавних пор в популяции горных зубров численно преобладали самки. Соотношение полов в их пользу однако весьма динамичная величина, дающая представление о наличии условий для увеличения поголовья и темпах его роста (Кубанцев, 1972). В свою очередь, преобладание самцов у таких крупных животных, как бизон, зубр, лось и др. часто объясняется последствиями гибридной депрессии, либо длительным неблагоприятием популяции: недоеданием, экстремальным "давлением" биотических факторов, высокой плотностью населения и т.д. (Вилли, Детье, 1975). Соотношение полов в пользу зубриц на С.-З. Кавказе колебалось от  $0,54 \pm 0,064$  в 1960 г. до  $0,55 \pm 0,053$  в 1965 г. и от  $0,57 \pm 0,044$  в 1980 до  $0,50 \pm 0,049$  в 1985 г. Другими словами, сейчас доля самок в 95

встре

встреченных группах зубров из 100 составляет от 45% до 55%, тогда как пятью годами раньше она в том же доверительном интервале достигала от 52% до 61%. Как известно, естественный отбор благоприятствует росту популяционного населения до тех пор, пока оно не достигнет равновесного соотношения полов (Майр, 1974). Это соотношение было неравным в первые годы вольного обитания горных зубров - 1,396 (1960 г.) и особенно спустя несколько лет после депрессивных зим - 9,113 (1980 г.), но в настоящее время практически выравнялось - 0,078 (1985 г.). Следовательно, теперешнее состояние возрожденной популяции может быть охарактеризовано, как относительно стабильное с низкими темпами воспроизводства. Аналогичная ситуация наблюдалась в стаде вольных зубров Польши в 1970 г.

Тогда критерий различия в соотношении полов достигал там 2,322, но вскоре он уменьшился до 0,621 из-за возросла смертность самок, и как следствие - темпы прироста поголовья снизились. Известно влияние на соотношение полов у млекопитающих многих факторов внешней среды и в первую очередь, изменение режима питания. Это явление имеет в своей основе различную реакцию половых хромосом на колебание биохимизма организма (Шварц и др., 1968). Самцы и самки зубров отличаются не только физиологически, различно их отношение к среде, которое проявляется в дифференцированной смертности (Корочкина, Кочко, 1983). Высокая генетическая и экологическая гетерогенность полов обеспечивает сохранность экологической пластичности животных при изменении условий обитания.

Для правильной характеристики структуры популяции в целом, особенно важно определение доли младших возрастных групп. Именно количество переживших зиму сеголеток, как наиболее уязвимой части населения, определяет годовой прирост стада и соотношение возрастов в нём. Количество полторагодовалых животных служит также показателем



масштабов гибели молодняка в течение первого года жизни. После перевода восстановленных зубров на вольный выпас, относительная величина приплода и процент сохранности молодняка у них стали закономерно снижаться (рис. 16). Этот процесс усугубили климатические депрессии в 1967 и 1971 гг. В первые суровые зимы выживала лишь пятая часть приплода. Смертность молодняка оставалась высокой и на следующий за тяжёлой зимовкой год. Больше половины телят, родившихся в 1968 г. не дожило до годовалого возраста. Сохранность молодняка стоит в прямой зависимости от физиологического состояния плодящихся самок. Суровые зимы в значительной мере действуют на их продуктивные качества (Вилли, Детье, 1975). Наряду с ростом адаптированности животных, год от года повышалась и способность популяции к воспроизводству в условиях периодически повторяющихся климатических депрессий.

В 1975 г. число сеголеток во встреченных нами группах зубров составляло 13,1% от общего количества животных. В течение следующего года зарегистрировано около 470 взрослых, 39 годовалых и всего 33 сеголетка. Следствием последней тяжёлой зимовки (1975/1976 гг.) явилась, как это случалось и ранее, задержка плодовитости популяции зубров. Вслед за такими задержками, в ближайший благоприятный год число пропустовавших самок уменьшается и количество телят оказывается выше среднего (Калугин, 1958). Стихийные катастрофы хотя и приводили к временной редукции плодовитости, вместе с тем делали её такой, чтобы животные успевали достаточно размножиться в благополучный период между климатическими депрессиями. В 1971, 1974 и 1979 гг. доля сеголеток была наибольшей. Устойчивость восстановленных зубров к климату складывалась в результате естественного отбора и для каждого момента их существования определялась приспособлениями, приобретёнными в предшествующие моменты формооб-

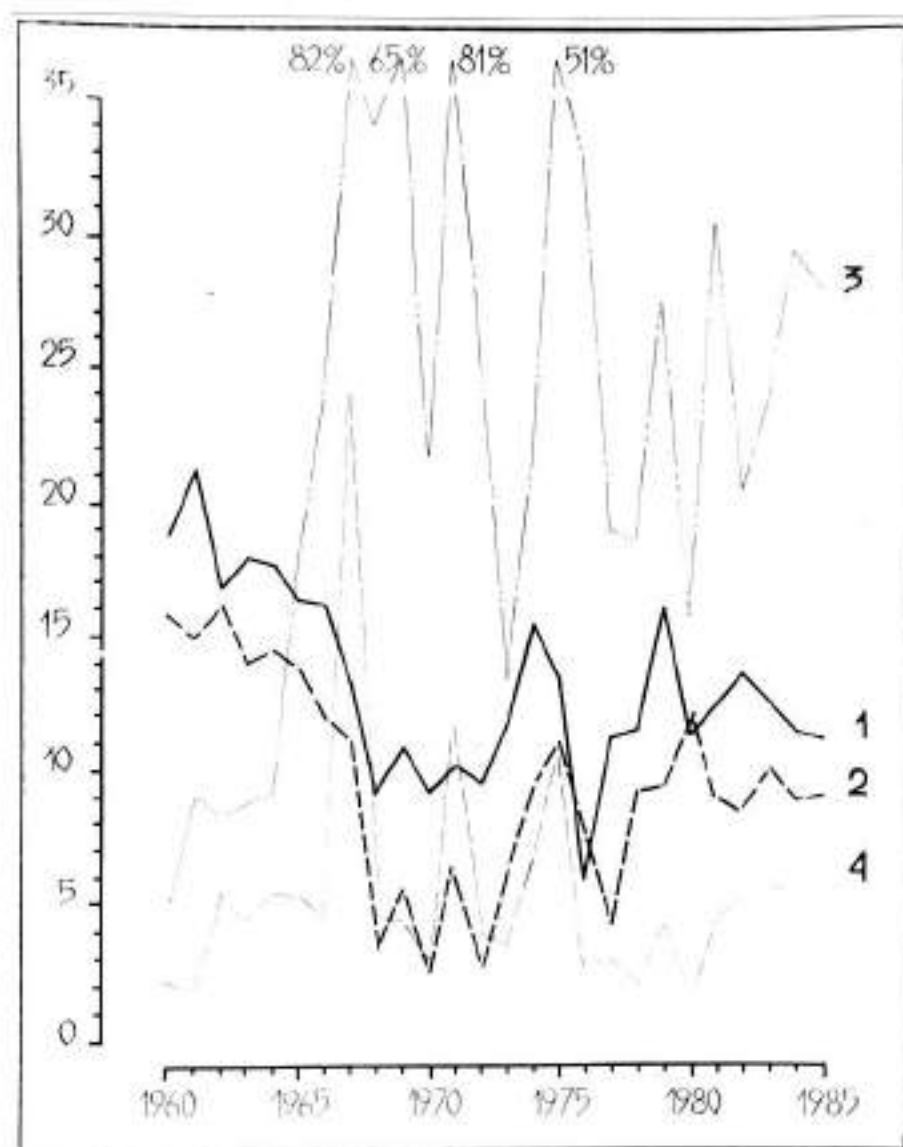


Рис. 16. Колебания доли сеголеток (1), годовалых теллят (2) по отношению ко всему поголовью, динамика смертности приплода (3) и всего населения зубров (4) в Кавказском заповеднике

разования. После суровой зимы 1967/1968 гг. способность животных перекрывать убыль стада повышенной плодовитостью или репродуктивный потенциал с каждым годом всё возрастал. К 1971 г. он достиг 6,4%, а к 1975 г. увеличился ещё на 2,2%. Как следствие этого прогресса можно расценить тот факт, что убыль первой тяжёлой зимовки была покрыта зубрами за 4 года, в последующих - за 2 года. Следовательно, задержки плодовитости способствовали не только достижению самками высокого продуктивного уровня, но снижали смертность телят и повышали норму их доживания до взрослого состояния.

В период с 1960 по 1979 гг. сеголетки в среднем составляли 13,5%, а годовалые зубрята - 9,4% от всего поголовья. Количество молодняка в настоящее время несколько отличается от этих величин и свидетельствует о стабилизации состава и отсутствии резких колебаний численности зубров. Доля различных возрастных и половых групп имеет сейчас следующие значения: сеголетки - 11,5%, годовалые зубрята - 9,2%, самки от 2-х лет и старше - 39,3%, самцы - 40%.

Общая половозрастная характеристика отражает состав популяции, как единого целого, но не даёт представления о различиях динамики населения в разных частях ареала. Между тем, отдельные территориальные группировки в той или иной мере отличаются своей структурой. В этом можно убедиться на примере учётных участков, расположенных в заповеднике и за его пределами (табл. 6). Для первых Пяти участков, находящихся в восточной части ареала, характерно относительно высокое число самцов и сеголеток. Первые особенно многочисленны в центре района (Алоус) и сравнительно реже встречаются по его границам. Сеголеток же больше всего в наиболее пессимальном для зубров участке Восточного лесничества КГЗ (Магишо).



Здесь компенсаторная смертность новорождённых больше, чем в других районах заповедника, о чём кстати, говорит и довольно низкий, по сравнению с сеголетками, процент годовалых телят. Обратное соотношение между группами неполовозрелых животных наблюдается в Северном лесничестве КГЗ. Зубры этого района мигрируют осенью на вырубки в предгорья и там остаются летовать значительное число самок, запоздавших с весенней откочёжкой в горы из-за отёлов. Судя по относительному количеству встреч животных разного пола и возраста, на незаповедной части ареала летом обитает значительно меньше самцов, одиночек и самок с двух-трёхгодовалыми телятами, чем в заповеднике. Хотя пространственные группировки зубров не изолированы репродуктивно друг от друга, различия в структуре их населения существенны. Они отражают разные условия существования и неодинаковое отношение животных к комплексам условий среды, действующим на них прямо или косвенно на протяжении ареала. Каждая из постоянных биохорологических структур имеет собственную "микроеволюционную" судьбу, они тесно связаны с неодинаковыми физико-географическими условиями, сообществами других видов растений и животных. Наконец, антропогенное воздействие на зубров и обеспеченность их мерами охраны далеко не одинаковы даже в заповеднике.

Половозрастная структура популяции современных зубров Кавказского заповедника имеет принципиальные различия с таковой в других пунктах разведения данных животных на территории СССР. Как отмечалось рядом авторов (Гейтнер и др., 1961), эти зубры по режиму сохранения не могут считаться идентичными с дикими животными, какими были их предки в прошлом столетии. За исключением Западного Кавказа сильно изменилась и природа тех мест, где раньше обитали дикие абригенные, а сейчас живут выпущенные из питомников зубры. Процессы синантропизации и в первую очередь, стремление к максимальной про-

дуктивности поголовья наложили отпечаток на структуру населения животных, на их связи с условиями внешней среды. В питомниках вообще искусственно формируются племенные группы, состоящие из одного производителя и прикрепленных к нему самок, а соотношение полов поддерживается близкое 1:10 (Заблоцкий, 1957). Похоже обстоит дело и с так называемыми вольными зубрами Беловежской пуши. Это преимущественно молодые животные, обитающие вблизи загонсов и получающие подкормку, в том числе и сочные корма в зимнее время (Корочкина, Кочко, 1963). Хотя они и более подвержены воздействию внешней среды, считать структуру их стад естественной можно с очень большой натяжкой. Из числа современных микропопуляций зубров, пожалуй, только животные Боянской области, Тебердинского заповедника, Цейского заказника и Нальчикского лесохозяйства образуют в разной мере сбалансированные с внешней средой экологические группировки. В большинстве из них некоторое время после выпуска животных на волю сохранялось соотношение полов в пользу самок и отражало первоначальную половую структуру искусственно сформированной исходной группы. Затем доля самцов и самок уравнивались благодаря численному преобладанию первых в приплоде (Царяпин, Высоков, 1963; Галека, 1975; Тарасов, 1980; Варзиав, Курятников, 1980). Малочисленность особей в группировках вызывала у соперничавших в период гона быков потребность в дальних миграциях в поисках других зубриц. Зачастую эти самцы обратно не возвращались, становясь добычей браконьеров или погибая от различных причин, как было например, в Кабардино-Балкарии, Чечено-Ингушетии или на севере Белоруссии (Лавов, Воронов, 1982). В целом, соотношение полов у вольноживущих беловежско-кавказских и беловежских зубров подвержено более широким колебаниям, чем у зубров Кавказского заповедника. Это связано и с отсутствием в ряде мест естественных предпосылок для нормального протекания

жизненного и репродуктивного цикла животных и со значительным воздействием на них человека. По данным Всесоюзной переписи зубров<sup>1</sup>, в 1983 г. среди взрослых животных Цейского заказника, Тебердинского заповедника, Нальчикского лесохозяйства, Беловежской пуши и Цуманского охотхозяйства самок было больше чем самцов на 2-3%, хотя в группе молодняка последние несколько преобладали. Доля сеголетов в указанных хозяйствах соответственно составляла 7%, 8%, 7%, 14% и 13%. Как следствие низкого прироста населения в первых трёх районах, обусловленного тем, что зубры исчерпали тем ресурсные возможности пастбищ, можно расценить отсутствие роста их поголовья, начиная с 1980 г. (Язан, Немцев, 1985). В среднем, во всех 3 питомниках СССР доля сеголетов в 1981 г. равнялась 13,5%, в 1982 г. - 13,8%, а в 17 вольных группах зубров соответственно 9,4% и 10,6%. Вообще, прирост населения этих животных по стране сейчас далёк от потенциально возможного максимума. Правы очевидно исследователи утверждавшие, что зубрам уже некуда деваться даже при современной, сравнительно невысокой численности (Ливотченко, 1983; и др.).

Половая и возрастная структуры групп беловежских и беловежско-кавказских зубров, как загонных, так и вольных, живущих сейчас во многих регионах страны является в значительной мере искусственной (завоз, вывоз животных и т.д.) (Корочкина, 1970). Вследствие этого их нельзя считать естественно сложившимися экологическими группировками с прочно установившейся структурой (Корочкина, Кочко, 1983). Исключение составляет только горные зубры, популяция которых прошла наиболее длительный путь натурализации и претерпела значительные адаптивные изменения в малозатронутой хозяйственной деятельностью и наиболее пригодной для существования данных животных местности. По-

<sup>1</sup> Проведена стар. науч. сотр. Окского запов. В. Г. Киселёвой.

этому структура их населения, способствующая оптимальному темпу самовоспроизведения и направленная на процветание популяционной системы, видимо, пока является единственным примером естественной организации населения зубров.

#### Рождаемость и смертность

Плодовитость и выживаемость особей определяет динамику населения любого вида, служат важнейшим приспособлением для сохранения определённого уровня численности, оптимального для существования популяции (Яблоков, 1967). У зубров рост населения является результатом сложного сочетания рождаемости и смертности. Благодаря высокой экологической пластичности и жизненной стойкости этих животных, неблагоприятные условия отражаются на их популяции не столько гибелью особей, сколько снижением рождаемости. У диких кавказских зубров прошлого века, кроме того, приспособлением к местным условиям служило появление новорождённых с конца апреля до середины июня, т.е. в наиболее ранний период летнего потепления (Башкиров, 1940). Это давало возможность большинству телят окрепнуть за лето и встретить зиму в 6-7 месячном возрасте.

Следствием того, что предки зубров наших дней, как равнинных, так и горных, длительное время содержались в загонах на искусственной подкормке, является растянутость сроков отёла у большинства современных животных. По продолжительности данного периода и степени его совпадения с таковой у аборигенных зубров можно судить о ходе натурализации восстановленных животных. В 1956-1959 гг., когда зубры Кавказского заповедника находились на полувольном содержании, средняя дата отёлов приходилась у них на 12 июня, а стандартное отклонение составляло  $30 \pm 3$  дня. К 1980-1985 гг. средняя дата отёлов на С.-З. Кавказе сместилась на 21 мая и отклонение дат



размножения сократилось до  $23 \pm 1$  дней. Таким образом, за 20 лет с момента выпуска на волю, у горных зубров произошла оптимизация сроков отёла, которые совпадают теперь со сроками, некогда свойственными истреблённым кавказским зубрам. О том, что продолжительность и приуроченность периода рождений у зубров обусловлены степенью их domestikации, говорят следующие факты. В зубропитомнике Окского заповедника средняя дата отёлов неизменно много лет (Киселёва, 1974) и приходится на 22 июля. Такое же как здесь статистическое отклонение дат рождений -  $53 \pm 5$  дней присуще и зубрам в польских резерватах (Красинский, Рачинский, 1969), только средняя дата отёлов там наступает раньше на 15 дней. Так называемые вольные зубры, по материалам указанных выше авторов, телятся в Польше в среднем ещё раньше - 29 июня, а стандартное отклонение их отёлов меньше, чем в резерватах на 8 дней.

Степень натурализации зубров обуславливает не только продолжительность и сроки наступления сезона деторождений, т.е. влияет на выживаемость молодняка. В значительной мере она определяет возраст вступления животных в процесс размножения, регулярность отёлов и т.д. При разведении в загонах зубрицы могут давать приплод ежегодно, начиная с 4 лет (Заблоцкий, 1957). После выпуска зубров Кавказского заповедника из загон на волю, отёл на четвертом году стал редким, а на пятом - нормой (Калугин, 1968). После тяжёлых зимовок участились случаи отёла в шестилетнем возрасте и период между двумя деторождениями увеличился до 2-3 лет (Калугин, Немцев, 1976). Известно, что у аборигенных животных самки приносили телят раз в 2-3 года, начиная с 5 лет (Динник, 1910; Филатов, 1912; Сатунин, 1914). Дикие беловежские зубрицы давали приплод чаще всего на 6-м году жизни с двухлетним перерывом между отёлами (Усов, 1865; Крестовский, 1876; Кулагин, 1919). Нет

сомнения, что плодовитость диких животных представляет собой продукт естественного отбора. Она вырабатывается в связи с обычными нормами смертности каждого поколения на протяжении их индивидуальной жизни (Одум, 1975). Плодовитость же в загонах служит лишь показателем наследственно обусловленной способности зубров к воспроизводству. Там она обычно постоянна и максимальна, если среда не оказывает ограничивающего влияния. Сейчас плодовитость восстановленных животных почти в 2 раза меньше, чем при загонном содержании и составляет 47,2%. В Беловежской пуше, где зубры живут совсем в других условиях, она примерно такова же - 45,3% (Корочкина, Кочко, 1983). Количество яловых самок в Кавказском заповеднике возросло по сравнению с 1962 г. в несколько раз, но эта величина также не остаётся неизменной в течение ряда лет и чаще всего определяется условиями зимовки зверей. В первые 1-2 года, следующие за тяжёлой зимой, рождаемость популяции составляет всего 12-18% и лишь через 2-3 года, по достижении уцелевшими молодыми особями возраста производителей, она возрастает до 26-38% и повышенная плодовитость стада компенсирует убыль депрессивного года. Сходное явление отмечал С.А. Северцов (1941) для Беловежской пуши, - после неблагоприятных зимовок истощённые зубры там не оплодотворялись и продолжали кормить телят предшествующего года. Это сберегало силы самок и способствовало лучшему выживанию приплода. Рождаемость диких беловежцев колебалась от 5% до 31% и временами достигала теоретически возможного максимума для зубров (Карцов, 1903). В отличие от зубровой популяции Кавказского заповедника, рождаемость которой хотя и колеблется с аналогичной амплитудой, но преимущественно под влиянием абиотических факторов, изменения рождаемости беловежского стада обычно совпадали с явлениями, повышавшими или понижавшими кормность угодий.

Нынешние зубры Беловежской пуши характеризуется большей стабильностью рождаемости. Размах её колебаний по годам не превышает 10%, а в среднем за последние 10 лет этот параметр составляет 14,6% для советской части стада и 18,5% для зубров польской Беловежи (Корочкина, Кочко, 1983). Одним словом, несмотря на подкормку и всестороннюю опеку, смягчающие остроту борьбы за существование, современные беловежские зубры не в состоянии реализовать значительную часть своей потенциальной плодовитости. Ежегодно здесь даёт приплод менее половины половозрелых самок, а период между отёлами достигает 2-х лет (Ячевский, 1958). Очевидно, рождаемость животных ограничивается низкой кормностью угодий, ведь данный район считается наиболее бедным естественными кормами зубров (Заблוצкая, 1957). На рост яловости самок несомненно влияет и значительная плотность зубров (помимо других копытных) в Беловежской пуше — от 12 голов на 1000 га летом, до 200 гол./1000 га зимой (Корочкина, Кочко, 1983).

Иначе, чем в Беловежской пуше, где темпы роста населения зубров во многом определяется вмешательством человека, протекают процессы эколого-физиологической регуляции воспроизводства животных Кавказского заповедника. Есть множество соперничавших теорий, делавших попытки объяснения данных процессов (Лижо, 1975; Одум, 1975; Дрё, 1976; и др.). Большинство их авторов считают, что в основе регуляции лежит действие отбора на сокращение плодовитости и установление относительной сбалансированности размножения и гибели, устраняющей опасность резких колебаний численности животных в будущем (Шилор, 1977). Похоже, что и в популяции горных зубров, зависящие от плотности особей рождаемость и смертность, приводят сейчас воспроизводство населения в соответствие с условиями обитания. Так, за последние 5 лет их рождаемость снизилась в 2

раза до уровня 20%, а репродуктивный потенциал — более чем в 3 раза, до 3,3%.

Рождаемость только с одной стороны показывает насколько популяция животных способна к поддержанию своего размера и структуры на оптимальном уровне. Возрастные группы, составляющие население зубров, различаются по стойкости к условиям внешней среды (Калугин, 1968). Колебания экологических факторов, которые мало отражаются на взрослых, влияют на молодняк тем сильнее, чем моложе особь (Солбриг, Солбриг, 1982). Например, из 32 зубров, зимовавших в 1980/1981 гг. в устье р. Цахвов, к весне пало 6 сеголеток, 2 годовалых телёнка и 2 старые зубрицы. Как уже говорилось ранее, в суровые зимы зубрам свойственна высокая компенсаторная смертность молодняка. Все размеры зависят не только от степени "давления" абиотических факторов на популяцию. По мере адаптации к климатическим депрессиям, величина гибели неполовозрелых особей снижается. В 1975/1976 гг. смертность телят на С.-З. Кавказе была на 30% меньше по сравнению с двумя предыдущими тяжёлыми зимовками и за год пала только половина приплода. Учитывая, что такой размер гибели молодняка в Беловежской пуще XIX века считался обычным (Северцов, 1941), можно очевидно говорить об увеличении сохранности приплода по мере развития популяции горных зубров. За последние 22 года средняя смертность сеголеток в Кавказском заповеднике, даже с учётом депрессивных зим, не превышает 28% (см. рис. 16). Для сравнения укажем, что отход молодняка в зубропитомнике Окского заповедника составил в 1960-1970 гг. — 11,3% (Киселёва, 1974), а при загонно-выпасной системе содержания зубров в КГЗ равнялся 33,3% (Калугин, 1968). В колебаниях уровня смертности младшей возрастной группы зубров помимо болезней и травм и наряду с условиями зимовок, играет роль погода весной. Так обильные

снегопады с похолоданием, приведшиеся на разгар отёла весной 1981 г., повлекли за собой значительную гибель сеголетов, которая почти в 2 раза превысила их смертность в предыдущем году и достигла 31,3%. Условия смертности молодняка зубров ослабляют влияние, как слишком высокой, так и слишком низкой рождаемости в отдельные годы, что позволяет говорить о некотором выравнивающем действии борьбы за существование на кривую роста стада. Несмотря на резкие колебания величины годового приплода и размера его гибели, нарастание числа производителей оказывается весьма направленным, а уровень смертности поголовья в целом, довольно стабильным (см. рис. 16). Среднегодовой отход зубров в период с 1960 по 1982 гг. составляет 5,5%. Если бы не массовые падежи в годы климатических депрессий, эта величина не превышала бы 3,8%. Истати, коэффициент смертности современных зубров Беловежской пуши немного больше — 4,5% и это несмотря на их практически половое содержание. В стаде диких беловежских зубров прошлого века средняя годовая убыль достигала 7,95%, что дало основание С.А. Северцову (1940) считать их исключительно стойким и долговечным видом.

Здесь уместно вспомнить, что Г.П. Карцов (1903), анализируя работы С.А. Усова (1865), В.В. Крестовского (1876) и описывая популяцию диких зубров Беловежской пуши считал, что эти звери живут 30, 40 или даже 50 лет. По мнению И.С. Банкирова (1940), какавказский зубр также достигал иногда 45-летнего возраста. Эти же цифры некритически приводит и С.А. Северцов (1941). Однако М.А. Зяблочкин (1957) справедливо сомневается в их достоверности, поскольку никакими конкретными наблюдениями они не подтверждаются. Между прочим, К. Врублевский (1927) и Д.П. Филатов (1910) очень точно подметили, что у старых зубров, начиная с 20 лет зубы бывают со-

вершенно сточенными до дёсен и они не могут нормально перетирать пищу. Очевидно максимальная продолжительность жизни зубров на воле не превышает 25, а в редких случаях 30 лет. Именно столько живут сейчас вольные беловежцы (Корочкина, Гочко, 1983). В питомниках же быки лишь иногда доживают до 20 лет, но самки живут несколько дольше (Заблоцкий, 1967). В 50-х годах зубры Кавказского заповедника редко достигали даже двадцатилетнего возраста (Соколов, 1959), что отчасти объясняется проводившейся тогда выбраковкой не дающих потомства животных (Калугин, 1958). Нам приходилось осматривать черепа старых зубров из различных питомников в коллекции Окского заповедника. Характерно, что равнинные животные из Беловежской пуши, Окского и Приокско-Террасного заповедников имеют одинаковую степень стирания зубов в одном возрасте, что говорит о сходстве типов их основного обмена, кормления, характера пастбищ и т.д. У самок 20-25 лет и самцов 20 лет эмаль отсутствует на всех резцах, а отдельные животные имеют только редкие корни (пеньки) зубов округлой формы. Певшие от стерости в 1973-1985 гг. зубры Кавказского заповедника такого же возраста, как правило, не имели даже пеньков резцов. По-видимому, горные зубры, обладавшие более интенсивным обменом, чем равнинные, да к тому же периодически захватывавшие с пищей частички каменистого субстрата, изнашиваются и дряхлеют быстрее. К сходным выводам в отношении горных и равнинных пород крупного рогатого скота пришёл П.Д. Рудько (1958). Таким образом, максимальная продолжительность жизни восстановленных горных зубров сейчас составляет немногим более 20 лет. Одной из главных причин, приводящих к смерти животных является быстрое стирание зубов, обусловленное характером пастбищ и уровнем моторики. Примечательно, что бизоны живут дольше зубров - до 35-40 лет (Mennigh, 1958).

В отличие от последних они обладают рядом морфологических приспособлений, делающих их зубы более прочными и не столь сильно стирающимися (Allen, 1876; Флёров, 1979).

Аборигенные кавказские зубры в отдельные годы несли большие потери, но конкретно процент отхода неизвестен (Динник, 1910; Филатов, 1912). Животные страдали не только при депрессиях климата, но и в результате эпизоотий, занесённых в горы домашним скотом. Значительную гибель нынешних горных зубров вызывает крайние отклонения от тех климатических условий, к которым данные животные приспособлены. Такие стихийные бедствия губительны для зубров, как непосредственно, так и в связи с сопутствующей им бескормицей. Характерным для них является то, что смертность в данном случае мало зависит от численности животных. Глубокий снег приводит к падежу, как плотного, так и редкого населения, в голод быстрее сказывается там, где местообитания перенаселены копытными. Это наглядно подтвердилось на примере Восточного лесничества Кавказского заповедника (Котов, 1968). В процессе натурализации восстановленных зубров прогрессировала их адаптированность к депрессиям климата, снижалась смертность и тем самым, повышалась долговечность особей. Их витальный индекс, составлявший в первую многоснежную зиму 55,2%, увеличился затем до 83,6% и 109,4%. В среднем за последние 22 года он равняется 301,12%. Это несомненно, очень высокий показатель, поскольку у диких беловежских зубров он составлял лишь 269,5% (Северцов, 1941).

Общезвестно, что в основе стабильности популяции лежит "её стремление" сохранить свой размер постоянным (Пианка, 1981). Наблюдающиеся в последнее время изменения демографических характеристик зубров отражают смену уровня гомеостатической стабилизации популяционной системы (Филов, 1985). Видимо здесь работает меха-

низм, понижающий жизнеспособность потомства наиболее плодovитой части населения, т.е. происходит так называемый неадаптивный процесс (Артемьев, 1982). Сейчас год от года повышается средняя взвешенная удельная смертность молодняка, несмотря на отсутствие резких колебаний условий обитания животных или их ухудшения (табл. 7).

Демографические параметры младних возрастных групп зубров в различные периоды роста популяции

Таблица 7

годн	возраст телят	число доживших до дан. возраста	выжива- емость	смерт- ность	удельн. смерт- ность	удельн. выжива- емость
1965-1966- -1967	сеголетки	75	1,000	0,174	0,174	0,826
	годовики	62	0,826	0,081	0,096	0,904
	2-х летки	56	0,746	0,066	0,088	0,912
средняя взвешенная удельная смертность = 0,389						
1975-1976- -1977	сеголетки	81	1,000	0,519	0,519	0,481
	годовики	39	0,481	0,148	0,307	0,693
	2-х летки	27	0,333	0,074	0,222	0,778
средняя взвешенная удельная смертность = 0,551						
1984-1985- -1986	сеголетки	108	1,000	0,297	0,297	0,703
	годовики	76	0,703	0,176	0,250	0,751
	2-х летки	57	0,527	0,037	0,070	0,932
средняя взвешенная удельная смертность = 0,448						



Норма доживания телят до годовалого возраста, составлявшая в 1980 г. 83,3%, теперь едва превышает 70%. Фактор смертности приплода несомненно является регулирующим, т.к. его действие направлено на сужение амплитуды циклических колебаний численности животных. Другими словами, гибель молодняка возвращает популяцию к исходному размеру. Хотя зубры вообще наиболее уязвимы в венерическом возрасте, в данном случае повышение процента смертности сеголеток и как следствие этого - снижение темпов прироста продуктивной части населения, влекут за собой увеличение постоянства размера популяции.

Анализируя польскую экологическую литературу по зубрам

(Jaszewski, 1958; Krasinski, 1967; 1978; Raszynski, 1978; et al), нельзя не обратить внимания на удивительное сходство, с которым протекают популяционно-динамические процессы в группировках данных животных в Польше и на С.-З. Кавказе. Динамика численности и структуры населения, колебания рождаемости и смертности вольных равнинных и горных зубров имеет гораздо больше аналогий, чем можно было бы предположить, учитывая несходство их происхождения и условий обитания. Ранее польский зоолог М. Красинский (1978) выявил не менее разительное тождество важнейших черт популяционной динамики беловежских зубров и американских бизонов. Он расценил его, как следствие таксономической близости этих животных и выдвинул в качестве экологического обоснования точку зрения Х. Болькена (1967), относившего к одному виду бизона и зубра по морфологическим признакам. В таком случае правомерно считать главные особенности динамики населения восстановленных горных зубров - типичными для всех представителей рода *Bison* в том числе и истребленных кавказских. Поэтому сомнения в том, сможет ли у животных Кавказского заповедника, генетическая конституция которых

включает и какие-то свойства бизонов, проявиться "зубровый тип динамики демографической структуры, свойственный их аборигенным предшественникам" (Герчиков, 1947) лишены оснований, а реальная ситуация в последние десятилетия - практическое тому подтверждение.

#### Динамика и структура ареала

Наряду с демографическими характеристиками, ареал горных зубров подвержен хорошо выраженным колебаниям (рис. 17). Они не случайны, а детерминированы воздействием внешних условий и приспособительными особенностями животных. Созданная на С.-З. Кавказе популяция обладает системой саморегулирования, приводящей её параметры в соответствие с условиями окружающей среды, в чём можно убедиться на примере динамики темпов её роста. Для процесса освоения зубрами пастбищного пространства также характерны периоды кризиса, депрессии, оживления и подъёма. До второй половины 60-х годов, выпущенные на волю животные обитали преимущественно в заповеднике. Прилегающие районы использовались, как сезонные пастбища, а иногда, как станции переживания в зимний период (Калугин, 1968). По мере роста численности животных, ширились их трофические связи со всё более отдалёнными районами. Однако после 1968 г. началась длительная и глубокая депрессия, приводящая к задержке роста заповедной части ареала. Многоснежная зима 1967/1968 гг. с резкими похолоданиями и бескормицей вызвала массовую гибель зубров в местах с ограниченными по площади зимними пастбищами. Популяция потеряла свыше 20% населения за счёт гибели молодняка и старых животных. Основной отход наблюдался в Восточном лесничестве Кавказского заповедника, менее благоприятном, чем Северное для обитания зубров. Пастбище этого лесничества подчас сокращается зимой на 65% (Александров, Голгофская, 1965) и площадь угодий, доступных много-

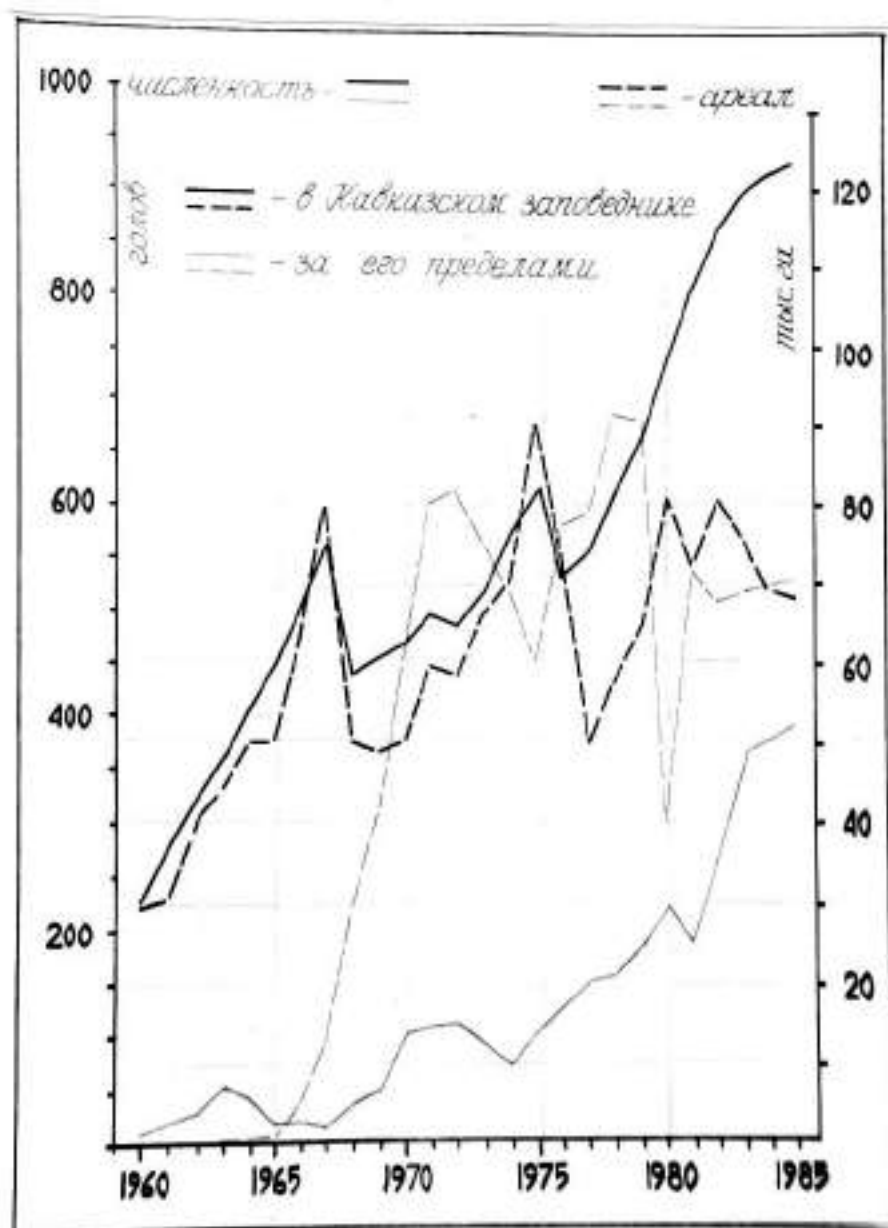


Рис. 17. Динамика численности и ареала популяции зубров на Северо-Западном Кавказе

численным зимующим копытным, составляет всего около 3 тыс. га. Иначе обстоит дело в Северном лесничестве. непригодные для выпаса зубров участки занимают здесь только 16% всей территории, но что особенно важно и в чём коренное отличие от условий Восточного лесничества КГЗ – это возможность для расселения животных за пределы заповедника (Александров, 1958). Сопредельные с ним низкогорные и предгорные районы по причине сглаженности рельефа, малой снежности и вследствие множества зарастающих делянок после недавних лесоразработок, весьма благоприятны для обитания копытных. Обилие зимних кормов, огромные пастбища площадью до 150 тыс. га привлекают зубров, начиная с 1960 г. Немаловажно, что ландшафтные и кормовые условия смежных территорий отчасти напоминают равнинные. Естественно стремление животных не знавших пресса браконьерства и ставших горными относительно недавно в условия, привычные их лесостепным предкам. Показателен пример из истории восстановления зубров, в именно – упорное возвращение их вниз, несмотря на регулярные принудительные перегоны в альпийскую зону (Калугин, 1958). Видимо брала верх, как случилось и с аборигенными зубрами, природа обитателей ровных пространств, обусловленная тяжёлым строением зверя (Туркин, Сатунин, 1904).

Процесс формирования привязанности зубров к местообитаниям в предгорьях усугубила суровая зима 1971/1972 гг. Многоснежье вынудило их откочевать далеко от летних выпасов. Связь с высокогорными районами ослабевала. Росло число особей, оставшихся в удобных станциях незаповедной территории на весь год. Постепенно центр северной (Кишиневской) пространственной группировки зубров стал перемещаться за пределы заповедника (Калугин, Немцев, 1976). Однако по причине сравнительно малой численности животных, популяция в тот период ещё не могла успешно развиваться, будучи сильно диффе-

ренцированной пространственно. Как следствие социального влечения друг к другу, звери стали концентрироваться в пределах видовой дистанции. Это привело к подъёму процесса освоения ими заповедной территории, а их экспансии в предгорья постепенно прекратились (рис. 18).

После тяжёлой зимовки 1975/1976 гг., приведшей к гибели 11,9% населения, началось резкое сужение ареала зубров в заповеднике. Этот процесс в наибольшей степени затронул Восточное лесничество, на которое пришлось 85% всех погибших зубров. К 1977 г. их ареал в Северном лесничестве сократился до 18 тыс. га и был представлен только летними пастбищами. Площадь, занятая зубрами в Восточном лесничестве составляла около 30 тыс. га, зато их средняя плотность в КГЗ возросла с 7 до 11 голов на 1000 га. Сокращение заповедной части ареала и территориальные экспансии в предгорья были связаны с падением численности животных в депрессивные годы и обусловлено "нажимом" суровых зимних условий. Прослеживается прямая связь между сокращением освоенной зубрами территории в заповеднике и её ростом за его пределами. Если в 1975 г. площади заповедной и незаповедной частей ареала относились, как 1,5:1, то после 1977 г. это соотношение поменялось на обратное. Впрочем, уже через 2 года процесс выселения горных зубров из Северного лесничества прекратился и их эмиграционные усилия в значительной мере ослабли. Пробуждение интереса животных к оставленным ими ранее угодьям заповедника, можно поставить в связь с ростом численности животных и отсутствием суровых зим. Инициативу в освоении новых пастбищ проявляли молодые самцы. В их поведении присутствуют элементы общепопуляционных функций, такие как активное исследовательское поведение, пассивное мечение террито-

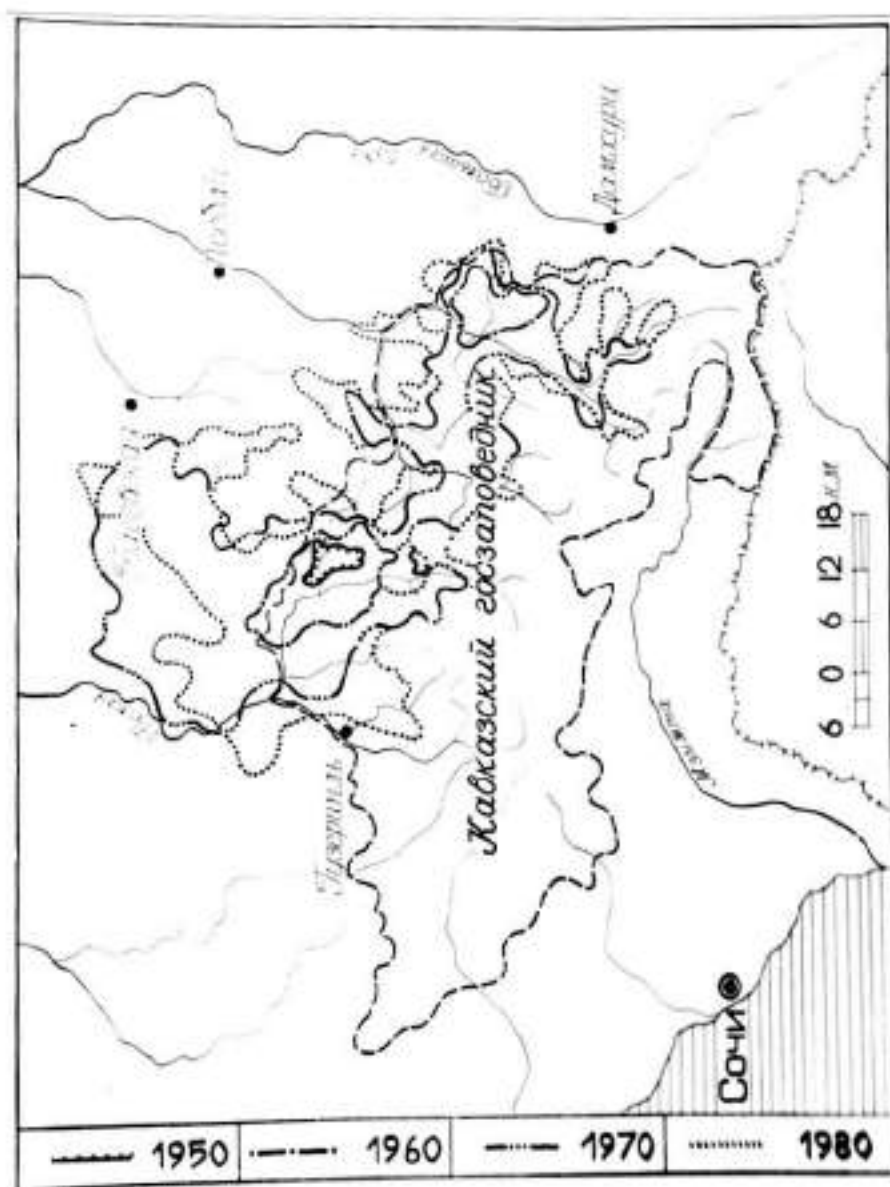


Рис. 18. Этапы освоения пастбищного пространства горными зубрами

рии и т.д. Наряду с заповедником, росло число зубров, обитающих круглый год за его пределами. Некоторые из них совершали дальние миграции в северном и северо-восточном направлении группами и в одиночку. В 1978-1979 гг. отдельные мигранты встречались зимой севернее станицы Даховской, на плато Лагонаки и даже у посёлка Маяк, за 90 км от границ заповедника.

Если выразить скорость освоения горными зубрами пастбищного пространства, как скорость роста радиального эквивалента ареала, то окажется, что наиболее резко она возростала и была особенно высока до 1960 г. - 0,138. Последующее десятилетие характеризовалось относительной стабильностью более низкой скорости, равной в среднем 0,038. В настоящему времени она упала до 0,004 и колеблется по годам от -0,022 до 0,056.

Начиная с 1960 г. изменения площади, занятой зубрами, приняли характер циклических колебаний с постепенно сокращающейся амплитудой. Сейчас заповедная и незаповедная части их ареала примерно равны и в сумме составляют около 140 тыс. га. Характерная его особенность - не только площадь, но и наличие высотных пределов распространения животных, т.е. трехмерность. Последние колеблются от 470 до 2300 м н.у.м. на незаповедной территории и от 620 до 2900 м н.у.м. в Кавказском заповеднике. Летом зубры населяют около 56 тыс. га заповедных угодий, зимой - свыше 30 тыс. га. Для сопредельных районов эти цифры соответственно равны 21 и 54 тыс. га. Область распространения горных зубров ограничена с севера реками Дах и Кизинчи, с запада - рр. Куржипс, Жёлобная и Белая, на юге она не выходит за пределы Главного Кавказского хребта, а на востоке простирается до водораздела Большой и Малой Лабы. Размер и конфигурация ареала восстановленных животных поразительно схожи с таковыми аборигенных зубров в конце прошлого века

(Сатуни, 1914). Это свидетельствует о сходстве пространственных и трофогенных отношений данных животных. Случаев дальних заходов горных зубров и их появления в мало пригодных для обитания местах, наблюдавшихся вскоре после многоснежной зимы 1975/1976 гг., в последнее время не отмечалось. Однако нет сомнения, что очередная депрессивная зима вызовет всплеск эмиграционной активности животных и даст толчок колебаниям величины занятого популяцией пространства.

Пространственная организация популяции зубров на С.-З. Кавказе отличается сложностью ранговой структуры. Одно из её главных свойств - иерархичность. Последняя возникает в ходе консолидации восстановленных животных и их приспособления к местным условиям существования. Неоднородность освоенной ими территории является одной из причин разобщения населения. Популяция зубров достаточно чётко подразделяется на крупные, более или менее разобщённые пространственные группировки, локализованные в пределах орографически обособленных природных районов. Массивы ареала занимают обширные долины М. Лабь, цахвоа, Уруштена, Киши, Сахрая, Гурмая и Ходзь со склонами окружающих горных хребтов. Такие районы характеризуются доступным для зубров, но отличающимся в разных районах рельефом, кроме того, они отличаются один от другого ёмкостью и типом чередования сезонных пастбищ. Разнообразие биогеоценозов в пределах ареала зубров и неизбежно вытекающее отсюда разнообразие условий их жизни, внешней среды в широком смысле, определяют структурированность населения, как по его расположению, так и по выполняемой функции.

Наиболее крупными хронологическими структурами, существующими около 20 лет, являются территориальные группировки зубров (рис. 19). Они приурочены к различным типам ландшафтов и имеют



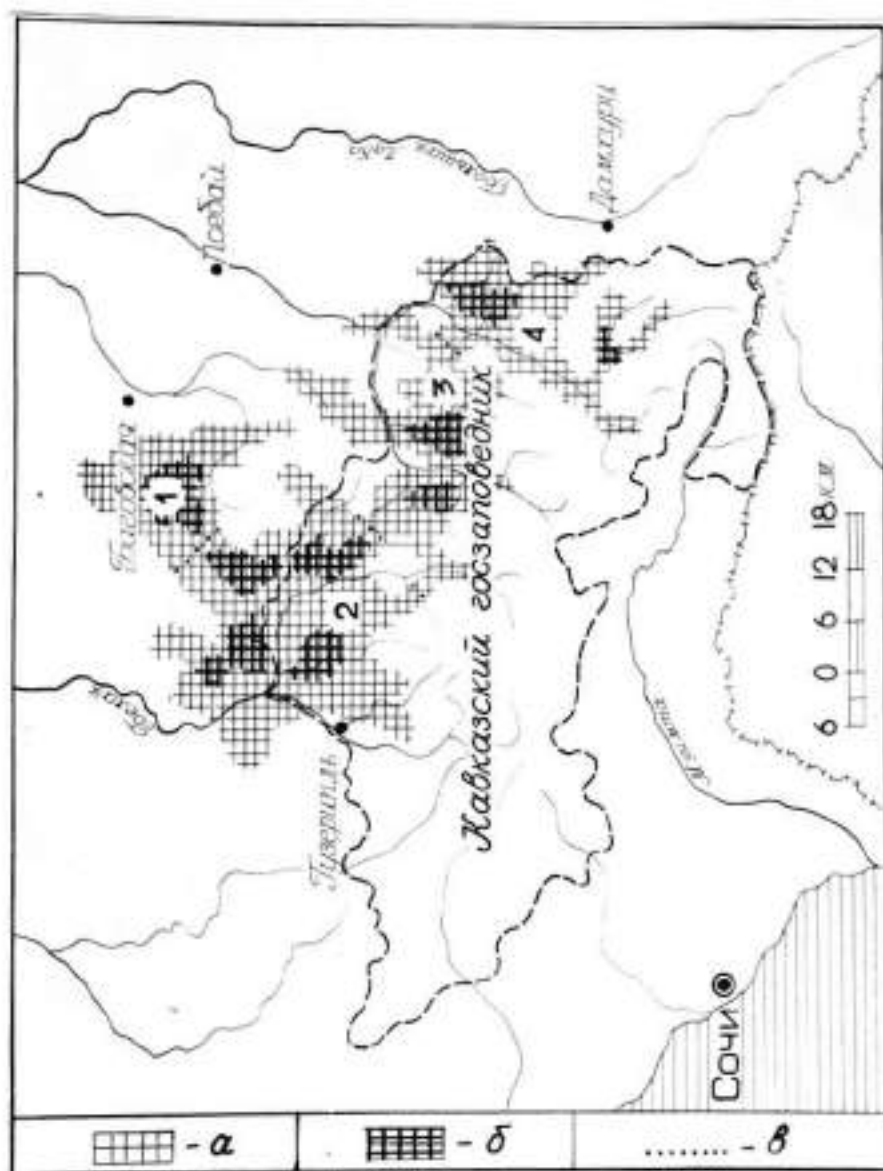


Рис. 19. Структура ареала горных зубров: а - периферийная зона, б - сердцевинные участки, в - границы крупнейших биохорологических образований.

Территориальные группировки:

1 - Кунская, 2 - Кишинская, 3 - Уруштенская, 4 - Умпырская

следующую площадь в порядке номеров: 25, 60, 33 и 20 тыс. га. Данные образования обладают рядом общих особенностей. Это прежде всего, высокая степень постоянства состава или сходство его динамики в пределах группировки (см. табл. 6), значительные численность особей и размер занятого ими пространства, достаточные для репродуктивной самостоятельности образования и наконец, более низкая интенсивность обмена особями с соседними группировками, чем между субтерриториальными структурами. Последние представлены относительно кратковременными агрегациями переменного состава и разной степени упорядоченности взаимоотношений между индивидами. Это сезонные (брачные, миграционные, зимовочные) скопления зубров, различные локальные объединения стад и одиночек, приуроченные к отдельным биотопам, а также мелкие группировки, вплоть до семейных и маточных компаний, сохраняющих какое-то время взаимосвязанное поведение и привязанность к определённым местам. Как правило, территориальные размеры этих агрегаций определяются дальностью действия средств прямой связи. Они характеризуются малой устойчивостью численности и состава и высокой интенсивностью обмена особями.

Занятое территориальной группировкой пространство неоднородно и может подразделяться на периферийную зону и сердцевиные участки (Шилов, 1985), границы которых впрочем, достаточно размыты. Периферийная зона обычно охватывает краевые местообитания ареала, где при благоприятных условиях осуществляется дополнительное воспроизводство и расширение занятого популяцией пространства. В отличие от них, в сердцевиных зонах осуществляется устойчивое воспроизводство населения и развёртываются основные формы внутрипопуляционной авторегуляции. Как известно, выносливость организмов определяется самым слабым звеном их экологических потребнос-

тей. Для зубров на С.-З. Кавказе зимний период чаще всего является критическим. В это время многие факторы среды часто становятся лимитирующими. Хотя присутствие и длительность обитания восстановленных животных в конкретном биотопе зависят от целого комплекса условий, основными регуляторами распределения численности и плотности зубров в пределах ареала служат снеговой покров, рельеф и запасы кормовых растений. Местообитания, в которых данные условия сочетаются в оптимальной пропорции, являются сердцевиными участками их ареала. Это такие сходные районы, как хребты Пшекиш и Порт-Артур, урочище Западня и Кунские поляны. Периферийная же зона отличается значительной пестротой условий обитания зубров и объединяет очень несходные высокогорные участки (Алоус, Иха, Джуга) и низкогорные районы в долине Б. Сахрея и на хребте Бугунжа.

Не только различные участки ареала, но и различные подразделения видového населения горных зубров играет неодинаковую роль в существовании популяции. Природно-климатические особенности в долине М. Лабн, как подчёркивалось ранее, менее благоприятны для обитания зубров, чем условия на остальной заповедной части их ареала. Поэтому контроль численности Умпирской территориальной группировки больше, нежели в других местах, осуществляется внешними факторами, что обуславливает разницу структур и работающих на её основе регуляторных механизмов. Так, доля сеголеток и их смертность здесь выше соответственно на 13% и 30%, чем в смежных частях популяции. Эти демографические особенности необходимы для поддержания определённого уровня и устойчивости численности умпирских зубров за счёт высокой компенсаторной смертности сеголеток. В свою очередь, и динамика пространства, занятого данной группировкой, в значительной степени скоррелирована с динамикой числен-

ности особей. Следовательно, на уровне территориальных группировок осуществляются начальные этапы второрегуляторных процессов, адаптирующих популяцию зубров к динамичным условиям существования.

#### Индивидуальные участки

Территориальное размещение и характер использования горными зубрами пастбищного пространства являются важными показателями популяционной структуры. Значение различных частей территории, освоенной этими животными в обеспечении их необходимыми условиями существования неодинаково. Наиболее привязаны звери к лесу, служащему им местом пастбы, а также защитой от неблагоприятных климатических факторов. Открытые пространства высокогорных лугов представляет собой естественную границу для расселения зубров (Калугин, 1968).

Известно, что зубры живут оседло лишь в течение летнего пастбищного сезона, когда влияние пищевого фактора в меньшей мере, чем в остальные периоды года влияет на их суточное поведение (Баскин, 1979). Поэтому за исключением лета эти животные почти не имеют отчетливо выраженных и постоянных индивидуальных участков. Размеры последних отличаются у различных половозрастных групп зубров, также как не одинаковы радиусы индивидуальной и групповой активности составляющих их животных. Крупные маточные компании и смешанные стада быстро стравливают растительность в одном месте и постоянно передвигаются по своей территории. Последняя, видимо слагается из нескольких участков, принадлежащих более мелким образованиям зубров, входящим в данные группировки. Групповая территория в этом случае имеет вид полосы, вытянутой вдоль границы леса с языками, простертыми вниз и вверх по удобным балкам и хребтам. Привязанность к своим участкам звери сохраняют до

разгара гона. В брачный период они начинают широко перемещаться по обширным районам, включающим многие индивидуальные и групповые участки.

Компании самцов, как впрочем и быки-одиночки, не консервативны в отношении мест пастбы. Достаточно спугнуть их, чтобы они надолго оставили самые удобные места обитания. По крайней мере, оконтурить индивидуальный участок самцов чрезвычайно трудно, ведь его размеры намного превышают таковые у самок и могут достигать, как например, на хр. Порт-Артур — 1,6 тыс. га. Зимой площадь и число участков самцов сокращается в 2-3 раза и, по-видимому, наблюдается некоторая защита территории. Случаи совместного выпаса зубриц и быков на ограниченных выгребных пастбищах в субальпике очень редки. В отличие от них бизоны, как правило, выпасаются смешанными стадами (McHugh, 1958). Участок, занимаемый группой лесных бизонов в 16 голов, составлял летом 3,1 тыс. га, а зимой — 9,3 тыс. га (Halloran, 1961). По наблюдениям Л.Н. Корочкиной (1958) и Л.В. Заблоцкой (1957), небольшие группы зубров в Беловежской пуще и в Приокско-Тerrasном заповеднике обитают летом на территории в 500-900 га. З. Красинский (1978) характеризует тип зимнего распространения смешанных стад и групп из одних самцов беловежских зубров в Польше, как островной, ограниченный местами искусственной подкормки животных.

Семьи и небольшие маточные компании горных зубров на протяжении летнего сезона обычно придерживаются одного района. Хотя животные не испытывают антагонизма друг к другу, у них имеет место пассивный территориализм, проявляющийся в привязанности к определенным местообитаниям. Самки с малышами тяготеют к своему участку и возвращаются на него даже будучи много раз потревоженными человеком. В местах высокой плотности зубров участки отдельных жи-

вотных перекрываются и выделить границы каждого зачастую невозможно. Поэтому для исследований подходят части ареала с низкой плотностью населения, где размер участков наиболее отвечает особенностям животных и не лимитирован конкурентным давлением извне других особей.

В течение 1976-1978 гг. мы провели 14 троплений, маршрутную съёмку следов и неоднократные визуальные наблюдения за зубрами на северном склоне хр. Порт-Артур. Это позволило нанести на схему (рис. 20) устройство и приблизительно обозначить границы ежегодного летнего участка семьи. Глава последней - зубрица 9-10 лет, не имела правого рога, что дало возможность отличать её от животных, совершающих сезонные передвижки через этот участок.

Появление семьи зубров в данном районе бывает приурочено к сходу снега на Верхних Порт-Артурских полянах, т.е. к концу мая, началу июня. Взрослые самцы и самки без молодняка в это время уже достигают Кабаньей балки. А здесь начинает зеленеть черемша, вейник и ежа. Зубрица принесла первого зубрёнка в последних числах мая на опушке одной из полян. Через 2 года, 7 июня 1978 г. она там же отелилась вторично. Двухлетний бычок до этого державшийся с матерью, предпочёл на несколько дней удалиться в соседнюю балку. Первое время после отёла самка придерживалась ограниченного района почти не удаляясь от новорождённого. Её поведение и ритм активности в начальный период лактации были сопряжены с образом жизни телёнка. Как только он окреп, зубрица начала перемещаться с ним на 200-300 м. Постепенно суточные переходы возросли и семья поднялась в буко-пихтарник, где её пищу составляли древесно-веточный корм, а также щавель и осока. В июле зубры устраивали днёвки на продуваемых ветром крутых склонах, обращённых к р. Киша. В августе, когда трава грубела под пологом леса даже на

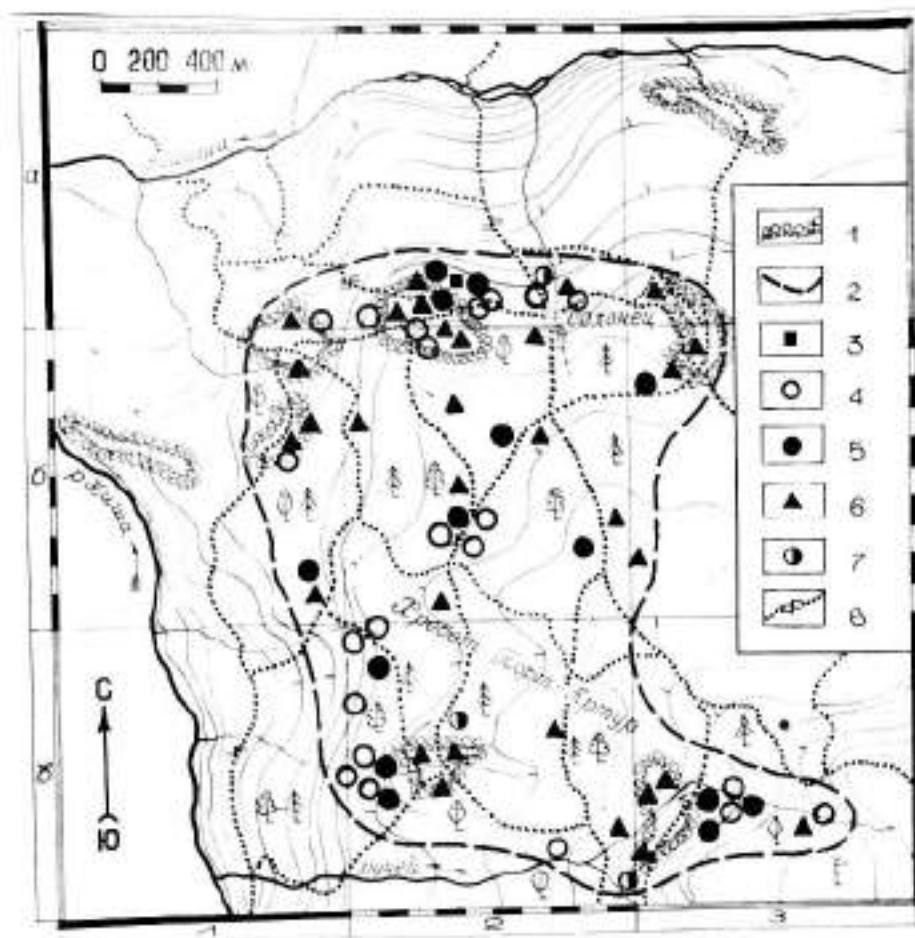


Рис. 20. Схема индивидуального участка семьи зубров:

- 1 - граница леса, 2 - граница участка,  
 3 - место отёла, 4 - дневные лёжки,  
 5 - ночные лёжки, 6 - места пастьбы,  
 7 - каталки, 8 - тропы

северных склонах и животным докучали кровососущие насекомые, семья держалась в берёзовом редколесье и кленовниках у вершины Порт-Артура. В сентябре нам приходилось встречать эту самку с потомством в окрестностях солонца, а вскорости вслед за этим они откочевывали на хр. Сосняки.

Таким образом, семья из 3-х животных 4 месяца обитала на участке в 3 км<sup>2</sup>. Эта местность носит следы пассивного устройства, возникшего в результате многолетнего использования её зубрами. Участок покрыт сложной системой троп, общей протяжённостью до 20 км. Выделяются: сетчатая система переходов, магистральные пути между кормовыми зонами и радиальная система троп на подходе к водоямам, лёжкам и местам пастбы. Ввиду того, что зубры неохотно и редко навещали районы, лежащие за границами участка, выделить в нём сердцевинную зону (Баскин, 1976) довольно трудно. Посещаемость северных и южных точек участка обитания носит сезонный характер и имеет примерно одинаковые значения. Однако наиболее чётко и многообразно устройство территории данной семьи (лёжки, тропы, чесала, каталки и проч.) выражено именно в этих точках. Центральная часть участка посещалась реже, т.к. она представляет собой полосу малокормных пихтарников. Места пастбы здесь немногочисленны, а устройство территории сводится к сети троп.

Следовательно, сердцевинные зоны либо расположены по краям данного участка, либо летняя территория обитания семьи состоит из двух смежных и перекрывающихся на 30-40% индивидуальных участков. Это почти не меняет дела, поскольку потребность самки с двумя разновозрастными зубрятами в пастбищном пространстве летом, остаётся прежней - 300 га. Исходя из этой величины, мы определяем летнюю оптимальную плотность зубров в данном районе и равноценных ему по условиям угодьях в 6-7 голов на 1000 га.



### Стациональное распределение особей и плотность населения

Рост и нормальное протекание жизнедеятельности популяции зубров осуществляется в результате самых различных процессов. Фактором первостепенного значения следует признать их питание. Распределение, доступность, количество и качество корма наряду с отдельными абиотическими факторами наиболее сильно сказываются на пространственно-демографической структуре популяции (Данилов и др., 1966). Поскольку при высокой численности копытных, в первую очередь страдают их зимние станции (Формозов, 1976), мы особое внимание обращали на биотопическое размещение зубров в течение зимы.

Анализ материалов таблицы В показывает, что в снежный период года горные зубры предпочитают держаться в угодьях, содержащих достаточное количество древесно-веточных и травянистых кормов. Этому условию наиболее отвечают злаковые осинники, граничащие с обширными полянами. Следующими по предпочтительности являются станции, привлекающие животных овсяницей, ожиной (ежевикой) и старником (ветошь) злаков. Это овсяницевое, разнотравно-ожиновое букняки и овсяницевоый пихтарник.

Наиболее низка нагрузка животных на сосняк субальпийский и смешанно-широколиственный лес. Первый обладает малой кормностью ввиду сильной изреженности, а местами и полного отсутствия травяного покрова; второй — по причине значительной снежности и отсутствия ценных зимне-зеленых кормов. Зубры посещают смешанный лес лишь ради коры и веточного корма на обильных ветровалах (Александров, 1958). Субальпийский сосняк часто используется ими для отдыха и ночёвок после пастбища на выгривных и выдувных участках субальпийского пояса. Пока аборигенные зубры не были оттеснены человеком в полосу пихтарников, где и проводили большую часть года, зи-

мовали в предгорьях по речным долинам (Виноградов, 1870; Динник, 1884; Филатов, 1912).

Результаты учёта экскрементов зубра в различных типах леса на С.-З. Кавказе после зимовки тем животных (в %)

Таблица 8

Типы угодий	Обслед. площадь (га)	Протяж. учётн. лент (м)	Общее число экскрем.	К-во экскрем. на 1 га угодий	Коефф. предпочит. (%)
приречный сме- шанно-широко- лиственный лес	6,8	6800	72	10,5	7,6
овсяницевый букняк	1,5	1500	45	30,0	21,6
разнотравно- ожинов. букняк	1,2	1200	22	18,4	13,6
злаковый осинник	7,6	7600	344	45,2	33,7
овсяницевый пихтарник	7,2	7200	123	17,0	12,6
сосняк субальпийский	3,3	3300	42	12,7	8,9

В отдельных районах Восточного лесничества КИЗ периодически возникает чрезвычайно высокая плотность населения зубров. После обильных снегопадов в декабре 1975 и январе 1977 гг. на площади 60 га по несколько дней держалось до 70 животных. На одну особь

приходилось в среднем по 1,1 гектара. Такая норма площади на 1 голову недостаточна даже в условиях загонного содержания зубров при искусственной подкормке. Крупные скопления животных на зимовках наблюдаются довольно редко, только в долине р. Умпырка и носят временный характер. Их образование хотя и говорит об экологической пластичности зубров, в то же время, представляет угрозу древесно-кустарниковой растительности, поскольку может повлиять на ход развития отдельных фитоценозов (Фостер, 1983).

Различные станции играют разную роль и в летнем распределении горных зубров в зависимости от состава, густоты, возраста древостоя, наличия и характера подлеска, подроста, травяного и кустарничкового покрова, площади и экспозиции лесного массива и т.д. Предпочитаемость станций, приводимая в таблице 9 определялась по методике Р. Дажо (1975) на основании учёта встреч поедой и экскрементов зубров, а также непосредственных наблюдений за пасущимися и отдыхающими животными.

Почти постоянным местом пребывания зубров в период вегетации растительности становятся поляны в зоне буково-пихтовых лесов и пастбища в полосе верхнего предела леса – субальпийский и ветниковый пихтарники, кленовики, злаковый и разнотравный березняки. Животные потребляют в основном, травостой, причём процент его использования выше весной, чем летом и осенью (Калугин, 1968). Помимо трофического фактора, на распределение зубров летом оказывают влияние такие обстоятельства, как вкусовые качества корма, ремизность угодий, обеспеченность их водопоями, "микrokлиматическими убежищами" и т.д. Особенности социального поведения животных, о которых будет сказано ниже, также определяют характер использования ими территории. Большое значение имеет тип стадности и взаимоотношений между особями, а также другие факторы.

Таблица 9

Типы УГОДИЙ	Высота над у.м.	Подрост	Подлесок	Травяной покров	Показат. обилия в белках
березняк разнотравный	1600-2100	-	единично: можжевельник, рододендроны	субальпийское высоко-травье	2-3
папоротниково-разнотравн. пихтарн.	1500-1650	редкий: ря-единично: бузина, бина, клён европ. бересклет, остролиственный падуб	редкий: явор, единично: чёрн. клён острол.	папоротники, ожина, герань Роберта, ясенник душистый, фиалка лесная и др.	3
папоротн.-разнотравн. букопихтарник	1000-1400	редкий: явор, единично: чёрн. клён острол.	бузина и др.	ожина, папоротн. мужской, ши-товник женск., окопник, люттик виноградолистный и др.	3
овсяницево-пихтарник	1200-1750	-	-	голл. и гигантская овсяница, ясенник душистый и др.	2-3
овсяницево-букопихтарник	950-1400	-	единично: чёрная бузина, чубушник	папоротник мужск., кочедыжник женский, ясенник душис. и др.	1-2
смешанный лиственный лес	до 1300	средн. густот. ольха, осина, граб, ива и др.	средн. густот. бересклет евр., жимолость и др.	коротконожка лесная, окопник, белокорытник, сныть и мн. другие виды	1-2

В отличие от горных зубров, тяготеющих к лесу не только зимой, но и летом, беловежско-кавказские зубры Тебердинского заповедника и Цейского заказника с мая до октября держатся на субальпийских и альпийских лугах (Тарасов, 1980; Вейнберг, 1986). В этом отношении восстановленные на С.-З. Кавказе животные больше напоминают своих беловежских сородичей. По наблюдениям З. Красинского (1967; 1978), 53,3% встреч зубров летом в Польше приходится на лес. Из лесных биотопов наименее предпочитаемы хвойные насаждения (2,1% встреч), затем следуют ольшаники (9% встреч), смешанные леса (18,5%) и смешанно-лиственные леса (23,7% встреч).

Нами предпринята попытка математического анализа таких аспектов популяционной структуры, как неоднородность распределения горных зубров по пастбищному пространству, агрегация их под влиянием трофического и полового факторов и т.д. Вычисления производились по методике В.С. Смирнова (1964) на основе таблицы 10, представляющей собой статистическую разработку таблиц стадности зубров за 1973-1985 гг.

Стадность горных зубров в 1973-1985 гг.

Таблица 10

Средн. значен. ступеней коэф. стадности	Ступени	Частота вариант (p)	Отклонен. от M (a)	$a^2$	$pa^2$
1,2	1	35	-12,2	148,8	5208,0
5,0	2	35	- 8,4	70,6	2471,0
16,5	3	21	+ 3,1	9,6	201,6
27,0	4	24	+13,6	185,0	4360,0
49,7	5	9	+36,3	1317,7	11859,3

$$M = 13,4$$

$$N = 115$$

$$\sum pa^2 = 24100$$

Как видно из таблицы 10, изменчивость признака (в данном случае - сгруппированности особей) довольно высока ( $+40,3\%$ ), что свидетельствует в пользу неоднородного размещения зубров. Степень объединённости, определяемая отношением рассеяния к средней величине выборок, больше единицы (1,4), таким образом, зубрам Кавказского заповедника присуще неслучайное групповое распределение. В отдельные сезоны года животные образуют скопления групп, о чём говорит стремление степени объединённости к единице в июле-сентябре и декабре-феврале. Изменчивость сроков наивысшей сгруппированности зубров составляет  $+3,7\%$  в период гона и  $6,9\%$  на зимовках. В справедливости данных математических выкладок можно убедиться, рассмотрев годовичные колебания численности и плотности населения зубров на зоологическом стационаре (рис. 21), являющимся по своим условиям, как бы уменьшенной моделью Кавказского заповедника.

Ограниченность зимних пастбищ ведёт к постоянным перекочёвкам зубров с места на место. Изредка они концентрируются в наиболее кормных станциях, но продолжительность нахождения в них животных невелика и плотность населения особей в зимние месяцы минимальна. По мере таяния снега, зимние пастбища теряют своё значение и привлекательность для животных, растёт число последних за счёт кочующих особей. Вплоть до мая зубры довольствуются немногочисленными полянами на выгравных склонах. Плотность популяции в данном районе достигает наивысшего значения. После схода снега на субальпийских пастбищах, трофический фактор перестаёт всецело определять размещение зубров. Они проводят летние месяцы, широко расселившись по территории стационара. Следующий пик плотности населения наблюдается в августе и вызван брачной агрегацией зубров. Огрубение травостоя и первые снегопады вынуждают одних животных оставить высокие ландшафтные зоны, других стимулируют к осенним откочёвкам в предгорья.

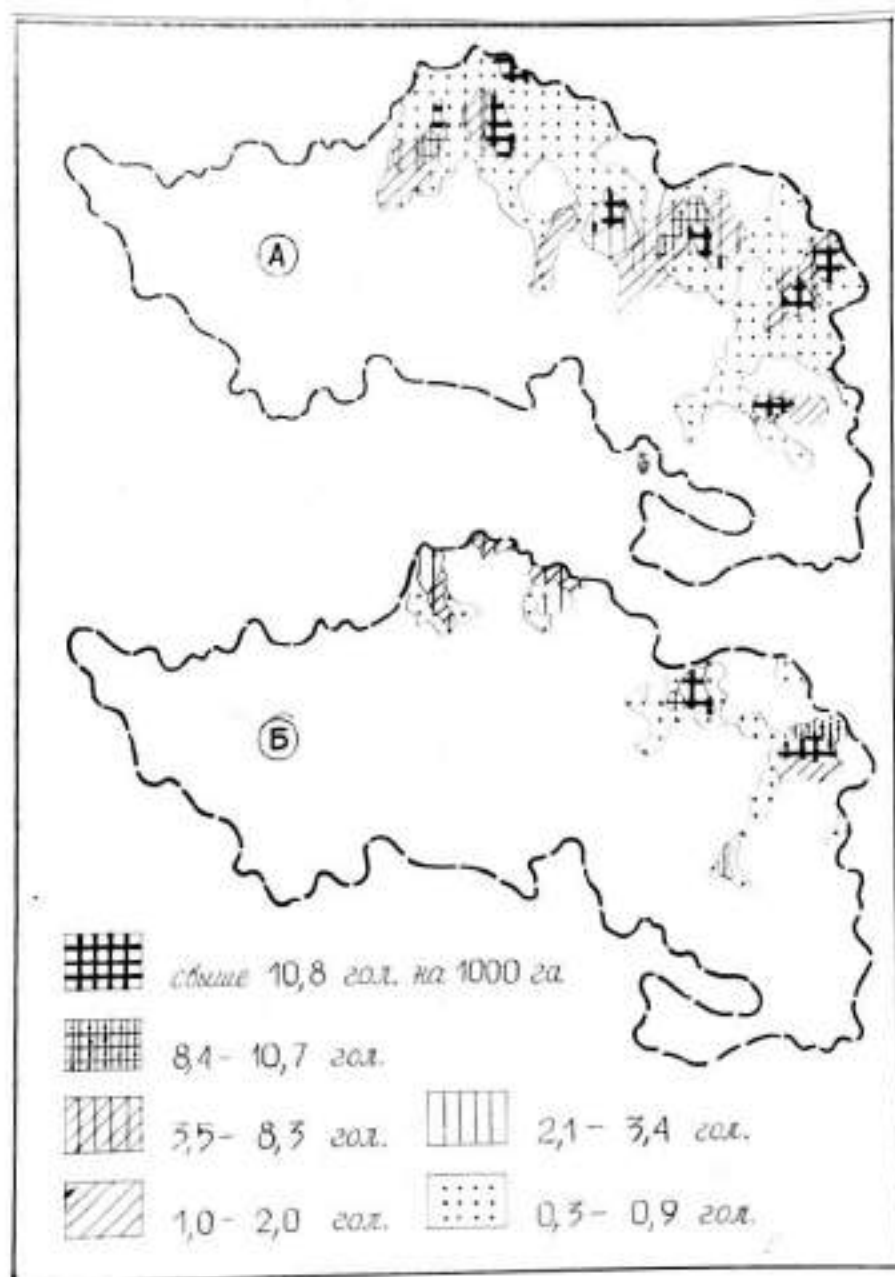


Рис. 21. Распределение плотности населения зубров по территории Кавказского заповедника в летний (А) и зимний (Б) периоды

Динамика плотности населения горных зубров имеет место на протяжении всего их ареала, хотя и не совпадает в некоторых деталях с рассмотренной выше. В целом, картина распределения плотности на заповедной части ареала следующая (рис. 22). Летом более чем на 20% заповедного ареала плотность популяции превышает 10,8 голов на 1000 га. Преимущественно, это районы брачной агрегации, представленные пастбищами у верхней границы леса: на г. Сергиев Гай, на Луганском перевале, в Местаканской долине, на хр. Киноэкспедиции. Минимальная плотность - до 1 особи на 1000 га, в летнее время встречается на 30% освоенной зубрами заповедной территории. Зимой с наибольшей и наименьшей плотностью они населяют соответственно 14% и 10% ареала. Доля средних градаций плотности населения, весьма обычных в летний период, снижается к зиме с 19% до 2-6%. То есть в зимних условиях проявляется тип очагового, пятнистого распределения зубров. Они обитают в это время в долинах Умпырки, Цехвова, Местык и Шиши. По мере сокращения площади доступных угодий в снежное время, увеличивается число особей, приходящихся на единицу поверхности пастбища. Исследования К.Ю. Голгофской и В.Н. Александрова (1965) показали, что верхние пределы плотности популяции горных зубров летом вряд-ли достижимы из-за колоссальной кормности луговых пастбищ, в среднем плотность их населения на зимовках в заповеднике может достигать 50 голов на 1000 га лесной площади. При этом животные не будут оказывать заметного отрицательного влияния на состояние лесонасаждений и их возобновление и противоречить интересам других травоядных. Надо сказать, что эти расчёты делались в пору наивысшей численности крупных копытных в Кавказском заповеднике за всю его историю, когда зимняя плотность населения оленей достигала 30, а туров - 440 особей на 1000 га (Калугин, 1968). Сейчас количество оленей - основных кормовых конкурентов зубров, почти в 2 раза



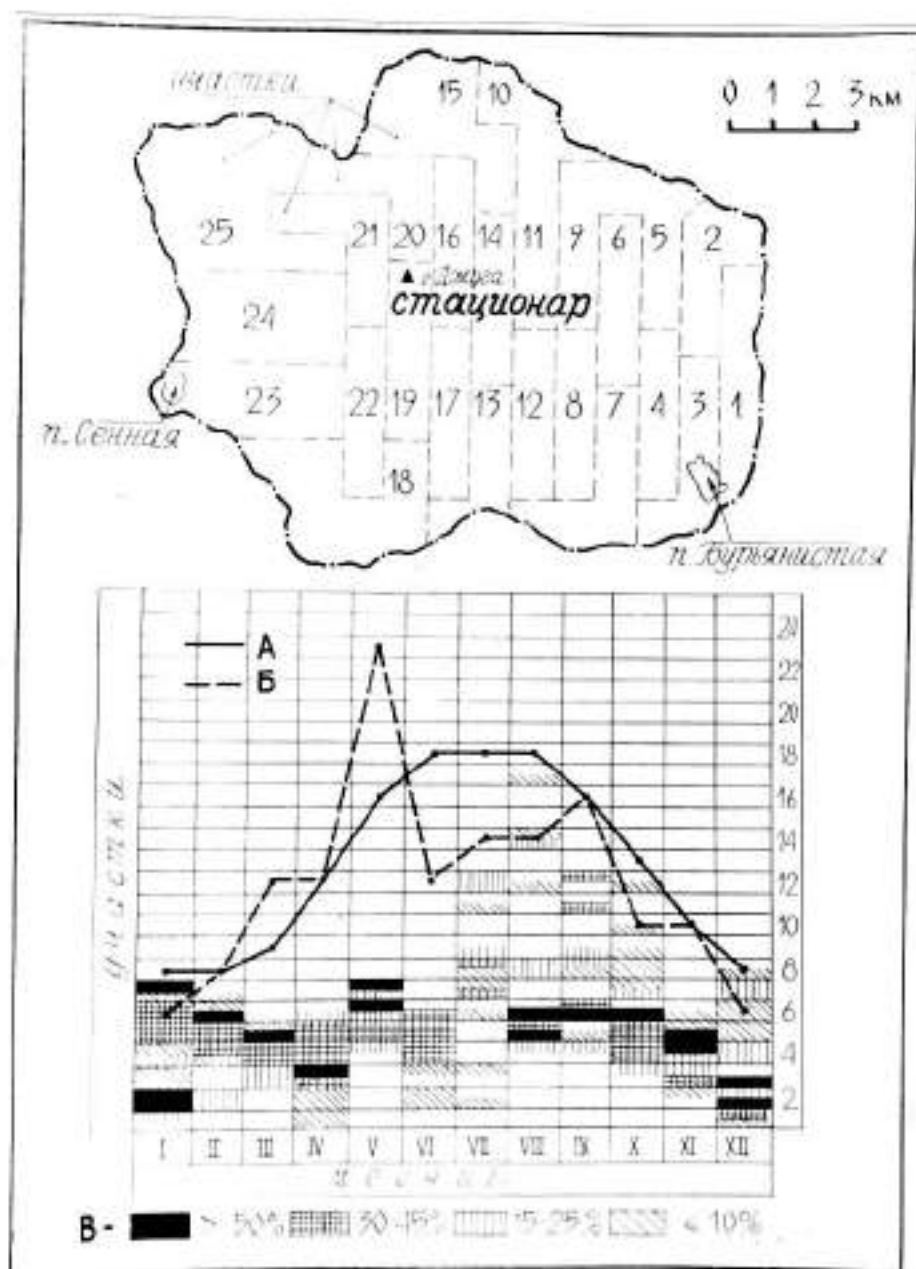


Рис. 22. Размещение зубров на зоостационаре Кавказского заповедника в 1977 г.:

А - численность (1 клетка по вертикали = 1 зубр),  
 Б - плотность (2 клетки по вертикали =  
 = 1 гол./1000 га),

В - обилие животных (в % к их общей численности на стационаре)

меньше (Дуров, 1983) и допустимая плотность поголовья восстановленных животных может быть естественно выше. В обычные по снежности зимы 1981/1982, 1983/1984 гг. зубры обитали на 33000 га заповедных угодий и на 54000 га смежных низкогорных территорий. Следовательно, их зимняя плотность населения равнялась соответственно 12 и 15 голов на 1000 га. Нет поэтому никаких оснований опасаться перенаселённости данными животными пастбищ заповедника и противоречий между их количеством и ёмкостью кормовой базы. Этого нельзя сказать о популяциях беловежско-кавказских зубров в других районах Северного Кавказа. Так например, в Цейском заказнике плотность зубров ежегодно достигает 50 особей на 1000 га, а в Нальчикском охотхозяйстве и Тебердиномском заповеднике она уже давно превысила допустимые пределы, хотя по своей кормности эти районы не идут ни в какое сравнение с Кавказским заповедником и его окрестностями.

Выше уже было показано, что в настоящее время рождаемость горных зубров в значительной мере уравнивается отходом животных. Кроме того, их численность статистически приближается к постоянному значению на фоне длительного отсутствия климатических катастроф и несмотря на то, что зубры ещё явно не превысили верхних пределов насыщения среды. Нам кажется, это состояние популяции должно быть поставлено в связь с плотностью населения животных (табл. II), достигшей определённого предела, за которым зависящие от неё биотические факторы стабилизируют численность зубров на оптимальном уровне. В этой стабилизации плотность населения играет важную роль отнюдь не как причина истощения кормовых ресурсов. Скорее всего, здесь проявляется механизм внутривидового конкурентного ограничения (Ковальков и др., 1983). Как было показано ранее на многих животных, в популяциях, находящихся в равновесии с окружающей средой, саморегуляция степени агрегированности осуществляется на более низ-

ком уровне по сравнению с верхней асимптотой ёмкости местообитаний (Базыкин, Березовская, 1979).

Средняя плотность горных зубров (голов/1000 га)

Таблица II

Годы	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985
в заповеднике	8,5	7,1	6,8	7,5	9,5	9,4	7,8	8,1	7,6	7,9	6,8	7,2	11,2	10,7	10,3	9,3	11,2	10,4	11,9	13,8	12,6
за пределами КГЗ	2,0	2,2	0,5	1,3	1,4	1,6	1,3	1,3	1,3	1,3	2,0	1,9	2,1	1,9	2,3	6,0	1,9	4,3	5,1	5,4	5,5
во всём ареале	8,6	6,5	5,7	5,3	5,7	5,1	4,2	4,1	4,3	4,7	4,9	4,6	5,5	5,2	5,6	8,0	6,5	7,7	8,6	9,5	9,7

#### Миграции и кочёвки

Начало миграционным традициям горных зубров положили, имевшие место до 1954 г., принудительные перегоны их весной на высокогорные пастбища. Сейчас ежегодные двухразовые миграции, дающие возможность этим животным полнее использовать районы, пригодные для жизни лишь в определённые сроки, совершают только члены Кишинской территориальной группировки, обитающие летом в Северном лесничестве КГЗ. Это достигается путём широких передвижек осенью в предгорья, а весной — обратно, в высокие ландшафтные зоны. Миграционная магистраль ориентирована с юго-востока на северо-запад. Её протяжённость до 30 км, а перепады высот составляет 1800 м. Зубры избегают сплошных лесных массивов, поэтому большая часть сезонных путей проходит че-

рез поляны и редины (рис. 23). На территории Северного лесничества КГЗ миграционный поток представлен 3-4 маршрутами, за пределами заповедника их число возрастает. Сроки начала и окончания передвижек варьируют в зависимости от многих факторов. В их числе главными являются: состояние снежного покрова и ёмкость пастбищ. Площадь последних в лесничестве вполне достаточна для оленей зубров. Зато совокупное действие высоты и плотности снежного покрова с суровостью погоды служит едва ли не исключительной причиной ухода зубров в менее снежные районы. Толщина снега в 30-40 см служит им сигналом к началу осенних передвижек. Правда, для этих животных не характерны массовые одномоментные миграции. "Дружность" перекочёвок расстраивается из-за разных пороговых глубин снега для самцов и самок с молодняком, а также из-за различия как времени, так и глубины залегания снега в разных местах, даже на одном хребте. Так, в верховьях Мордовской балки в 1984 г. снег выпал 12 ноября, а расположенная в 4 км южнее Кабанья балка покрылась им 3 месяца спустя. С октября по декабрь северную границу Кавказского заповедника пересекают преимущественно зубрицы с телятами и лишь в январе по направлению к предгорьям движутся самцы. В зависимости от наличия в данный год удобных по характеру кормности и снежности местобитаний, на Бамбаке и Порт-Артуре остаётся зимовать иногда 1-2 десятка зубров.

Высокогорные летние выпаса и осенне-зимние станции зубров Северного лесничества разделяет 5-ти километровая, перемежающаяся немногими полянами, полоса мёртвопокровных и взоливых пихтарников. По сути дела, она является межпастбищным пространством, пересекаемым зубрами только в период миграций. Следовательно, "чистый" миграционный путь в малоснежные зимы составляет менее 20% всего сезонного перехода зубров. Скорость мигрирующих животных на данном

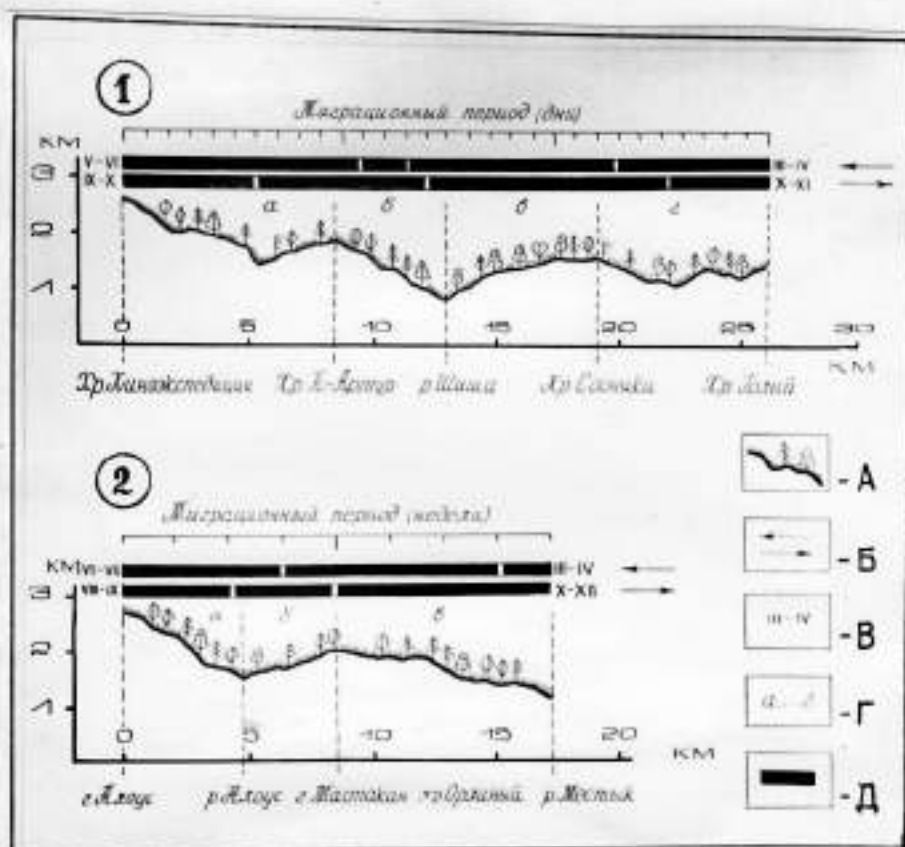


Рис. 23. Миграционные пути горных зубров:  
северный (1) и восточный (2)

- А - вертикальная проекция пути,
- Б - направление движения мигрантов,
- В - время начала и окончания сезонных подвижек (месяцы),
- Г - естественные отрезки пути,
- Д - среднее время нахождения мигрантов в пути

отрезке достигает 3-5 км в сутки. На остальных участках маршрута, вплоть до предгорий, скорость миграции не превышает 0,7-1 км в сутки. Непостоянство глубины залегания снега в течение зимы приводит к сложным "возвратно-поступательным" перекочёвкам зубров. Наряду с движением вниз по склону и удалением от летних местообитаний, имеет место обратные переходы. Видимо, с подобным явлением столкнулся А.Ф. Виноградов (1870), сделавший вывод, что "...осенью зубры подвезтся к главному хребту". Все последующие исследователи кавказских зубров заблуждались, считая это невозможным.

В ноябре горные зубры оставляют южный, а в декабре северный склоны хр. Сосняки. Если условия снежности не улучшатся, к середине января мигранты достигают урочища Тайвань. При оттепелях и понижении уровня снега, зубры поднимаются обратно на ожинники хребтов Корыта и Сосняки. Отсутствие постоянных участков обитания в малоснежные зимы и последовательность смены одних близлежащих угодий на другие без длительных переходов - важная особенность миграционной активности зубров на С.-З. Кавказе. По способу использования пищевых ресурсов, их сезонные подвижки в мягкие зимы могут быть отнесены к кочёвкам. Аналогично ведут себя лесные бизоны. Расстояние между используемыми ими летними и зимними пастбищами обычно равняется 3-4 км. Некоторые же группы живут оседло круглый год, другие - совершают миграции до 200-250 км (Fuller, 1960; Menghin, 1958). В начале XX века размах кочёвок зубров на Кавказе достигал 10-30 км, а в конце XIX в. вероятно был ещё больше (Башкиров, 1940; Гептнер и др., 1961). Современные зубры Беловежской пуши лишены возможности широко кочевать, однако отдельные самцы подчас удаляются на 30-40 км от границ пуши (Корочкина, 1971).

Ранние обильные снегопады часто вызывает массовую откочёжку горных зубров на зимние пастбища. Особенно заметно это явление про-

явилось осенью 1975 г. На Порт-Артурских полянах, где высота снежного покрова за 6 дней приблизилась к 90 см, уже в декабре не было ни одного зубра. Обследование показало, что они все покинули верхние пояса гор и достигли предгорных районов. Откочёвка проходила по традиционным маршрутам со скоростью до 10 км в сутки. Животные не задерживались подолгу на одном месте, а направленность и быстрота их подвижек позволяют судить, что им не чужды в определённых условиях и настоящие миграции (рис. 24). Конечно, их протяжённость не идёт ни в какое сравнение с ежегодными миграциями степных бизонов на сотни километров. Впрочем, последние в отличие от зубров, регулярно мигрируют не только в годы, когда снега всюду мало (Allen, 1876).

Передвижки горных зубров к летним местам обитания обычно происходят в разгар таяния снега при значительном уменьшении высоты снежного покрова и часто при появлении голой земли. Трудно выделить инициаторов весенних миграций. Возможно ими являются самцы, которые не уходят так далеко от летних пастбищ, как самки. По крайней мере, в апреле-мае на правом берегу Шиши перед межпастбищной полосой собираются уже почти все кочующие животные. Обычно мы отмечали переходы через эту реку сначала самок, а затем самцов. Видимо, это распространённое явление, т.к. предстоящие отёлы впоследствии должны будут надолго задержать зубриц на пути к местам летовок. Верхней границы леса в мае первыми достигают самцы. Они направляются в уголья на юго-западном склоне хр. Бамбак, менее заснеженном и оставленном ими осенью в последнюю очередь. Весенние передвижки в бассейне р. Шиша связаны с переходом зубров от зимнего питания к летнему и как и осенне-зимние, носят кочевой характер.

Отмеченные выше закономерности миграционной активности, в общих чертах присущи и зубрам двух пространственных группировок, рас-

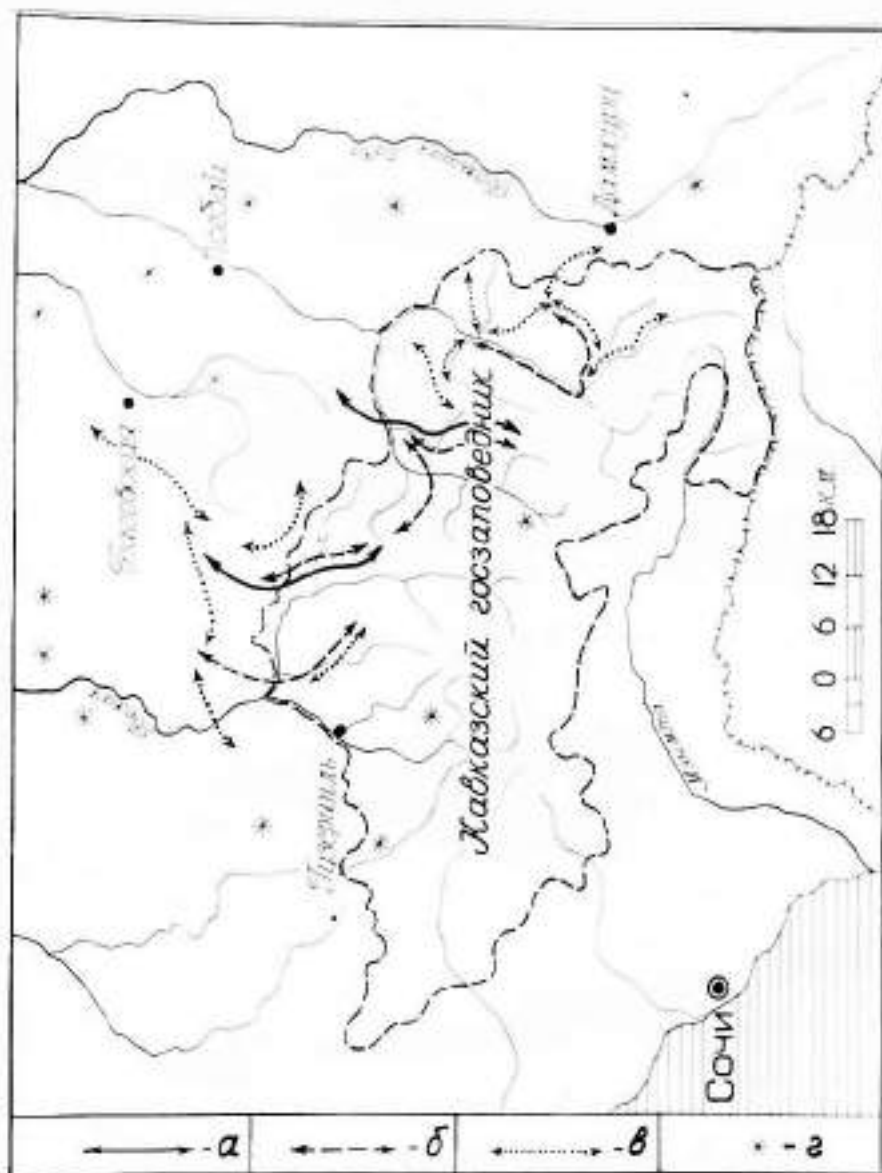


Рис. 24. Схема основных маршрутов сезонных передвижек  
горных зубров:

а - миграции, б - кочёжки, в - локальные по-  
движки, г - редкие заходы животных



положенных соответственно на берегах рек Уруштен и Малая Леба. Зимние пастбища уруштенских зубров находятся на выгривных и выдувных склонах субальпийской зоны. Поэтому здесь вслед за установлением снежного покрова начинаются откочёвки части зимующих животных в субальпику. Даже в многоснежные годы не отмечалось стремительного ухода зубров с восточных склонов г. Джуга и хр. Б. Бамбак. Мигрирующие звери преодолевают 10 км до зимних местобитаний на Орлином хребте за 1-2 недели. Их путь проходит под пологом пихтарников, где критический уровень снега устанавливается зачастую на месяц позже, чем в других станциях. Откочёжку облегчает наличие в нижнем поясе леса по долине Уруштена участков, представленных осинниками и ожиновыми букопихтарниками.

Наиболее выраженный кочевой характер имеют сезонные подвигки зубров, обитающих в бассейнах рек Местык и Алоус. Летом здесь бывает сосредоточено до 40% всего заповедного поголовья зубров. Они поднимаются до нивального пояса г. Алоус, где в период яра возникает несколько брачных скоплений. В сентябре-октябре животные начинают откочёвку из летних мест обитания на восток в долину р. Ачипста и на север - в Мастаканскую долину. Протяжённость обоих миграционных маршрутов примерно равна по 20 км (см. рис. 23). На север движется около 200 зубров, которые к январю-февралю достигают устья р. Местык. В осинниках и на выдувных склонах Орлиного и Мастаканского хребтов, урочища Мешок и плато Трю эти животные проводят 3-4 месяца. Условия снежности в данном районе лишь отчасти вынуждают зубров к перекочёвкам. Главная причина - малочисленность зимних пастбищ и высокая плотность других копытных. Эти обстоятельства побуждают восстановленных животных не только полнее использовать ресурсы осенне-зимних стадий, неторопливо перемещаясь и подолгу задерживаясь в наиболее кормных уголь-

ях, но и постепенно выселяться из заповедника. В многоснежные зимы зубры преодолевают скалистый левый берег Уруштена и доходят до станицы Баговской. Аборигенным какавказским зубрам, не имевшим доступа к Малой Лябе из-за ведущихся там лесоразработок, такой путь был хорошо знаком (Филатов, 1912).

Наряду с зимними, весенне-летние подвижки зубров данной пространственной группировки представляют собой типичные кочёвки. Хотя их обратный путь вверх занимает примерно в 2 раза меньше времени, чем осенний, одностороннее движение миграционного потока не является обязательным. Изредка можно видеть встречное движение кочующих зубров по параллельным путям. Так, весной 1974 г. наблюдались переходы животных, зимовавших на правом берегу ручья Весёлый, как вверх, на южные склоны г. Ахцархва, так и вниз, на освободившиеся от снега пастбища Умпырской долины. Кроме того, в апреле 1977 г. наряду с перекочёвкой зубров с западного склона Орлиного хребта на Нижнеалоусские поляны, отмечены переходы взрослых самцов из верховий р. Местык вниз к Орлиному хребту. Это обусловлено различием фенологии растительности в отличающихся микроклиматическими условиями угодьях.

Умпырская пространственная группировка, объединяющая свыше 20% заповедного населения зубров, с севера, востока и юга окружена труднопроходимыми хребтами и обширными сельхозвыпасами. Поэтому возможности для широких сезонных подвижек животных из данного района ограничены. Сокращение площади доступных пастбищ в ноябре-декабре вынуждает основную массу животных перемещаться в зимние станции: на южные склоны хребтов, в нижние пояса леса и прирусловую часть речных долин. Поскольку сезонные пастбища Восточного лесничества КГЗ мало удалены одни от других и обычно разнятся только высотным расположением, миграции зубров сводятся лишь

к вертикальным подвижкам. Аналогично ведут себя здесь и эборигенные виды копытных — олени, туры и сарны (Насимович, 1939). Обычно перемещения зубров ограничивается несколькими сотнями метров. Наряду с уходом вниз, часть животных после становления устойчивого снегового покрова поднимается к верхней границе леса, где использует для пастбы прогалины на субальпийских лугах вго-западной экспозиции. В отдельные солнечные дни второй половины зимы, численность зубров на выгревах хр. Нагишо приближается к 100 особям. Некоторые группы зубров данного района иногда совершают довольно протяжённые кочёвки, длящиеся 1-2 месяца по долинам Ихи, Цахвоа и М. Лабм. Животные ведут кочевой образ жизни вплоть до появления свежей зелени. Весной они концентрируются близ снежной линии, постепенно следуя за ней по направлению к летним пастбищам.

Таким образом, сезонные кочёвки зубров Кавказского заповедника характеризуются небольшим пространственным размахом. Массовость и дальность переходов не одинаковы в различных частях популяции и снижаются с севера ареала на восток. По протяжённости и длительности сезонные подвижки зубров в бассейнах Кини и Уруште-на немного превышают таковые в Умпырском районе. Поэтому первые могут быть отнесены к кочёвкам, а вторые — к локальным подвижкам.

#### Биоценотическое положение

Место и роль горных зубров в биоценозах, в первую очередь, определяется особенностями использования ими ресурсов среды обитания. Поедаемые ими растения относятся ко всем основным систематическим группам, жизненным формам и экологическим группам флоры высших и частично низших растений Западного Кавказа, общим количеством свыше 325 видов (Заблоцкая, 1957; Калугин, 1968). Восста-

новленные животные используют все известные растения, служившие некогда пищей обитавшим здесь аборигенным зубрам (Башкиров, 1940), а эврифагия выдвигает их в число весьма заметных членов сообществ по многочисленности возникающих биотических связей. Как показали исследования К.Ю. Голгофской (1970), трофическое воздействие горных зубров на растительность основных местообитаний не ведёт не только к сколько-нибудь выраженной деградации пастбищ, но и практически не сказывается на флористическом разнообразии фитоценозов. Это обусловлено слабой степенью повреждаемости, небольшим количеством и спорадичностью размещения объединённых ими деревьев и кустарников, даже при длительном пребывании животных в одном месте. По нашим наблюдениям, поедание зелёной массы с одного растения редко отнимает у зубра более минуты. За это время он успевает сделать примерно 50 жевательных движений и ошипав 10, в лучшем случае 30 побегов или листьев, переходит дальше. Известно, например, что лось за минуту скисывает в среднем 6 побегов (Тимофеева, 1974). Как правило, зубры избегают объедать растения со свежими поедями, сохраняющие запах или имеющие иные признаки недавней пастьбы других животных. Если в бесснежное время доля древесно-веточного корма в питании зубров не превышает 50%, то осенью и зимой она достигает 80% и выше (Заблоцкая, 1957). Процент использования травянистых кормов наибольший весной, а по мере огрубения травостоя он резко снижается (Калугин, 1968). Зимующие зубры довольствуются надснежными частями древесных растений, ожиной и овсяницей, а местами и веточью различных злаков. Основная масса поедаемых ими в это время видов относится к числу малоценных или слабо распространённых в составе насаждений (Александров, 1958).

Для анализа хода сукцессий, вызванных акклиматизацией зубров

в Кавказском заповеднике, мы сравнили современное состояние их лесных пастбищ с ситуацией, имевшей место на ранних этапах волевого обитания данных животных. Подробные результаты исследований изложены в нашей совместной работе с К.В. Голгофской и С.А. Дыренковым (1987). Детальный анализ свидетельствует, что за 25 лет выпас диких копытных, в том числе и зубров, изменил ход возобновления в ряде типов леса и серьезно повлиял на сукцессии биогеоценозов заповедника. Так, воздействие восстановленных животных на ильмовники, в сочетании с другими биотическими факторами, привело к утрате ими не только положения одного из доминирующих древесных видов, но и положения сколько-нибудь значимого эссекатора. Состояние данного сообщества в настоящее время имеет большое индикационное значение. Его стабилизация и вступление в этап восстановительной смены говорит о том, что зубры полностью "вписались" в равновесную мезозкосистему региона, заняв экологическую нишу, принадлежавшую их эборигенным предшественникам. Присутствие восстановленных животных уже не является фактором дигрессивных сукцессий растительности даже в самых ранних их выпасом лесных биогеоценозах. Влияние выпаса зубров на ход возобновления ряда видов в других растительных сообществах (смешанных букопихтовых, широколиственных, коротко- и длительнопроизвольных грушевых, дубовых и осиновых лесах, субальпийских лугах) будет постоянным, существенно изменит положение, сложившееся к началу работ по их акклиматизации. Оно изменит, например, в пользу бука и в ущерб пихте соотношение площади соответствующих главных лесных формаций, а в целом обусловит несколько иное стационарно-флуктуирующее соотношение компонентов растительного покрова Кавказского заповедника. Естественно, что в присутствии зубра оно будет другим, чем в его отсутствие и, надо полагать, более соответствующим

естественному состоянию экосистем, так желаемому для заповедника.

Иначе, чем на охраняемой территории, проходит восстановле-ние сукцессионных древостоев в незаповедных районах. Численность диких копытных в предгорьях ничтожно мала по сравнению с количеством выпасающихся там домашних животных и хотя отличить поед-ди скота от таковых зубров невозможно, масштабы воздействия фито-фагов на продуктивность отдельных биоценозов столь велики, что требуют внимания. На повреждённых домашними, а в незначительной мере и дикими копытными участках древесных молодняков в долинах рек Ходзь, Гурмай, Бугунжа и Сехрай прирост зелёной массы места-ми сократился на 60-70% (Коржов, 1984). Около 30-40% опада состав-ляет часть прироста, переработанного дендрофагами и возвращён-го ими в форме экскрементов. Последние служат своеобразным ката-лизатором, увеличивающим интенсивность микробиологических про-цессов и скорость минерализации опада. По этой причине на неко-торых лесных пастбищах сельхозскота, где зимуют и зубры, меняется гидротермический режим почвы и подстилки, травянистая расти-тельность угнетается, в результате эрозии склонов происходит за-болачивание естественных водоёмов.

Совсем иная картина наблюдается в лиственных молодняках вдоль рек Куна, Ачкохо и Тхеч, недоступных домашним животным. Мы несколько лет наблюдали за состоянием 8-10 летнего осинника в ур-очище Западня, где зубры держатся зимой в течение 2-3 месяцев, а их экологическая плотность составляет 15-20 голов на 1000 га в мяг-кие зимы и превышает 400 гол./1000 га в депрессивные. К концу средней по условиям снежности зимы, из каждых 100 учтённых дре-весно-кустарниковых растений, обычно оказывалось не более 15 эк-земпляров, повреждённых зубрами в сильной степени (кора объедена более чем на 50% окружности ствола или сломана верхушка). Из каж-

дой сотни последних, осина составляла в среднем 47,3%, ива - 27,5%, лещина, граб и рябина - 25,2%. После суровой зимы 1975/1976 гг. доля сильно повреждённых зубрами растений местами доходила до 60%. Из них на осину приходилось в среднем 26,9%, иву - 16,6%, лещину - 18,0%, бересклет - 12,1%, граб - 11,0%, рябину - 8,8%, бузину - 4,5%, пихту - 2,1%. Выходит, что в лиственных молодняках незаповедной части ареала зубры практически не трогают ценные породы (пихту, дуб и бук) даже в многоснежные зимы, а лишь сдерживают слишком энергичный рост второстепенных видов. Ненесённые последним повреждения, как правило, не подрывают их жизнедеятельность и свойственное региону обильное лесовозобновление быстро компенсирует поправки депрессивных зим (Калугин, 1968). В местах многолетней интенсивной пастбы зубров пихта, обычно угнетаемая осиновым подростом, заметно превосходит его по высоте, что даёт ей возможность скорее выйти в первый ярус. Таким образом, зубр является важным лесохозяйственным фактором, создающим на вырубках благоприятные условия для возобновления одного из основных лесообразователей С.-З. Кавказа - пихты. В связи со сказанным, мы считаем нецелесообразным просветление лесосек в предгорной полосе Мостовского и Майкопского районов, где местами вырубается весь малоценный лиственный подрост, а копытные лишаются зимнего корма.

Масштабы воздействия на лесную растительность зубров Кавказско-Северной Осетии напоминают, а во многом и превосходят степень влияния на лес горных зубров в депрессивные зимы. Например, в Цейском заказнике ими повреждено 100% ильмов и тисов, 40-70% всех деревьев ивы и липы. Воздействие беловежско-кавказских зубров на древесно-кустарниковую растительность Лесистого и Пастбищного хребтов не ограничивается районами максимальной кон-

центрации животных, в наблюдается по всей территории, населенной зубрами (Вейнберг, 1986). Несмотря на то, что эти звери давно достигли здесь пределов лесохозяйственной плотности (Варзинов, Курятников, 1980) и давно назрел вопрос об искусственном снижении их численности, в Северную Осетию продолжает поступать зубры из подмосковных питомников. Тем самым вносится дисбаланс в систему пастбища-копытные и отчасти дискредитируется сама идея восстановления редких видов.

Кавказский заповедник и особенно прилегающие с севера территории превосходят все остальные районы разведения зубров в СССР по разнообразию, обилию и ценности кормов (Заблоцкая, 1957). Из общего количества кормовых растений, потребляемых копытными С.-З. Кавказа, в рацион зубра входит 90,8%, оленя - 94,6%, косули - 91,3%, кабана - 48,7% видов. 5,1% видов травянистых растений присущ только зубрам, общих с оленями около 90%, а с кабаном менее 30%. Как отмечалось рядом исследователей, олень и косуля более травоядны, чем зубр. По сравнению с ним они имеют преимущество, заключающееся в охотном использовании ими зимой сена и побегов хвойного молодняка. Это неоднократно подтверждалось в Пеловожской пуше, где наблюдался рост поголовья оленей в периоды депрессии численности зубров (Шостак, 1984). Несмотря на то, что зубры и олени поедают много общих видов растений, их излюбленные корма существенно различаются. В питании оленя плоды орехоплодных деревьев имеют больший удельный вес, чем у зубра, а крупное сочное разнотравье для него, как и для косули, менее привлекательно. Зубр, в свою очередь, обгладывает кору большего числа видов, чем олень, в большем количестве съедает её и её значение в кормовом режиме зубра не ограничено зимним и ранне-весенним периодами, как у плотнорогих (Заблоцкая, 1957).



В снежный период года зубры и олени предъявляют одинаковые требования к условиям обитания с точки зрения расчленённости рельефа, характера снежности, качества и доступности корма. Однако благодаря откочёвке большинства зубров в предгорья, осенне-зимние местообитания данных видов перекрываются лишь на 65% и они могут тесно контактировать только в долине М. Лябы. Это особенно касается самок, основная масса которых при глубокоснежье держится в смешанных лесах с ожиново-овсяницевыми пастбищами. Летом олени выпасаются преимущественно на открытых пространствах, тогда как зубры держатся вблизи верхней границы леса. Трансгрессия их местообитаний в весенне-летнее время не превышает 40% (Александров, 1968). Иногда в бесснежный период наблюдается продолжительный совместный выпас зубров, оленей и кабанов на миграционных путях и в диких фруктарниках. Зубры также контактируют с другими животными на солонцах и водопоях. Здесь происходит их взаимозаражение эндопаразитами. Из 32 видов гельминтов, обнаруженных Д.П. Рухлядевым (1959) у диких жвачных заповедника, 23 вида (Назарова, 1979) обычны и для зубров. Трофические конкуренты зубра чувствуют его превосходство в силе и уступают ему дорогу при встрече, хотя акты прямой агрессии зубров в отношении прочих травоядных нам не известны.

Судя по опыту Беловежской пуши, олень обладает большей конкурентной способностью, чем зубр. Он в состоянии сократить потенциальную экологическую нишу последнего в условиях острой конкуренции, например, на ограниченных зимовках. Поскольку в Кавказском заповеднике до сих пор не наблюдалось конкурентного вытеснения зубра оленем или наоборот (Заблоцкая, 1957; Александров, 1968), а истребительные факторы среды в суровые зимы оказывались одинаково губительными для обоих видов (Котов, 1969), очевидно пока не было причин для межвидового трофического соперничества.

Мера взаимного влияния зубров и оленей в зависимости от их плотности и ёмкости зимних пастбищ может быть определена методом фазовых портретов (Уиттекер, 1980). Наиболее подходящий для описания район - Умпырская долина, т.к. в ней локализованы достаточно обособленные территориальные группировки обоих видов, а также потому, что степень перекрытия ниш и вероятность межвидовой конкуренции на зимовках здесь наиболее высока. Уровень ингибирования конкурентов отражён на рис. 24, где  $M_{0,3}$  и  $M_{3,0}$  - мера относительного влияния видов друг на друга;  $N_0$  и  $N_3$  - ёмкость насыщения вида при отсутствии конкуренции;  $N_3/M_{3,0}$  и  $N_0/M_{0,3}$  - равновесные плотности видов, когда они живут порознь (Сёдоров, Гильманов, 1980). Параметры  $N_0$  и  $N_3$  определены на основании литературных материалов (Александров, Голгофская, 1965; Дуров, 1983), а заштрихованный прямоугольник означает область устойчивого равновесия плотности оленя и зубра. График подтверждает существовавшую ранее точку зрения, что ни один из взятых видов не вытесняет другого на зимовках, поскольку механизмы популяционного самоограничения (отрицательное воздействие особей друг на друга) преобладают над межвидовым антагонизмом. Существует одна точка равновесия (с координатами 3 и 0), при какой плотности каждого из видов не наступает эксплуатационная конкуренция. Следовательно, сейчас зубры и олени сосуществуют на пределе зоны оптимального взаимного ингибирования, т.к. их зимняя плотность здесь соответственно равна 29 и 76 голов на 1000 га. В первую же многоснежную зиму, при сокращении площади пастбищ, межвидовое равновесие может нарушиться, несмотря на экологическую диверсификацию оленей и зубров. Надо подчеркнуть, что описанная ситуация возможна только в Умпырской долине, площадью 8 тыс. га. На остальной территории заповедника, а тем более за его пределами, образуемая этими видами система весьма далека от уровня насыщения, поскольку летняя числен-

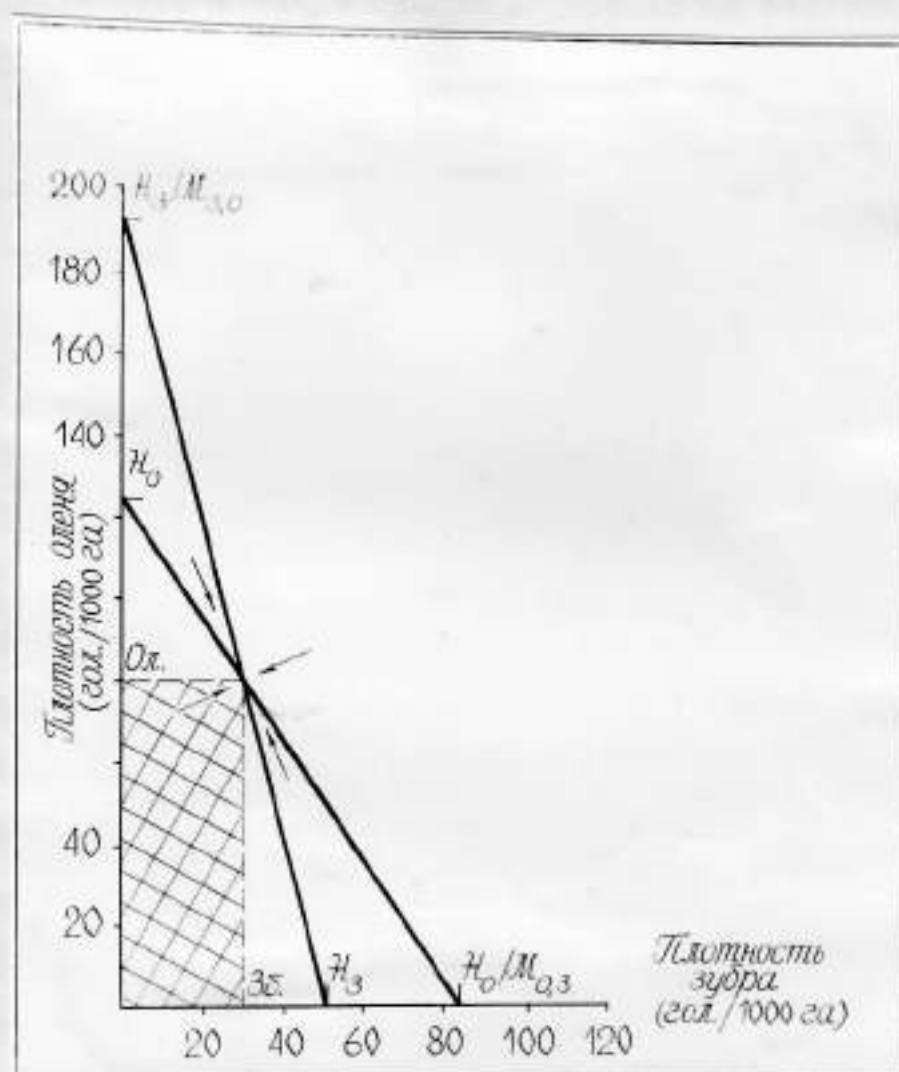


Рис. 24. Зависимость уровня ингибирования зубров и оленей от плотности этих животных на зимовках в Умпырской долине (объяснения в тексте)

ность зубров и оленей примерно в 7 раз, а зимняя в 3 раза меньше величины, допустимой с точки зрения кормности их пастбищ.

Горные зубры, около полувека населяющие леса С.-З. Кавказа, постепенно осваивают территорию своего обитания. Они не только адаптируются к жизни в данных конкретных условиях, но и отчасти преобразуют их, приспособляя к своим потребностям. Средообразующая деятельность зубров способствует более полному использованию ими жизненных ресурсов территории, благоприятному распределению особей, но и упорядочиванию отношений между индивидами. Для этого животные поддерживают между собой связь как за счёт социального поведения, так и иным образом, т.е. ими постоянно осуществляется деятельность, направленная на передачу информационных сигналов друг другу. Нет доказательств того, что за исключением периода гона зубры намеренно метят какую-то территорию. И "катылки" и тропы и "чесальные деревья" и погрызы и отложения экскрементов в местах длительного пребывания животных являются следствием пассивного мечения ими территории в результате её изучения и освоения (рис. 25). К сигналам, призванным информировать половых партнёров или конкурентов о брачном поведении оставившего след зубра, относятся измочаленные ярившимися самцами деревья, а также разнообразные запаховые метки. Очевидно поэтому зубры приобретают в период гона специфический мускусный запах. Брачные информационные сигналы способствуют координации полового поведения животных, смягчают остроту стычек между конкурентами и наряду с косвенными сигналами образуют т.н. "биологическое поле" (Хайнд, 1975). Оно в известной мере делает зубров менее зависимыми от внешней среды, поскольку обеспечивает их выживание и размножение лучше, чем смежные, лишённые подобного "поля" районы (Оуэн, 1984).

Под влиянием жизнедеятельности зубров происходит определённое изменение окружающих элементов ландшафта. Так, использование живот-



Рис. 25. Молодой зубр-самец рядом с осинной, кору которой он объедает. 22 марта 1967 ..  
поляна Кеменистая

ними одних и тех же магистральных троп в течение многих лет приводит к их значительному углублению. Местами они становятся временными водостоками, в результате чего здесь проявляется водная эрозия. Тропы способствуют проникновению в луговой пояс древесной растительности, кое-где вызывает оползни, после чего рядом с ними прокладываются новые.

В результате активного посещения зубрами искусственных и естественных солонцов, последние постепенно увеличиваются в размерах. Площадь выбитых и лишённых растительности солонцов иногда достигает нескольких сотен квадратных метров. Впрочем, в описанных выше изменениях ландшафта невозможно отделить влияние зубров от аналогичного воздействия других копытных, особенно оленей и кабанов. В "вину" зубрам может быть поставлено только разрушение почвенного покрова на зубровых "каталках" - участках, где животные катаются, освобождаясь от эктопаразитов. Площадь отдельных "каталок" подчас превышает  $50 \text{ м}^2$ , а их число пропорционально количеству летующих в данном районе животных.

Результаты изучения важнейших особенностей экологии горных зубров дают основания полагать, что они успешно обретают права законного элемента сообществ Северо-Западного Кавказа и к настоящему времени достигли уровня экотипа.. Характерно, что восстановление утраченного ранее природными экосистемами компонента, освоение зубром экологической ниши совершается без угрозы существованию аборигенных видов. Иначе, как следствием отбора на приспособленность к горам, трудно объяснить сходство экологической структуры популяций возрождённого и исконного кавказского зубров. Особенно наглядно в пользу регуляторно-адаптивного характера отношений со средой свидетельствует повышающаяся год от года сбалансированность демографических параметров горных зубров с изменчивыми условиями обитания.

## Глава IV. ПОВЕДЕНИЕ

При восстановлении численности многих животных, ранее сильно истреблённых человеком, отмечались чисто поведенческие трудности. Показательны в этом отношении примеры с диким северным оленем в таёжной зоне (Баскин, 1976) или со степным бизоном (Halloran, 1957). Существует теория Винн-Эдвардса (Хайнд, 1975), видящего причину этого в утрате животными существенно важных навыков, помогающих им противостоять среде. Зубры Кавказского заповедника на ранних стадиях акклиматизации также были лишены многих навыков, свойственных их диким предкам. Они, например, не перепрыгивали, а обходили стороной стволы упавших деревьев, не умели преодолевать зигзагами крутые склоны, держались скученно большим стадом, агрессивно вели себя по отношению к человеку, самки самоотверженно защищали телят и т.д. (Калугин, 1958; 1968). По мере натурализации, в поведении этих животных всё больше стало появляться черт, характерных некогда обитавшим здесь зубрам (Гептнер и др., 1961). Целенаправленные реакции у восстановленных на С.-З. Кавказе животных возникали преимущественно благодаря наследованию опыта. Врождённые рефлексы играют в формировании поведения более скромную роль, т.к. по подсчётам Л.М. Баскина (1976), они составляют менее четверти всего поведенческого комплекса копытных. Как стадные звери, горные зубры извлекают большую пользу от соседства других представителей своего вида. Благодаря связи между особями происходит передача навыков последующим поколениям, т.е. формируется поведение (Панов, 1970). Однако агрегация животных имеет и отрицательные стороны, в частности, конкуренция за ресурсы. Упорядочиванию взаимоотношений между сочленами объединения и рассредоточению их по территории служат важнейшие аспекты этологической структуры — социальность и иерархия.

## Социальная организация и иерархия

О характере и естественности общественных отношений зубров свидетельствует образование ими группировок различного ранга. "Удельный вес" каждой из них отражён на рис. 26.

1. Низшим элементом структуры следует признать одиночек. Обычно это самец или две самки. Одиночные животные представляют собой бродяжничающих в поисках самок быков или старых коров, ведущих территориальный образ жизни. Наиболее часто одиночки встречаются в период гона, а также поздней осенью. В предснежный период одиноцы могут образовывать случайные и весьма непрочные скопления численностью до 10 голов во фруктарниках, лежащих на одном из миграционных путей (например, в бывшем Гивинском). От смешанных стад временные скопления одиночек отличает отсутствие молодняка.

2. Основа почти любого объединения зубров - семья. Сюда входит самка, иногда уже не дающая приплода и её потомство. Вместе со своим кровным зубрёнком, самка может кормить и воспитывать приёмша. Так, в районе Умпяры зимой 1980 г. держалась миролюбивая зубрица 4-х лет, хорошо знакомая обитателям кордона под кличкой Соня. Её детёныш - бычок 7-8 месяцев позволял себя гладить и брал корм из рук. В январе 1981 г. зубрица привела на кордон ещё и тёлочку, примерно такого же возраста, как бычок, но пугливую и недоверчивую. Вплоть до апреля эта тройца нерезлучно выпасалась вблизи зубропарка, затем откочевала на Азиатские поляны. За 13 лет нам довелось 3 раза встречать самок с явными приёмшами. Судя по литературе, двойни у зубриц практически исключены, в отличие например, от лосих (Язан, Глушков, 1977). Характерно, что зубрицы не оказывали предпочтения какому-то из телят и вообще, горным зубрам, как и беловежским (Кулагин, 1919) свойственна терпимость к чужим малышам.



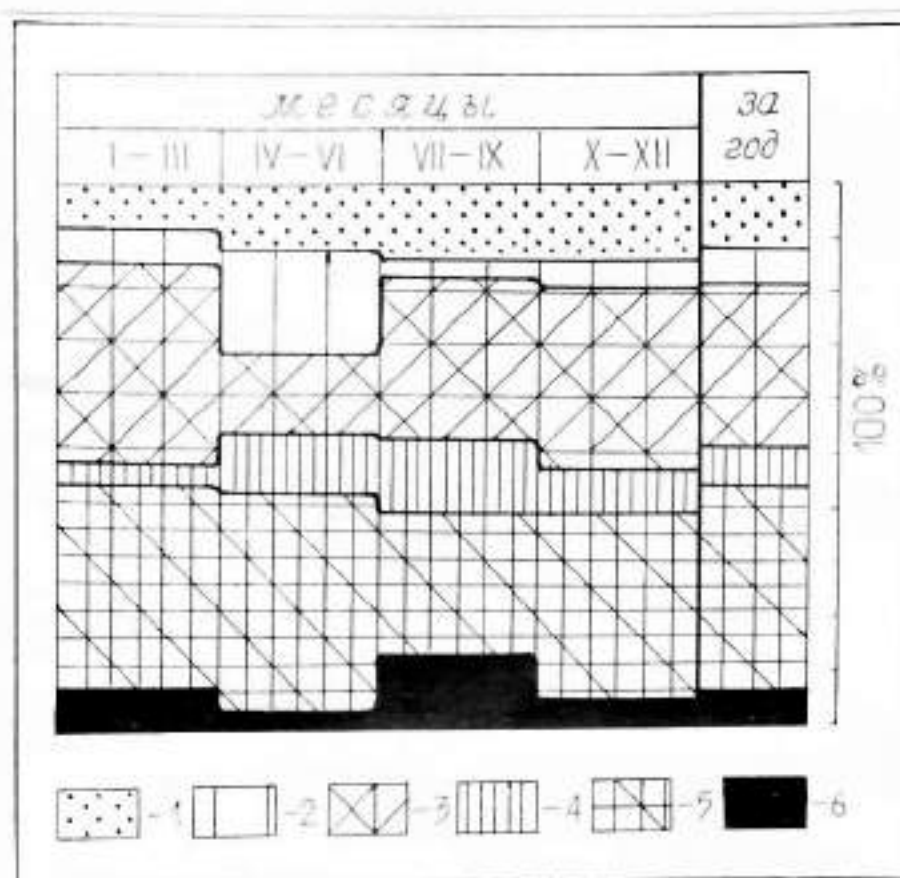


Рис. 26. Встречаемость (в %) группировок зубров различного типа по сезонам года:  
 1 - одиночки, 2 - семьи, 3 - неточные компании, 4 - компании самцов, 5 - смешанные стада, 6 - окопления

В период выкармливания молоком, телята привязаны к матери прежде всего, как к кормилице. Однако других членов семьи удерживает личная привязанность к матери. Таким образом, семья объединяется не только на основе материнской активности, но и за счёт личной социальной привязанности животных. Последняя снижается по мере полового созревания молодняка. Молодые самцы в 3-4 года оставляет семью с тем, чтобы организовать свои небольшие компании или примкнуть к уже имеющимся непрочным объединениям взрослых самцов. Отёл зубров протекает в апреле-июне, на этот же период приходится наибольший процент встреч семей. В следующие месяцы семьи поглощаются брачными объединениями зубров. Почти невозможно встретить отдельную семью (1-5% встреч) до весны следующего года.

3. Гораздо чаще, чем одиночные семьи, в природе встречаются объединения нескольких семей (рис. 27). Нередко в их состав входят 1-2 старые самки, не обязательно состоящие в родстве с кем-либо из членов объединения. Изредка (6% случаев) помимо самок, группа включает и взрослых самцов, не проявляющих вне периода яра полового поведения и наименее прочно связанных с остальными животными. Агрегация самок с потомством может быть названа маточной компанией (Бескин, 1976). Все члены находятся в более выгодном положении, чем отдельная семья и в смысле переживания неблагоприятных условий и в отношении формирования поведения молодёжи. Маточные компании находятся на высшем для зубров уровне социальных отношений. Животные отлично знакомы и многие привязаны друг к другу. Существует даже согласованность при бегстве и нападении (ИУ, 1974 г. - нападение на лошадь группы зубриц в бывшем Умпырском зубропарке, закончившееся гибелью атакованного животного). Попытки отлова новорождённых зубрят в 1977 г. отчасти оказались безуспешными потому, что стадо, пропустив впереди себя самок с малышами, при бегстве поминутно останавли-

Иерархия = доминант  
 субдоминант  
 равновесие



Рис. 27. Меточная компания горных зубров на разновесенном пастбище. 9 марта 1975 поляна Тёмная

валось и бросалось из стороны в сторону, а старый самец даже предпринимал попытки втащить бежавшую за зубрами овчарку. Такое наблюдается редко, ибо самцы обычно первыми обращаются в бегство при опасности и не всегда в том направлении, которое избрали самки с детёнышами. Если маточная компания состоит из одних стельных зубриц без потомства предыдущих лет, то они перед отёлом могут и не уединяться друг от друга. Так, 17.V.1977 г. мы встретили 6 молодых зубриц у серного источника на Умпырке в последней стадии беременности. Через неделю там заметили уже 5 самок и 6 малышей. Наблюдая за ними несколько дней, мы обратили внимание, что все новорождённые регулярно получали молоко, хотя различить зубрят и определить кто из них чей детёныш и кто "лишний" не удалось. Кстати, нам не приходилось встречать многократно описанных в литературе о зубрах табунков молодняка, опекаемых "няньками" из числа старых самок. Эти образования видимо свойственны зубрам в питомниках и на ранних этапах натурализации. Маточные компании на С.-З. Кавказе свои территории не охраняют, но довольно консервативны в отношении местобитаний, хотя считать их оседлыми нельзя. Вообще, вывод об оседлости диких зубров (Корочкина, 1958; и др.) справедлив только для Бело-векской пуши. Кавказский подвид в основной своей массе широко кочевал (Виноградов, 1870). При совместном выпасе горных зубров имеют место иерархические столкновения, целью которых является поддержание индивидуальной дистанции. В отличие от бизонов, у которых агрессивное поведение наблюдается в 27 случаях из 100 (McNugh, 1958), у восстановленных животных (вне периода гона) одна иерархическая стычка приходится на 6 случаев пассивного избегания. В семье и в маточной компании соседи больше допускаются в пределы индивидуальной дистанции, чем в иных группах горных зубров. Этот признак, а также хорошо выраженное лидерство одного животного - вожака, выде-

ляют семью и её разновидность – маточную компанию из прочих объединений животных. По типу упорядочивания взаимоотношений в группах, маточные компании близки к закрытым объединениям. Это значит, что зубры в них могут путём парных контактов устанавливать иерархию друг друга. Для этого требуется близкое знакомство членов группировки. С ростом размеров компании, уменьшается возможность личных контактов между компаньонами и привязанность их друг к другу. Число контактов находится по формуле Л.М. Баскина (1976) и составляет: для семьи – I-6, для маточной компании – 6-132, для смешанного стада – 156-1190, для скопления – 1190-14280.

Стельные самки покидают весной материнские группы и образуют новые скопления. С одной стороны, причина этого в репродуктивном поведении беременных самок, с другой – в ослаблении контактов между животными. К тому же стельные и имеющие сеголеток зубрицы менее подвижны, чем остальная масса. Немалую роль в разобщении животных играет дистанция, т.е. расстояние, на котором зубры предпочитают видеть один одного при осуществлении той или иной активности (табл. 12).

Дистанция между зубрами в маточных компаниях  
при пастьбе и отдыхе (в м)

Таблица 12

Активность	Дистанция		
	индивидуальная	стадная	видовая
пастьба	4,5 ± 2,5	60 ± 20	200
отдых	5 ± 2	40 ± 20	100 ± 40

Следует заметить, что индивидуальная дистанция в смешанных стадах и в скоплениях возрастает, а при отдыхе, если животные лежат врозь головами или на крутом склоне, уменьшается. Стадная и видовая дистанции уменьшаются в закрытых лесных биотопах и зимой.

Внутригрупповое использование территории и выделение вожака в компании зубриц можно проиллюстрировать следующим типичным примером (рис. 28). Описываемые события имели место ранним утром 22 апреля 1978 г. на перешейке между Иняжеской и Кабаньей балками, но пример этот показателен для всех подобных объединений зубров на С.-З. Кавказе. В качестве конкретной ситуации выбраны 3 поведенческих состояния группы животных - комфортное (отдых), пищевое (пастбище) и активно-оборонительное (бегство). Зубрам не свойственно частое тревожное осматривание. Они убеждаются в безопасности почти исключительно следя за реакцией соседей. Медленное изменение окружающей обстановки не подкрепленное тревожным запахом, почти не вызывает испуга животных. В данном случае, человек постепенно приблизился к крайней самке и резко взмахнул руками. Заметившие опасность зубрицы (1,2,3) первым делом шаркнулись ближе к соседям. Лежавший головой в противоположную от них сторону самец (4) немедленно вскочил и повернулся на шум. Вслед за ним стандартные ориентировочные реакции проявили зубрицы, лежавшие ниже основной массы. Одна из них (8) подбежала к группе, другая (9) наоборот сделала рывок от своих компаньонов. Последнее может быть обусловлено, как высокой самостоятельностью, свойственной данному животному, так и безотчетным стремлением скрыться в том направлении, откуда группа пришла. Известно, что при испуге зубры часто склонны убегать туда, где некоторое время назад спокойно обитали (Филатов, 1912). Зубрица №9 выделялась своими размерами и независимостью. Час назад она шла впереди группы и остальные животные предпочитали уступать ей дорогу. Очевидно, высокое иерархическое положение этой самки признавалось в компании, но порядок подчинения ей в момент, предшествовавший панике, не проявлялся, т.к. предметом конкуренции - кормом и пастбищным пространством все были обеспечены в избытке. Из рисунка видно, как распространял-



Рис. 28. Индивидуальные дистанции, направления осматривания при пастбые и отдыхе, а также направления ориентирования и бегства при тревоге членов маточной компании горных зубров:

1 - направления осматривания стоящих и 2 - лежащих животных, 3 - ориентировочная реакция и направление осматривания испуганных зубров, 4 - спокойный ход группы до тревоги, 5 - бегство отдельных особей и 6 - основной массы зубров

ся процесс возбуждения в стаде. Испуг двух животных (вслед за внезапным появлением, человек сразу затаялся в высокой траве) передался только 3-4 соседям. Не видя более опасности, но чувствуя её близость, зубры обнаружили главную реакцию пассивно-оборонительной активности - ориентации на вожака. Им оказалась старая самка (6), которая в отличие от доминанты (9) не проявляла такой нетерпимости по отношению к компаньонам и при переходе на данное пастбище замыкала колонну. Руководство её членами объединения проявилось при опасности когда она, как наиболее опытное животное стала предводительствовать, задавать направление бегства и останавливаться для ориентации, выступая в роли разведчика. Во время спокойной пастбы и отдыха вожак мало выделялась из общей массы зубров, потому что с ней соразмеряли свой ритм и направление пастбы соседние животные.

4. Выше был представлен наиболее показательный пример внутригрупповой упорядоченности отношений между животными маточной компании. Иначе выглядят социальные отношения в объединениях самцов. Как правило, последние включают 5-6 зубров различного возраста - от 3-4 до 15-20 лет. В редких случаях самцовые группы могут объединять до 10 особей. Происходит это непосредственно перед гоним и во время яра, когда молодые и слабые самцы образуют непрочные группы быков. Такая компания из 10 самцов ежегодно возникает на Луганском перевале, где держится вблизи бречного скопления. Постоянная группа из 4 зубров отмечена в 1985 г. на хребте Магиво и на Мастакане, из пяти - на Алоусе и Бамбаке. Очень показательны объединения быков в зимний период. Обладая большей силой и массой тела, нежели самки, они избирают местом своих зимовок выгравные и выдувные участки крутых альпийских пастбищ. Находясь в группе, самцы получают такие преимущества агрегации, как взаимная сигнализация и взаимопомощь при глубокоснежье. Вместе с тем, в компаниях быков нет терпимости и проч-



ной привязанности особей друг к другу. Дистанции, особенно индивидуальная, больше таковых у самок в 1,5-2 раза. Иерархические стычки между равными по размеру молодыми самцами иногда наблюдаются осенью по нескольку раз в день. Наряду с демонстративными выпадами, случаются и схватки лоб в лоб, тогда как у зубриц они оканчиваются, в худшем случае, боковыми ударами рогов. В компаниях быков мало выражена ориентация на вожака. Более пугливые, чем самки, они при сильном испуге разбегаются в разные стороны, нисколько не соотнося свои действия с остальными членами группы.

Таким образом, объединения самцов характеризуются низкой взаимосвязанностью составляющих их животных. Для компаний быков обычны явления распада или новообразования в течение короткого времени. Личная привязанность удерживает в группе 2-3 особи, остальные же зубры примкнули к ним на короткий срок, иногда до первого случая тревоги или иерархического поединка.

5. Обитание в близко расположенных районах нескольких семей и маточных компаний, а также использование ими одних и тех же миграционных путей ведёт к формированию смешанных стад или парцеллярных групп (Наумов, 1967), держащихся на одном участке (рис. 29). Такие стада - сложные объединения, основанные на знакомстве входящих в их состав животных. В отличие от привязанности, знакомство не означает, что все зубры в стаде испытывают потребность совместного обитания. Стадо представляет собой конгломерат нескольких компаний и отдельных животных с не всегда синхронизированным ритмом активности. Разнобой в действиях стада вносят как имеющиеся в компаниях доминанты и вожаки, так и зубры более низких рангов, примкнувшие недавно и поэтому способные в большей мере к независимым действиям. Стадо даёт входящим в него животным многие преимущества адаптивного свойства. Так например, на зимовках это и защита молодняка от хищников,



Рис. 29. Часть смешанного стада зубров.  
1 мая 1966 г., пол. Сулимино

и обучение телят на примере взрослых, и взаимная сигнализация, и пассивная тебенёжка и т.д. Вместе с тем, отсутствие привязанности к большинству своих соседей способствует увеличению индивидуальной дистанции и рассредоточению зубров. Крупные стада быстрее срезают растительность в одном месте. По этой причине они подвижнее отдельных компаний и семей.

Наряду со слабой взаимосвязью поведения животных в смешанном стаде и разницей в их уровне активности, препятствием к длительному объединению многих зубров служит наличие нескольких вожаков. Если в условиях половой или пищевой активности члены стада испытывают просто потребность в групповом образе жизни, сохраняя пространственную близость при отдыхе и единое направление движения во время дневных переходов, то оборонительная активность требует от них более высокого уровня внутренней организации. В испуганном стаде поведение зубров оказывается значительно менее определённым, чем в небольшой группе - долго происходит выявление вожака, животные мечутся из стороны в сторону (или по кругу), к ним удаётся подойти гораздо ближе, чем обычно. Неорганизованное поведение может продолжаться до 4, 5 минут после тревоги. Зубры, особенно потенциальные вожаки и самки с молодняком перебегают от одной группы к другой, замирают, тревожно осматриваются. Когда процессом возбуждения будут охвачены все особи, они последуют за вожаком своей компании, или если направление движения вожаков совпадает - плотной массой за группой лидеров. Бегущее смешанное стадо реже делает остановки для выяснения опасности. Как и в случае компаний самок, разведчиками являются вожаки, которые выходят из остановившегося стада навстречу преследователю, вплоть до сенсорного контакта с ним. 1-2 раза стронутые с места после испуга, зубры в стаде долгое время держатся очень чутко и при малейшей тревоге, уже не пытаются разглядеть опасность.

устремляются прочь. Наряду с оборонительным поведением, разбивка стада на мелкие группы происходит при пастьбе. Общеизвестно избегание зубрами пастбищ со следами недавнего пребывания там других копытных. Стремясь вслед за вожаком своей группы опередить остальных спутников, с тем чтобы захватить нетронутые участки выпасов, компании разбредаются из стада за пределы видовой дистанции.

Иначе ведут себя бизоны, социальная структура которых носит "клановый" характер (McHugh, 1958). В больших группах этих животных встречаются подгруппы из быков, яловых бизонков, самок с молодым, годовалых и двухлетних телят. Связь между всеми особями в группе бизонов намного сильнее, чем в аналогичных образованиях зубров. В противовес последним, бизоны при опасности всеми силами стремятся сохранить размер своего сложноструктурированного стада.

6. Объединения горных зубров, построенные как и смешанные стада по принципу знакомства входящих в них компаний и территориальной (хотя бы временно) общности последних, являются скоплениями. Такие образования были свойственны диким зубрам и в Беловежской пуше (Врублевский, 1927) и на Кавказе (Динник, 1910). В скоплениях животные используют соседство чтобы вовремя узнать об опасности, о том где больше корма, но свободны в выборе активности и направления движения. Крупные объединения зубров на зимовках — пример наиболее рыхлых скоплений. Они подчинены закономерностям, не зависящим от индивидуальности каждого члена скопления и распадается по прошествии короткого времени, с прекращением действия объединяющего фактора. Более показательны, как элементы этологической структуры, брачные скопления зубров. Встречаются подобные агрегации начиная с середины июля, т.е. с того времени, когда большинство зубров в своём движении вслед за снежной линией достигает высших ландшафтных зон. Постоянные встречи компаний, одиночек и стад в одних местобитаниях приво-

дят к их независимому объединению. Скопления очень недолговечны и подвижны по причине сложности управления таким разнородным сборищем. С появлением в отдельных стадах самок в состоянии течки, к ним присоединяются взрослые самцы. Последние ведут себя агрессивно и вносят разлад во взаимоотношения членов объединения. Общее скопление постоянно испытывает беспокойство вследствие междоусобицы "холостых" самцов и вызванного их агрессией испуга. В продолжение нескольких дней скопление неоднократно изменяется количественно, а также по составу входящих в него групп и распадается на мелкие структуры.

По нашему мнению, будет большой натяжкой считать бизонью кровь (!) нынешних горных зубров причиной создания ими скоплений (Калу-гин, 1968). Слишком бесспорно построение последних на основе не индивидуальных, а пространственных отношений животных. Естественно, агрегация сама по себе даёт известные преимущества в период размножения и на зимовках, но не эти преимущества — причина объединения зубров, а скорее наоборот. Нельзя ожидать от далёких потомков зубро-бизонов, что помещённые отнюдь не в условия прерий, они обнаружат признаки поведения, свойственные их гипотетическим американским предкам. Общеизвестен факт наследования не признаков, а лишь узких норм его реакции на среду обитания, оставшихся неизменными малое число поколений (Харнд, 1975).

Таким образом, социальная активность, плюс чисто пространственные закономерности сезонного размещения — вот основная причина образования горными зубрами брачных скоплений. Достаточно пренебречь одну типичную оборонительную реакцию, приведшую к распаду скопления, чтобы убедиться в непреднамеренности его образования (рис. 30). От момента испуга зубров до бегства на безопасную дистанцию прошло около 3-х минут. Скопление, насчитывавшее 44 головы, распалось на 3

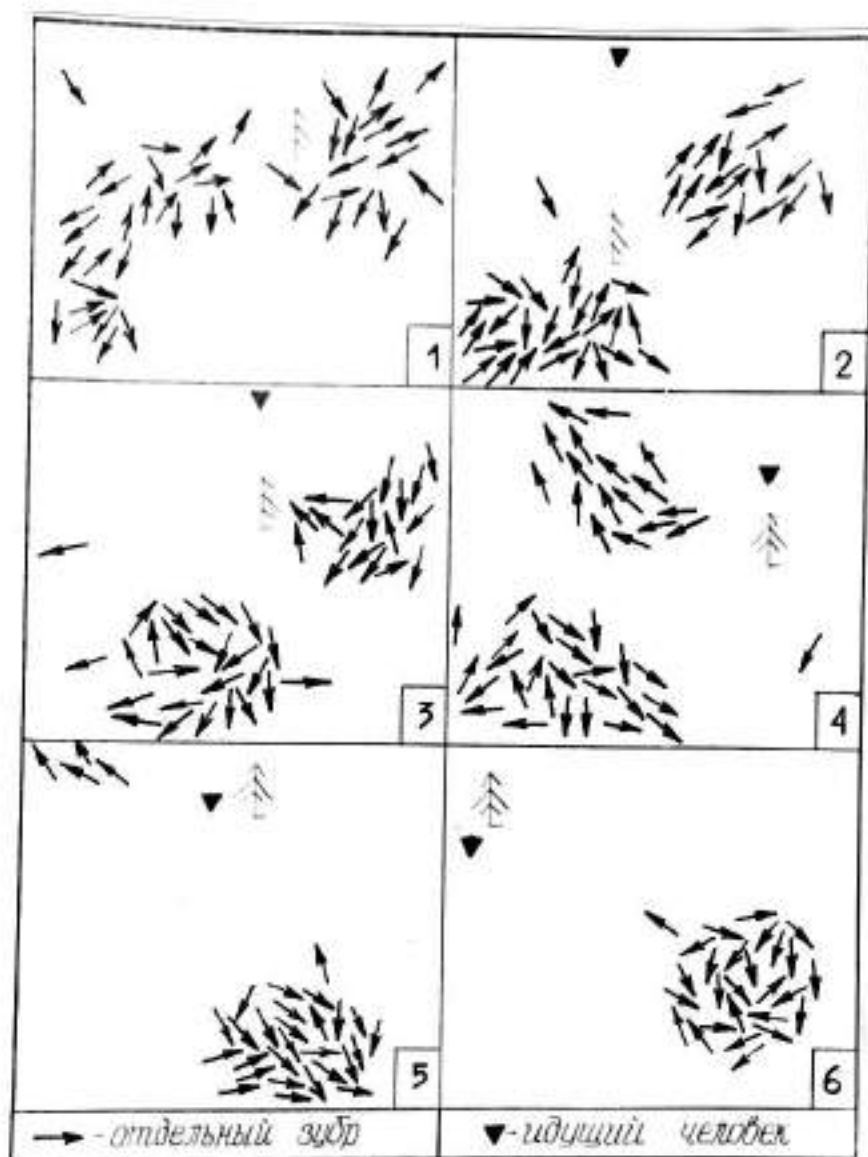


Рис. 30. Кинограмма поведения брачного скопления зубров при тревоге (1 - 6 - последовательные этапы расположения особей в группе через 0,5 мин.)

группы. Направление их бегства на 2/3 совпало с направлением опасности (лудей). Хорошо заметны этапы сбора в плотную массу, движения на месте, выявления вожака и следования за ним. Показательна разбивка скопления на исходные структуры сразу после осознания животными опасности. Самцы (в левом верхнем углу и крайний справа) покинули объединение раньше других и один из них спелся безоглядным бегством, другой впоследствии присоединился к чужому стаду. Всё вышесказанное, по-видимому, не оставляет сомнений для признания брачных и зимовочных скоплений зубров сезонными образованиями социально активных животных.

Как следствие трений между зубрами, стремящимися в силу социального влечения находиться рядом с себе подобными, возникает внутригрупповая иерархия. В устойчивых малочисленных группах, где возможны частые личные контакты всех компаньонов, активная иерархия наблюдается сравнительно редко. Животные таких объединений помнят результаты предыдущих стычек. Разница в иерархическом ранге зубров в стадах и скоплениях чаще всего скрыта другими проявлениями взаимоотношений — соблюдением дистанции или личной привязанностью. Нам почти не приходилось наблюдать агрессивных реакций между зубрами старших возрастов. Как правило, они не пытаются оспаривать иерархические позиции животных примерно одного с ними возраста и веса. Доминирование в этой возрастной категории проявляется редкой демонстрацией второстепенных элементов агрессивности. Из числа наиболее распространённых ритуальных форм установления иерархии следует отметить 3: поворот головы в сторону субдоминанта с одновременным прекращением пастбы или жвачки; то же, сопровождающееся отставлением хвоста и медленным угрозавшим опусканием головы; резкий поворот всем корпусом в сторону соперника с наклоном головы и покачиванием рогами. Взрослые самки в отношениях с равными себе партнёрами редко

идут дальше первых двух форм демонстрации угрозы. Животные видимо хорошо разбираются в статусе друг друга. Бывает ситуации, когда из двух совершенно одинаковых самок одна проявляет подчинение безо всякой видимой наблюдателю причины, или, что ещё удивительнее, они поочередно проявляют подчинение вплоть до перемены места лёжки. Не исключено, что между животными могут существовать равноправные отношения (Баскин, 1976). Отдельные зубры подчиняются словно бы по привычке, не делая никаких попыток сопротивления подчас более молодому и слабому сопернику. ✓  
как у

О характере взаимоотношений в объединениях зубров на различных ступенях организации можно судить на следующем распространённом примере. Две компании самок выпасались зимой в течение нескольких дней на полянах бывшего Умпырского зубропарка (рис. 31). Верхние ступени иерархии в своих компаниях занимали 2 примерно одинаковые внешне самки. Одна из них (2) отличалась выраженной нетерпимостью по отношению к компаньонам, которые предпочитали держаться от неё на почтительном расстоянии. В пределы индивидуальной дистанции указанной зубрицы изредка допускался только молодой самец (8), из чего мы делаем заключение об их родстве. Животные этой группы мало соразмеряли ритм своей активности с доминантой. Она не задавала направления движения при пастыбе и переходах. Довольно независимо вели себя и молодые самцы. Ритм активности 2-х из них (6 и 7) был всё же частично сопряжён с ритмом старой зубрицы № 5. Но при тревоге члены данной компании обнаруживали ориентацию на доминанту, которая при испуге животных выполняла функции вожака.

Иначе вели себя зубры в другой группе. Они подчинялись лидирующей самке (1) безо всякого принуждения с её стороны. По царитскому в этой компании согласию можно было предположить, что она является разросшейся семьёй. Однако это маловероятно, т.к. зубрица № 4 очень



ранг	1	2	3	4	5	6	7	8
<b>МАТЮЧНАЯ КОМПАНИЯ № 1</b>	1 ♂ <sub>10</sub> +	4 ♀ <sub>8</sub> +	5 ♂ <sub>5</sub>	11 ♀ <sub>1</sub> + 9 ♂ <sub>1</sub>				
<b>МАТЮЧНАЯ КОМПАНИЯ № 2</b>	2 ♀ <sub>10</sub> +	3 ♀ <sub>15</sub> + 8 ♂ <sub>3</sub>	8 ♂ <sub>3</sub>	6 ♂ <sub>2</sub> 7 ♂ <sub>2</sub>	10 ♀ <sub>1</sub> +			
<b>объединенная МАТЮЧНАЯ КОМПАНИЯ</b>	2 ♀ <sub>10</sub> + 1 ♀ <sub>10</sub> +	1 ♀ <sub>10</sub> + 3 ♀ <sub>15</sub> +	3 ♀ <sub>15</sub> + 8 ♂ <sub>3</sub>	4 ♀ <sub>8</sub> + 8 ♂ <sub>3</sub>	8 ♂ <sub>3</sub> ↔ 5 ♂ <sub>3</sub>		6 ♂ <sub>2</sub> 7 ♂ <sub>2</sub>	11 ♀ <sub>1</sub> + 10 ♀ <sub>1</sub> + 9 ♂ <sub>1</sub>

Рис. 31. Иерархия в матючных компаниях зубров до и после их объединения на зимнем пастбище.

Цифры у значке пола означают:  
верхняя - порядковый номер животного,  
нижняя - его возраст

мало уступала в возрасте доминанте. Последняя была инициатором объединения компаний. С первых часов в стаде установились довольно упорядоченные отношения и оно просуществовало с 21 февраля по 14 апреля 1976 г. Доминанты не проявляли друг к другу открытой враждебности, но зубрица № 1 стала более осторожной в выборе направления пастьбы. Она избегала приближаться к доминанте № 2, которая хотя и вела себя по-прежнему независимо, большую часть времени проводила на пределе стадной дистанции. Случаи демонстрации угрозы членами объединения, стоящими на средних ступеньках иерархической лестницы участились. Особую агрессивность друг к другу проявляли 3-х летние самцы, особенно в присутствии матерей (рис. 32). В целом же синхронизация ритмов активности в объединении <sup>в ср.</sup> <sub>счм</sub> улучшилась. Тон задавала зубрица № 1. По характеру отношений с другими членами группировки она не является абсолютным доминантом, поскольку уступает в агрессивности зубрице № 2. В то же время ей присущи качества, делающие её вожаком. В своей компании зубрица № 2 сочетала высший иерархический статус с ролью вожака, но в объединённой группировке, сохранив доминирующее положение, она вожаком является лишь потенциальным. Вообще, порядок подчинения у горных зубров часто меняется. К сходным выводам в отношении доминирования, лидерства и агрессии у чистокровных зубров пришла М.А. Дерягина (1972). Судя по наблюдениям <sup>иде</sup> Т. Мак-Хью (1958), порядок подчинения у бизонов принципиальной разницы с таковым у зубров не имеет, правда им присуща настоящая <sup>де</sup> <sub>де</sub> деспотия при конкуренции самцов за самку.

Пространственное деление зубров по их положению в иерархии заметно в периоды отдыха и кормёжки. Постоянно существующая среди членов группы разнородность (возрастная, половая) соответствует значительным отличиям их жизненного опыта. Доминанты выделяются независимым поведением и обычно держатся вне стада. Поэтому наравне с зубря-

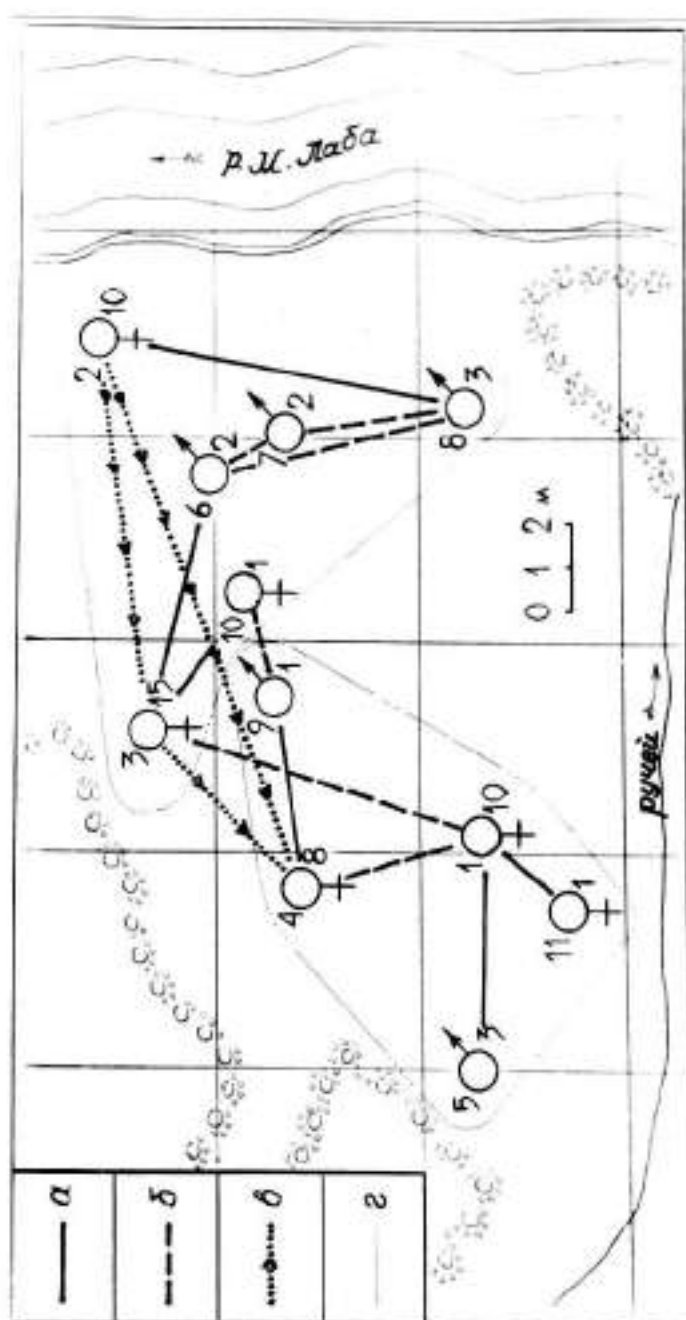


Рис. 32. Взаимоотношения в объединённой маточной компании и индивидуальные дистанции между отдыхающими зубрами на зимнем пастбище: а - кровное родство, б - личная привязанность, в - выраженное доминирование, г - границы компаний

тами часто первыми замечают опасность, но специальной роли по охране группы не несут. Доминанты способны на самостоятельные действия при опасности и в первые минуты могут не искать спасения в общей массе животных. При спокойном передвижении доминанты держатся впереди группы, но как правило, не руководят ею. Подлинный вожак — не обязательно доминант в полном смысле. Скорее его можно считать вожаком-лидером, в отличие от вожаков-руководителей у обезьян, лошадей и т.д. Обычно это опытная старая самка, по физическим данным и темпераменту уступающая многим зубрам из своего окружения. Вожаки, преимущественно старые и уступающие в скорости компаньонам, задав группе направление бегства, держатся позади всех. Сторожевых функций вожак не несёт, однако проводит разведку в неясной или угрожающей ситуации, а иногда и демонстрирует нападение. Последнее особенно характерно для бизонов и беловежских зубров, у которых доминантом зачастую является самец (Кулагин, 1919;

Возможность занятия высокого ранга у зубров во многом связана с индивидуальным уровнем агрессивности (Дерягина, 1972). Кроме генетически обусловленных особенностей центральной нервной системы, здесь имеют значение индивидуальный опыт, знакомство с территорией, физиологическое состояние и прочее. Формирование ранговой структуры у восстановленных животных способствует дифференциации особей по ряду функций и определяется исходной индивидуальной разнокачественностью составляющих группу животных. Поэтому в стадах и скоплениях где степень неоднородности зубров по ряду эколого-физиологических свойств особенно высока, выраженность признаков внутригрупповой несовместимости имеет наибольшие значения.

#### Суточная активность и пищевое поведение

Зубры потребляют малокалорийную клетчатковую пищу. Для поддержания энергетического обмена на должном уровне эти животные должны

съесть большое количество корма. Поэтому характер питания у них почти всецело определяет поведение. Поскольку условия питания различны в течение года, необходимо рассматривать активность зубров по сезонам.

Как известно, копытные имеют полифазный характер суточной деятельности (Баскин, 1976). Она является важным элементом их приспособления к комплексу условий обитания. Ритм активности различных особей в популяции восстановленных зубров не одинаков. Наиболее частый он у самок непосредственно после отёла. По мере роста зубрёнка и ослабления материнского поведения, корова тратит на него меньше времени (рис. 33). Ритм самки и телёнка особенно сопряжён в период лактации. В это время самки наиболее деятельны, а по старым данным и агрессивны. Между прочим, за время вольного обитания агрессивность кормящих зубриц по отношению к человеку резко упала. Известно, что самки казавских зубров своих детёнышей не защищали (Филатов, 1912), в отличие, скажем, от бизонов (Антипове, 1965), у которых в этом принимают участие даже самцы (Ишан, 1970).

У взрослых зубров число фаз активности, связанной с добыванием корма, в среднем, равняется 3-5 в сутки (рис. 34). Время пастбы, водопоя и дневных переходов, т.е. время пастбищной активности зубров летом достигает 18 часов и лежит между 3 и 21 часом, а зимой снижается до 13 часов и находится между 5 и 19 часами. Время покоя также разнится зимой и летом. Продолжительность межпастбищного покоя в снежный период достигает 15 часов, в тёплое же время года он на 7-10 часов меньше. Едва ли не половину летней пищевой активности занимает пастбищный покой. Зимой он составляет лишь шестую часть пастбищного времени. Исключением являются очень многоснежные зимы, когда, экономя энергию, животные подолгу укрываются в густых пихтар-

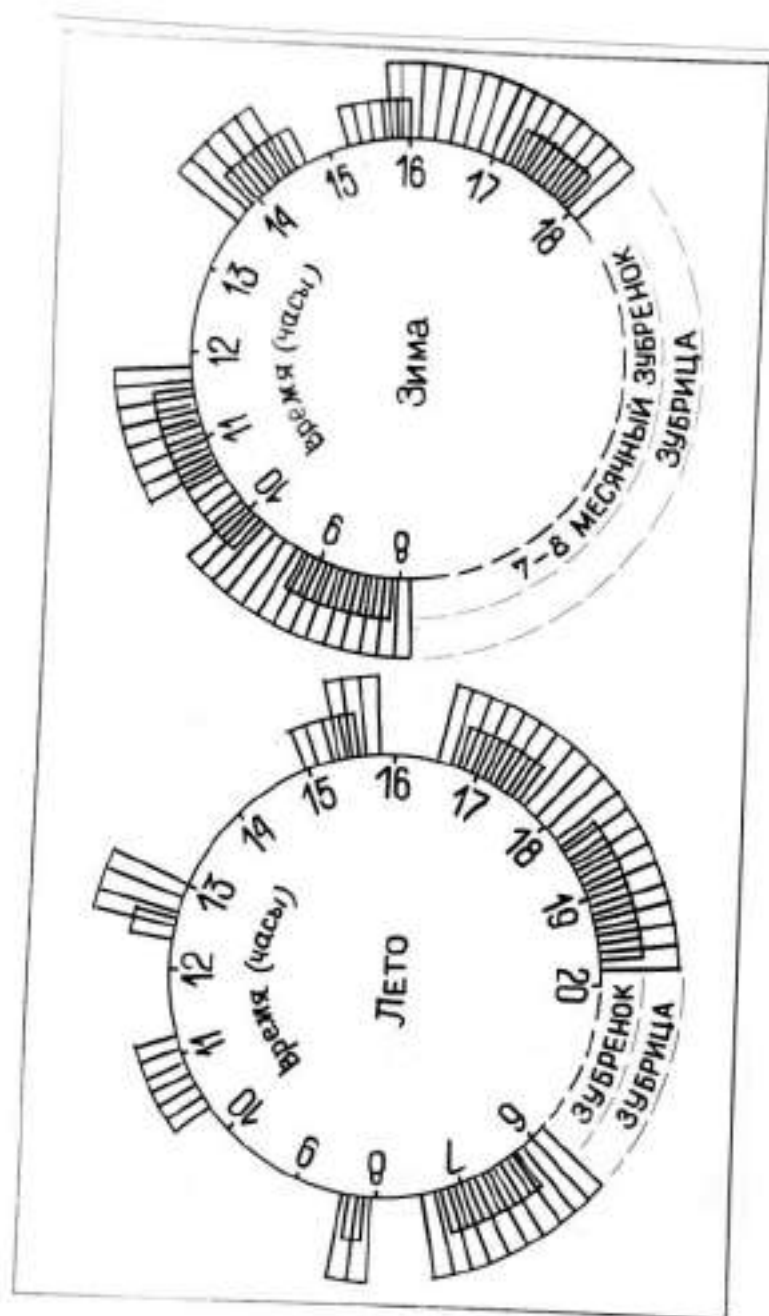


Рис. 33. Ритм активности зубрицы и зубрёнка в светлое время суток летом (телёнку 2 месяца) и зимой

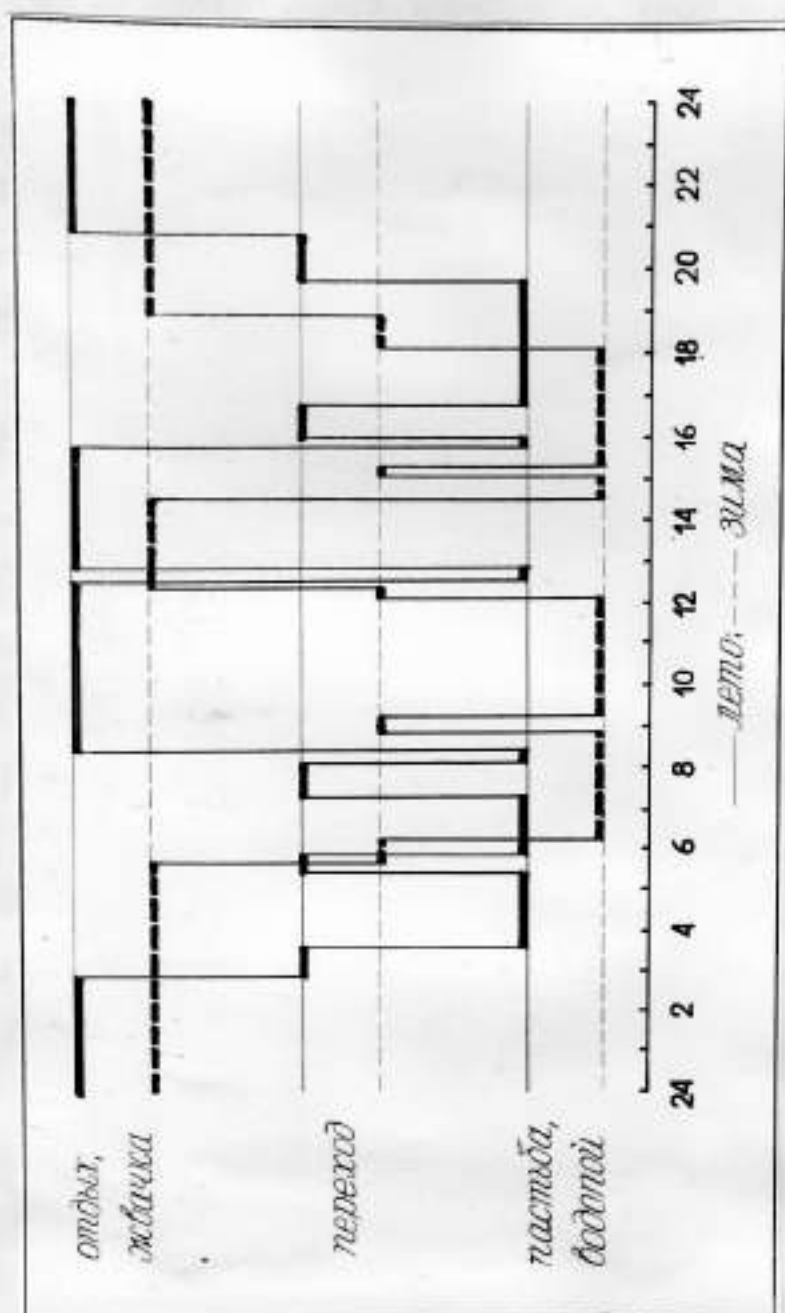


Рис. 34. Суточная активность семьи зубров  
летом и зимой

никах на лёжках. Кроме того, мороз и короткий световой день вынуждают зубров кормиться более интенсивно, полнее использовать ресурсы стаций. Движения животных сводятся к минимуму. Они съедают весь доступный с одного места корм, затем медленно переступают передними ногами и лишь спустя некоторое время - задними. На величину потребляемой зубром пищи, при её изобилии, влияет температура воздуха, темперамент животного, его возраст, физиологическое состояние и конечно, доступность и качество корма. В среднем, взрослое животное поедает от 30 до 45 кг растительной пищи в сутки, что на 10-15 кг меньше, по сравнению с крупным рогатым скотом (Калугин, 1968). В отличие от последнего зубры, как и другие дикие жвачные, не имеют постоянного ритма движения челюстей. Нам приходилось наблюдать у них частоту жевательных движений от 42 до 60 в минуту, а также различную скорость и продолжительность пастьбы: от 40 мин. (самец в период яра) до 9 часов (самка с телёнком зимой). Хотя интенсивность кормления зубров летом почти в 2 раза ниже, чем весной и зимой, в среднем они пасутся около 5 часов.

*за раз за сутки в среднем, когда год?*

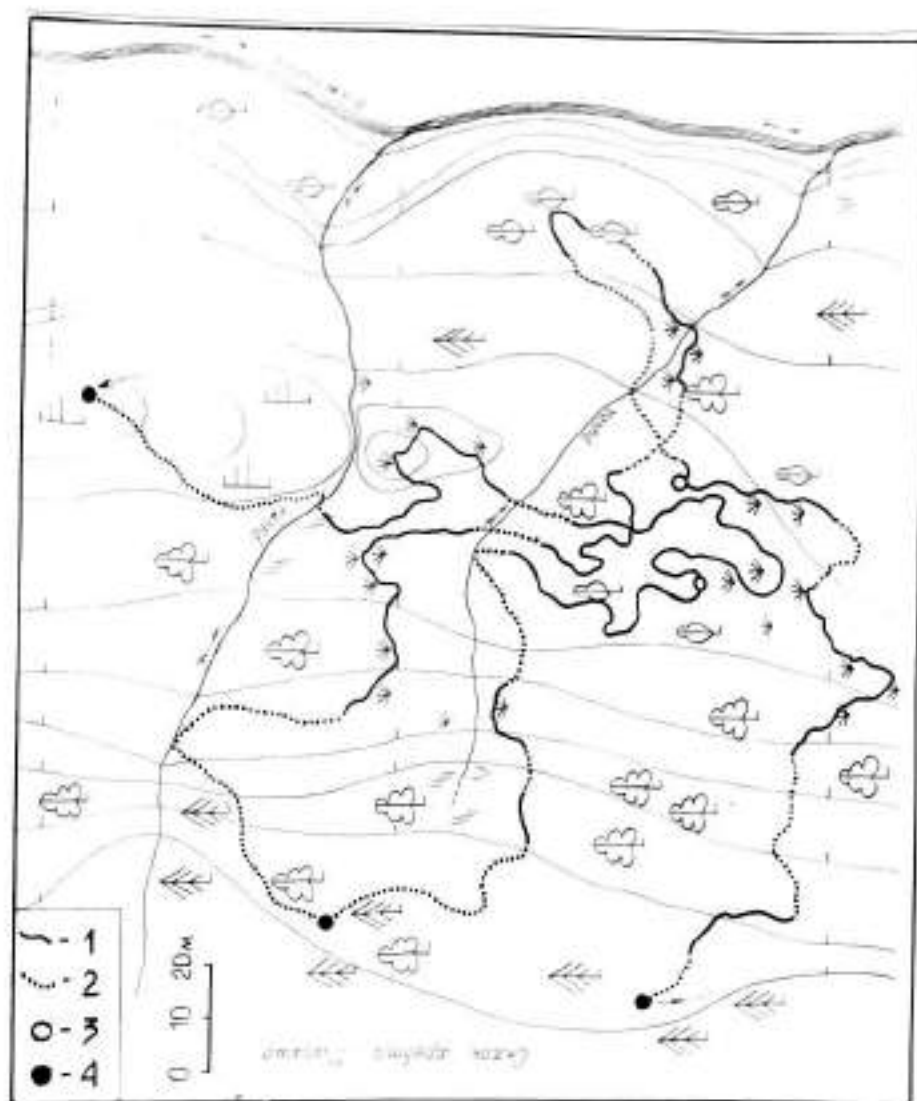
Манера пастьбы зубров - постоянное чередование поедания корма с переходами, видимо, обеспечивает равномерное отчуждение фитомассы. Поскольку каждое животное стремится первым достичь нетронутого участка выпаса, зубры съедают понемногу и растения успевают оправиться, прежде чем будут использованы вновь. Вообще, пастьба зубров представляет интересный тип взаимодействия животных на основе индивидуальных привычек кормёжки. В любом достаточно многочисленном стаде можно выделить 3 группы. Одни звери пасутся, шаг за шагом продвигаясь вперёд. Эти особи предпочитают находиться на определённом удалении от соседей. Другие пасутся подолгу на одном месте, а потом делают большой переход. Такие зубры обычно кормятся



в компании и терпимо относятся к соседям. Наконец, третья группа — это животные, медленно выбирающие корм вокруг себя, равнодушные к присутствию соседей. Они находятся сзади стада. Аналогичные врождённые особенности кормления присущи не только зубрам, бизонам, якам, но и другим стадным травоядным (Каверзнев, 1933; Гаскин, 1976).

Суточный ход горных зубров при глубокоснежье зачастую сводится к 150–300 м, а скорость пастбы к 10–30 см в минуту (рис. 35). Животные не делают лишнего шага и стараются кормиться на одном месте. Это иногда приводит к значительному повреждению древостоя. Так семья зубров, кормившаяся двое суток на участке злаково-го осинника размером 0,02 га при глубине снега в 120 см, ошипела побеги почти с каждого куста и дерева, более чем на 70% осин в той или иной мере обглодала кору. Если передвижение по снегу связано с большими трудностями, животные меняют места пастбы весьма неохотно. Вместе с тем, нам приходилось наблюдать ночные переходы зубров через перевалы и гребни хребтов, когда наст более прочен, чем днём. Доля жировочного хода возрастает по мере ухудшения доступности и кормности пастбищ. Однако на протяжении зимы она неизменно высока у компаний самцов. Показательны в этом отношении результаты тропления группы взрослых быков (рис. 36, Б). Ночные лёжки самцов были постоянны в течение нескольких недель и располагались в густом сосняке у границы леса. До мест пастбы на выдувах животным требовалось пройти менее километра. Поэтому 90% времени бодрствования или 7–8 часов, самцы посвящали пастбе. Благодаря хорошим пастбищам, зубры могли позволить себе дневной отдых в течение трёх с половиной часов.

Иначе вёл себя в тот же день и в аналогичных условиях снежности молодой самец (рис. 36, А). Его неподтаявшие ночные лёжки в



**Рис. 35. Схема двухсуточного хода семьи зубров в условиях глубокого снега:**  
**1 - пастбище, 2 - переход, 3 - дневная лёжка, 4 - ночная лёжка**

берёзовом криволесье, лежащие в 300 м одна от другой, говорят о том, что зубр ночью мёрз. Неудачный выбор места лёжек и длительные поиски кормных участков свидетельствуют о неопытности молодого самца. Избегание им компании быков, возможно, обусловлено некоторой защитой своего участка последними. Зубр утром вынужден был пересечь несколько глубоких надувов снега и только через 2 км приступил к пастьбе. Энергетические траты организма в межпастбищный период оказались столь значительными, что животное до темноты непрерывно поглощало старник (ветошь) злаков в верховьях Азиатской балки. Передвигаясь с низкой скоростью, зубр преодолел за 13 часов всего 2000 м, буквально состригая под корень сухие злаки. Малая протяжённость жировочного хода данного самца компенсировалась высокой степенью использования им пастбищных ресурсов.

Аналогичный по своим показателям характер суточной активности был прослежен нами и для группы самок с молодняком. Тропление маточной компании проходило на следующий день после тропления хода самцов и осуществлялось на том же хребте и при сходных погодных условиях. Суточный ход обнаруживает знание зубрицами удобных зимних пастбищ в своём районе (рис. 36, В). Они выбирали участки, более защищённые от ветра и имеющие меньшую крутизну, что помогало стельным самкам и зубрятам сберечь силы. В то же время, ограниченность и быстрая истощаемость зимних кормов побуждали зубриц увеличивать переходы и время добывания пищи. Зимой маточные компании остаются деятельными дольше, чем группы быков, проходят в полтора и более раз больший путь для удовлетворения потребности в корме. Есть основания считать, что в зимних условиях суточный ритм активности объединений самцов обеспечивает им меньшие энергетические траты при добывании пищи, чем неоднородным по полу и возрасту группировкам зубров (табл. 13). В пользу этого свидетельствует от-

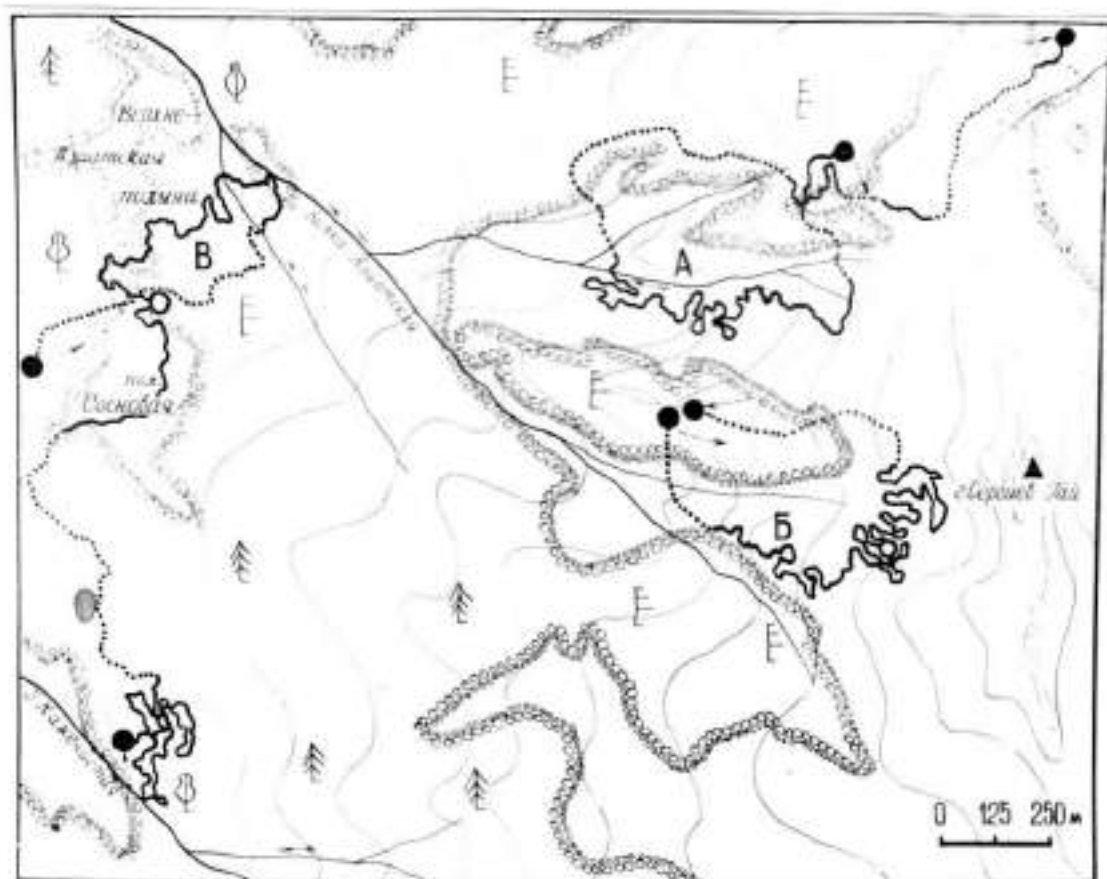


Рис. 36. Схема суточного хода различных групп зубров в период малоснежья (см. условные обозначения на стр. 153):

А - ход самца одиночки, Б - ход компании самцов, В - ход меточной компании

## Суточная деятельность различных групп и одиночек горных зубров

Таблица 13

Показатели активности и следы деятельности зубров		Самец одиноч.	Семья	Маточная компания			Компан. самцов	Смешан. стадо	Брачное скопл.
				16/П	7/УІ	21/ІХ			
Дата тропления		15/П	18/ХП	16/П	7/УІ	21/ІХ	15/П	20/УП	4/УІІІ
суточный ход (м)	до лёжки	3600	250	2900	1900	3150	1700	3400	7000
	после лёжки		170	1800	2100	1400	1650	3870	4200
в том числе жировочный	до лёжки	2000	150	2100	1200	1700	1200	1970	1600
	после лёжки		90	1250	1200	1400	1270	2430	2100
количество лёжек	дневных	0	1	1	2	1	1	2	2
	ночных	2	1	1	1	1	1	2	3
время пастбищной активности (мин.)		790	720	690	1030	840	620	1140	1180
время пастбищного покоя		0	100	80	540	210	90	730	770
среднесуточная скорость (м/мин.)		4,1	0,7	7,2	8,2	8,6	7,2	17,1	51,1

ношение жировочного хода к суточному, которое у одиночки равно 1:1,8, у маточной компании - 1:1,6, а у группы самцов - 1:1,3.

На поведение зубров зимой факторы внешней среды влияют не одинаково. Сильный мороз и ветер по отдельности почти не способны изменить их активность. Холоду животные успешно противостоят благодаря хорошей теплоизоляции шерсти и высокой теплоинерции тела, а теплоотдачу компенсируют повышенным термообразованием за счёт быстрых, но непродолжительных пробежек, кроме того, использует микроклиматические условия различных местобитания. Зато взаимодействие ветра и температуры может заметно сказаться на поведении горных зубров. Так, поздней осенью 1975 г. при суровости погоды, равной 37 баллам (9 м/сек.;  $-19^{\circ}\text{C}$ ), группа зубров в долине р. Цахвоа предпочла пастись 3-х дневный отстой под защитой леса. Выпавший вслед за этим полутораметровым слоем снег в скором времени повлёк за собой массовую гибель ослабленных животных. Роль снежного покрова в распределении и в активности зубров очень велика. При высоте до 26 см, что соответствует длине кисти стоящего животного, снег мало затрудняет передвижение зверя. Снежный покров, достигающий зубру до груди (60-75 см), представляет серьёзную преграду при движении и делает почти невозможным кормление подснежной растительностью, хотя бизоны могут добывать корм из снега, глубиной до 120 см (McHugh, 1958). При высоте, превышающей расстояние от земли до плеча взрослого животного (110-120 см), по рыхлому снегу с большим трудом могут перемещаться только крупные самцы и самки. В этих условиях важное адаптивное значение имеет сокращение подвижности зубров. На протяжении зимы роль снега, как фактора, ограничивающего двигательную активность животных меняется. Это связано с сезонной динамикой структуры и высоты покрова, а также изменением весовой нагрузки зубра на след по мере исхудания. Показатель труд-

ности перемещения по снегу (Бромлей, 1960) зубра, весящего 600 кг в среднем равен 9,2, т.е. горные зубры уступают в этом отношении лосям (п.т.п.=4,9), но превосходят кавказского оленя (п.т.п.=10,1), а также степного бизона (п.т.п.=13,6).

В сезоны с мало выраженным прессом внешних условий, активность зубров приобретает почти круглосуточный характер. Благодаря обилию корма животные насыщаются за 2-3 часа и подолгу отдыхают. Расчёт частота дневных лёжек, пастбищный покой занимает половину и более времени бодрствования. Доля жировочного хода снижается до 33-60%. В регуляции суточного поведения повышается роль абиотических факторов. Протяжённость и конфигурация хода в бесснежное время определяют не только запасы пищи и размещение пастбищ, но и солонцы, водоёмы, "микrokлиматические убежища". Переходы к водоёмам, солонцам и на обдуваемые ветром склоны могут занимать до 3-4 часов или 12-20% суточного хода. В период лёта кровососущих насекомых, активность зубров смещается на тёмное время суток. Большую часть дня они лежат на продуваемых или затенённых возвышенных местах, уткнув морду в траву. Иногда удаётся издали обнаружить зубров по траве, качающейся под ударами хвоста и по характерному типично зубровому фырканью. Одиночные животные и самки с малышами, как правило, ложатся головой к своему следу, под ветер. Манера выбирать лёжку больше полагаясь на слух, характерна именно для зубров. Бизоны же предпочитают возвышенности с хорошим обзором (Антипова, 1965). В отличие от лосей (Борискин, 1976), зубры перед лёжкой не делают петель, чтобы запутать свои следы. Благодаря большой индивидуальной изменчивости поведения зубров, их можно встретить на протяжении всех суток. Всё же, наиболее выражены пики активности в раннеутренние и вечерние часы. Иногда одиночки, а также члены брачных скоплений, "выбитые из колеи" агрессивным поведением сам-

цов, пасутся около часа ночью.

Осенью суточный зубровый ход по своей протяжённости приближается к зимнему. Ещё нет снега, затрудняющего движение, но перемещения животных уже сокращаются. Прямолинейность и рациональность хода способствуют уменьшению энергетических трат в условиях сокращения площади пастбищ (рис. 37). Животные со среднесуточной скоростью, превышающей летнюю и зимнюю, проходят малокоринные районы. Затем подолгу, иногда пренебрегая дневным отдыхом, пасутся во фруктарниках и ожинниках.

В период яра переходы зубровых групп имеют своеобразный характер ввиду резкого нарушения режима у половозрелых быков. Крупные и неустойчивые по составу скопления животных отличаются высокой двигательной активностью. Нередки многокилометровые переходы, длящиеся по 18-20 часов (рис. 38). Зубры движутся в пределах небольшого, из года в год постоянного района. Среднесуточная скорость хода достигает 51,1 м/мин. Животные брачных скоплений затрачивают на пастьбу от 4 до 29% времени пастбищной активности.

Суточная жизнь смешанных стад мало отличается от описанной выше. Длина суточного хода также определяется не только потребностью животных в пище и отдыхе, но и подчинена специфике протекания половых процессов у самцов и самок. В брачных объединениях вообще нет строгой подчинённости одному ритму деятельности. Наряду с отдыхающими особями, многие животные пасутся, либо бродят поблизости. Однако в смешанных стадах пастбищная активность менее подавлена, чем в скоплениях, да и распад на мелкие группы происходит реже. Для двух данных агрегаций характерны множественные лёжки, как днём, так и ночью (рис. 39). Объяснением этому может быть различие в интенсивности поедания корма отдельными животными, в их физиологическом состоянии и поведении. Типичная картина отражена



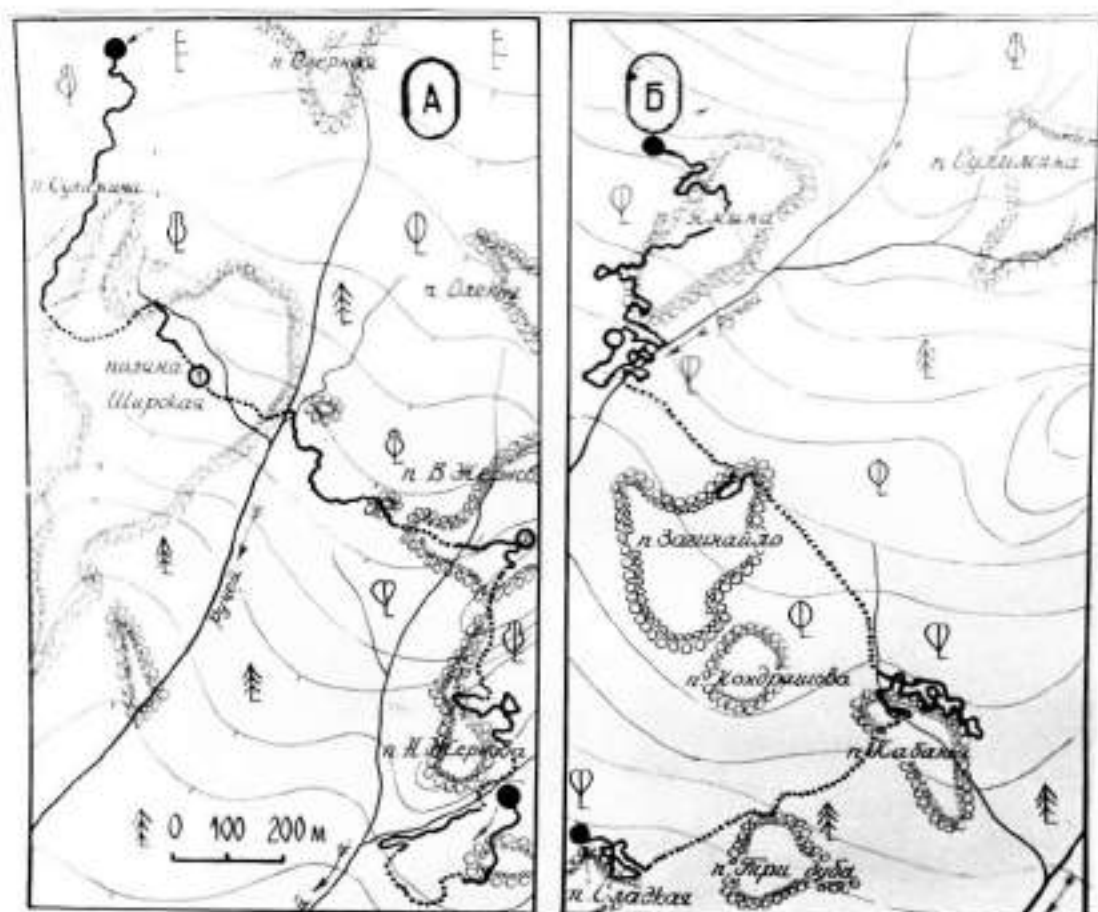


Рис. 37. Схема суточного хода маточной  
компания зубров

(см. условные обозначения на стр. 153):

А - в период вегетации травянистой растительности,

Б - во время опадения плодов в диких бруктарниках

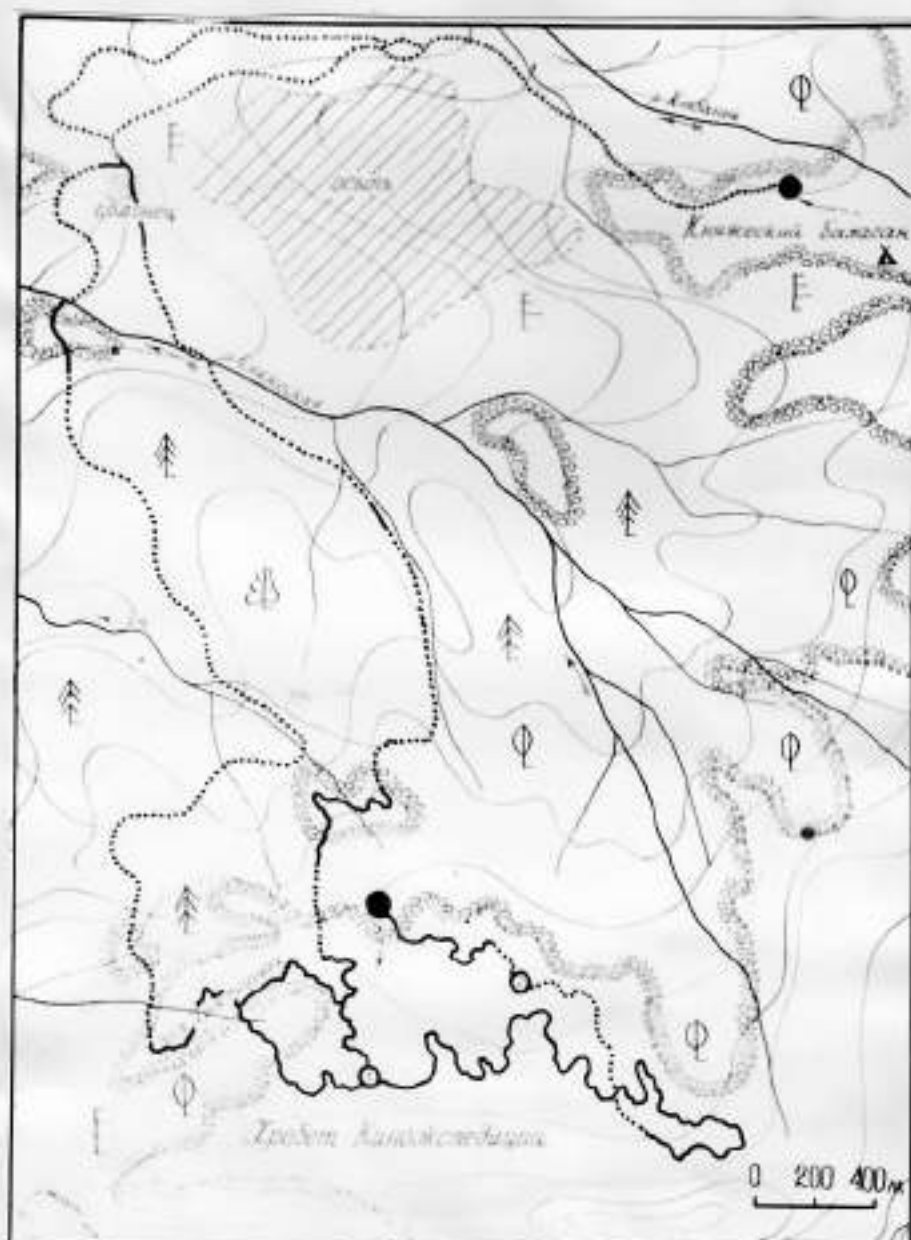


Рис. 38. Схема суточного хода брачного скопления зубров  
(см. условные обозначения на стр. 153)

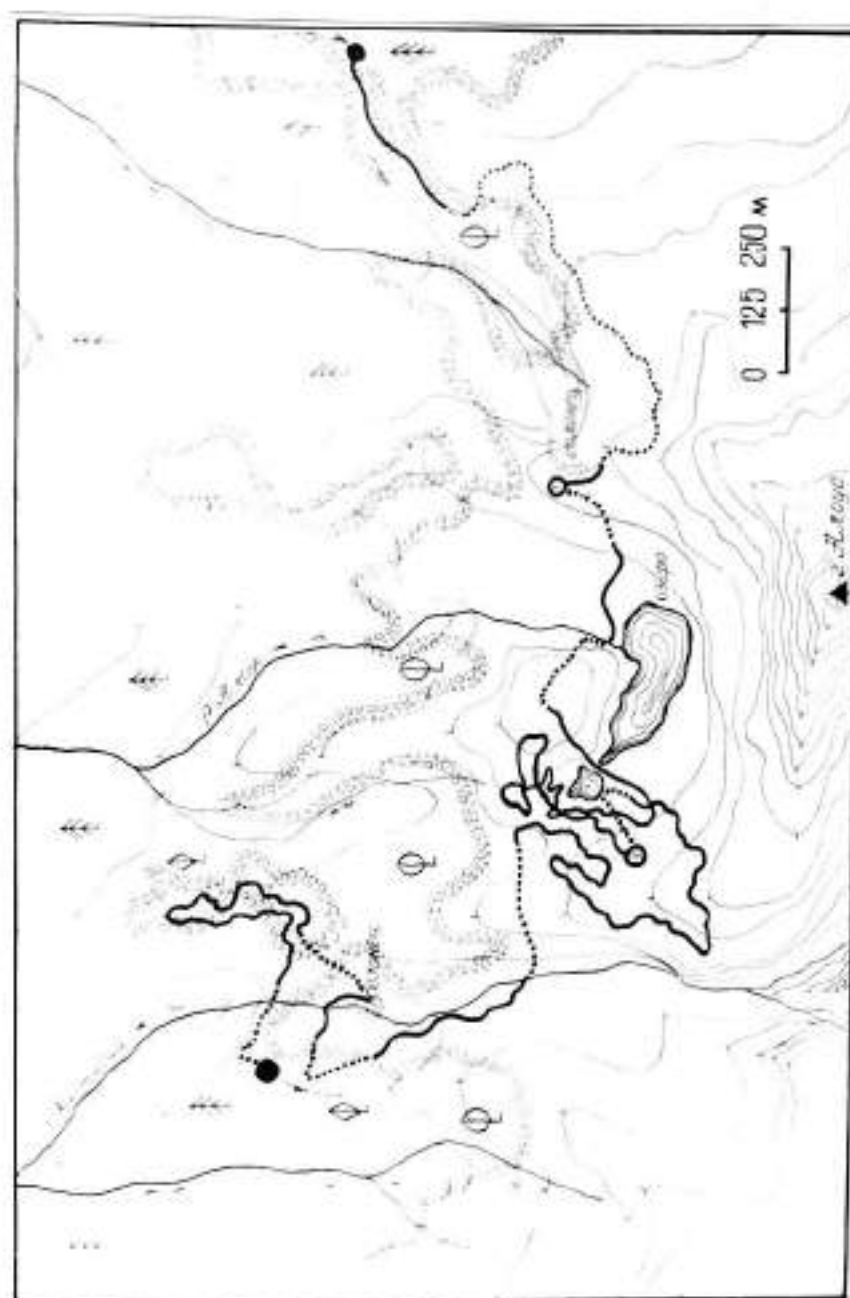


Рис. 39. Схема суточного хода смешанного стада зубров в период гоне (см. условные обозначения на стр. 153)

на рисунке 40, где показаны следы четырнадцатичасового пребывания 40 зубров на Порт-Артурских полянах. В период с 15<sup>20</sup> до 5<sup>35</sup> скопление держалось на площади 213,3 га. На схему нанесены 49 достаточно обособленных лёжек, принадлежащих одному, редко двум животным, 16 сломленных возбуждёнными быками деревьев показывают, что молодые самцы располагались преимущественно на периферии стада. 4 десятка крупных животных оставили убедительные доказательства своего многочасового пребывания. В отдельных местах растительность полян использована на 15-20%. Однако воздействие зубров на пастбище этим надолго и ограничилось, т.к. с рассветом скопление откочевало на соседний хребет.

При разработке методики учёта зубров в период яра нами была чисто умозрительно определена площадь каждого учётного участка, в среднем, по 1500 га. Для того, чтобы выяснить несколько верно выборочные показатели отражает фактическую численность зубров в районах концентрации, проанализировано распределение в некоторых из них брачных группировок. Наиболее длительные наблюдения проведены на хр. Большой Бамбак. Это место по своим условиям и числу обитающих там зубров является ключевым для всех районов их брачной агрегации. Так, анализ результатов многолетних учётов показал, что существует тесная зависимость между численностью зубров здесь и их общим количеством на остальных 5 учётных участках Кавказского заповедника. Коэффициент корреляции этих величин достигает 0,76, а регрессия численности восстановленных животных на всех участках ( $y$ ) по их численности на П. Бамбаке ( $x$ ) выражается уравнением:

$$y = 2,2x + 362.$$

Аналогичную изображённой на рисунке 41 картину распределения плотности зубров в местах яра можно наблюдать и в других районах С.-З. Кавказа. Везде в границах учётных участков удаётся выделить

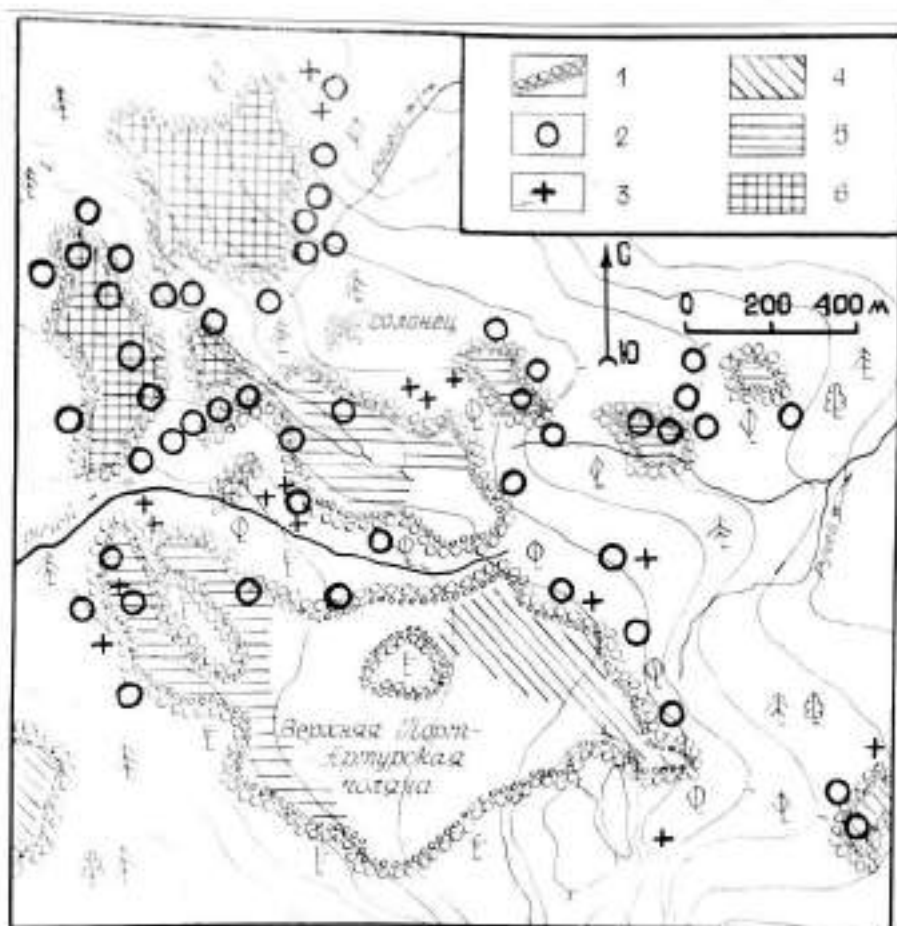


Рис. 40. Следы пребывания скопления зубров в районе брачной концентрации:

1 - граница леса, 2 - лёжка зубра, 3 - дерево, повреждённое ярившимся зубром. Степень использования зубрами травостоя на полянах: 4 - очень слабая, 5 - средняя, 6 - слабая

площади, порядка 100-500 га, на которых, по крайней мере, 1-2 дня концентрируются почти все зубры (не менее 75%) данного района, участвующие в размножении. Брачные объединения слабо привязаны к определённым местам пастбы. Однако по причине сходства пространственных отношений, из-за стремления зубров находиться рядом с себе подобными и вследствие полового влечения в период яра, участки обитания отдельных групп и одиночек перекрываются. Место трансгрессии многих индивидуальных участков представляет собой сердцевинную зону района брачной концентрации зубров и, как правило, постоянно из года в год. Время пребывания в нём животных определяется их числом и высотой местности над уровнем моря. Гон начинается раньше и проходит быстрее на высокогорных участках. Если позволяют погодные условия, провести учёт зубров в сердцевинной зоне, путём подсчёта животных в периодически возникающих скоплениях, не составляет большого труда.

Подводя итоги исследования ритмов активности горных зубров, следует отметить, что влияние пищевого фактора на их суточное поведение летом проявляется с меньшей силой, нежели зимой. Нам не удалось также заметить сколько-нибудь выраженного влияния летних температур, ветра, влажности и света на суточную активность данных животных. Полуденный зной не мешает пастись отдельным зубрам в высокой траве. Хотя дневные дожди с ветром и могут сдвинуть их активность на несколько часов, серьёзной инверсии или сбоя ритма летом не наблюдалось.

#### Половое и оборонительное поведение

Важным результатом действия этологических механизмов репродукции горных зубров является ограничение рождаемости, вследствие исключения из сферы размножения молодых и "некачественных" живот-

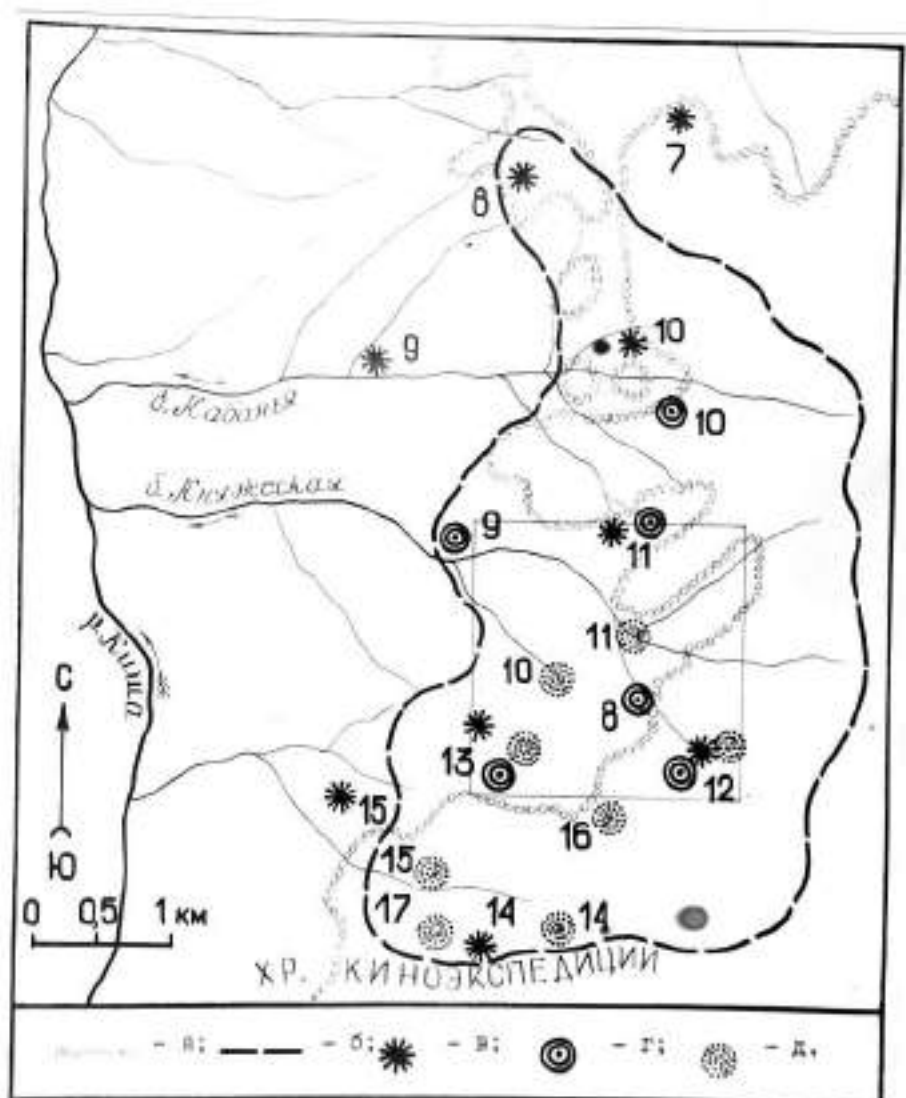


Рис. 41. Схема ночных и дневных лёжек бречных группировок зубров на учётном участке № 5 в августе 1979 г.:

а - граница леса, б - граница учётного участка, лёжки  
 в - первой, г - второй и д - третьей группировок.  
 Цифра рядом с лёжкой указывает дату днёжки или ночёжки

ных, а также передаче последующему поколению лучших генетических качеств за счёт предоставления преимуществ самцам в расцвете сил. Эти "высококачественные" быки могут добиться успеха и оставить потомство, поскольку они способны удержать от посягательства соперников большее число самок. У нынешних диких зубров С.-З. Кавказа, в отличие от бизонов (Lott, 1974) и беловежских зубров Польши (Jasgrewski, 1958), доминирующие самцы имеют возможность добиться жизненного успеха, не изолируя себя и самку от менее успешных конкурентов. Ситуации, описанные в зоопарках и питомниках (Дерягина, 1972), когда один самец-лидер третирует всех остальных быков и решительно отстраняет их силой от участия в размножении, сейчас также нетипичны для свободноживущего сообщества горных зубров с их естественной половозрастной структурой. Как показывают наблюдения, самки теперь имеют большую, чем раньше считалось для зубров, свободу в выборе кавалеров. Однако из этого не следует, что роль лидера в регуляции жизни брачной группировки, в частности, сексуальных отношений между членами объединения, сведена до минимума. Самцы, примкнувшие к стаду самок, некоторые из которых пришли в охоту, как правило, до этого выпасались поблизости один от другого и имели немало возможностей для выяснения иерархического статуса друг друга. Кстати, компании самцов первыми весной достигают мест, где в будущем будет временно дислоцироваться брачное скопление. Поэтому объединение зубров в период гона может насчитывать несколько быков старше 6-7 лет. В зависимости от размера скопления и числа самок в течке, в нём встречается до 30 самцов от 4-х лет и более. Такая картина, например, наблюдалась 10-12 августа 1981 г. на хр. Киноэкспедиции в скоплении из 97 зубров. Примкнувшие к стадам самцы занимают своё место в скоплении в зависимости от иерархического ранга. Наиболее мощные быки, а сле-



довательно и наиболее ценные с точки зрения процветания и продолжения рода особи, занимают центральные участки. Они находятся как бы под охраной менее ценных "холостых" самцов, которые оказывают своего рода буфером между ядром скопления и окружающим пространством (см. рис. 40). Быки-доминанты и, прежде всего, их лидер, являются фокусом сексуальной активности взрослых самок. Самцы, занимающие высшие ступени социального доминирования, избегают нарушать пределы индивидуальной дистанции друг друга и контролируют деятельность прочих особей. Как правило, молодые самцы от 2 до 4 лет из скопления не изгоняются, что раньше считалось само собой разумеющимся, но их сексуальные порывы пресекаются. Происходит так называемая психологическая "кастрация" субдоминантов. Быки-доминанты следуют каждый за своей самкой, находящейся в эструсе или проэструсе в пределах скопления, оказывая встречным самцам внимание, соответствующее их рангу и проявляя различные признаки полового поведения в зависимости от степени готовности самки к спариванию. Копуляции обычно предшествует стояние самца и самки рядом, головами к хвосту друг друга, тогда как у бизонов бывает наоборот - головами в одном направлении (Egerton, 1964). Иерархические поединки между самцами в центральной части объединения зубров довольно редки и носят демонстративный характер. Нам приходилось наблюдать, как самка, до этого принимавшая ухаживания кавалера вплоть до приседания в позе мочеиспускания, без видимых наблюдателю причин лишала прежнего быка благосклонности и становилась предметом раздора между старым и новым партнёрами. Периферические "холостые" самцы почти постоянно нервозны, нетерпимы по отношению друг к другу и может быть поэтому первыми замечают опасность, грозящую всему скоплению.

Проиллюстрировать сказанное выше можно на примере брачной

группировки, ежегодно возникавшей на Нижней Порт-Артупской поляне в середине августа. В 1983 г. она включала в себя: 3-х самцов старше 8 лет, 5 самцов в возрасте 3-4 лет, 8 прошлогодков, 14 взрослых самок и 9 сеголеток. Ядро группировки располагалось в центре поляны, где образовалось своеобразное стойбище — участок голой земли диаметром свыше 20 м. С 14 по 19 августа на стойбище и в непосредственной близости к нему днём постоянно держались все половозрелые самцы, 6 самок, из них — в течке, 2 зубрицы с годовалыми телятами и 1 с сеголетком. Остальные животные проводили время в пастбище и отдыхе вокруг поляны. Обе самки, находящиеся в охоте, вместе со своими партнёрами располагались на расстоянии 10-15 м одна от другой. Все члены центральной группировки, исключая самцов, свободно перемещались по стойбищу и устраивали лёжки в любом месте, впрочем, не ближе 3-4 м к возбуждённым самкам. Последние отвечали на ухаживания своих кавалеров, совершая вместе с ними все элементарные реакции, описанные у зубров М.А. Дерягиной (1972). Один бык из числа крупных самцов, внешне не уступающий остальным двум в размерах, 3 раза за день пытался флемовать на расстоянии, но в конце концов покинул данный район ни с чем. Его попытки привлечь внимание самок пресекались одним и тем же быком, совершавшим для этого резкий поворот корпусом на месте с покачиванием головой и глухим рёвом. Молодые самцы почти непрерывно вяло бодались между собой, держась по краю стойбища и опасливо обходя крупных быков. Некоторые из них пробовали обнимать самок, не проявлявших признаков полового поведения, но получив удар рогом, оставляли свои намерения.

Наши наблюдения в других частях ареала за взаимоотношениями особей в брачных группировках дают основания утверждать, что приведённый выше пример репродуктивного поведения зубров, типичен

для всей популяции. Сопоставляя принципы организации сексуальных отношений горных зубров и других социально активных млекопитающих, наталкиваешься на удивительные аналогии, которые видимо является следствием конвергентного развития. Сходный характер организации брачных сообществ имеют морские слоны, человекообразные обезьяны и др. (Панов, 1970; Баскин, 1971). Такая структура брачных объединений — один из самых оптимальных вариантов для приспособительной эволюции (Дьюсбери, 1981). При этом наиболее ценным особям гарантируется наилучшая обстановка в ущерб животным, менее ценным для вида. Оценка "качества" отдельных особей возможна лишь в относительно несложной среде, застрахованной от слишком большого количества случайных факторов, т.е. в стабильном объединении, состоящем из обозримого числа особей. Это число должно быть не слишком мало — чтобы обеспечить необходимое генетическое разнообразие, но и не слишком велико — чтобы внутренние связи в группировке были достаточно прочными (Шмальгаузен, 1968). Изучая величину брачных объединений горных зубров в последние 10 лет мы обнаружили, что естественный отбор благоприятствует группировкам, насчитывающим 15-35 особей. Самцы-одиночки, составляющие в период гона около 10% населения, выполняют важную роль по переносу генетического материала между биохорологическими структурами. Они осуществляют миграцию генов и поддержание генетического единства всей популяции в целом.

Оборонительные реакции восстановленных горных зубров, произошедших от полудомашних равнинных животных, должны формироваться в результате накопления опыта и передачи его от поколения к поколению в виде традиций (Грант, 1980). Как и вообще всё поведение зубров, они являются временной проекцией адаптации данных животных к среде. Для изучения оборонительных реакций различных группиров-

ровок зубров, мы провели специальные эксперименты. Результаты некоторых из них показаны на рисунке 42. В качестве раздражителя был взят человек, спокойно идущий прямо к животным. Характерно, что в компаниях самок животные быстрее замечали опасность, но зато в объединениях самцов быстрее распространялась "волна возбуждения" и дольше сохранялось тревожное состояние, т.е. пугливость последних выше. Это тем более удивительно, что зубры в Кавказском заповеднике почти не видят зла от людей. Самки с молодняком, казалось бы, должны больше опасаться врагов, но как раз у них, испуг не ведёт к безоглядному бегству. Вожаки в маточных компаниях более трезво оценивают опасность, их действия носят более целесообразный характер и они стараются сразу увести группу за пределы аудиовизуального контакта с раздражителем. Если им это не удалось и преследователь стронет их с места 2-3 раза, самки начинают делать частые остановки, изредка даже пасть, подпускают человека вплотную, нередко вожак выходит навстречу человеку в угрожающей позе. Иное дело самцы. Пробежав после испуга несколько минут и остановившись, они ловят каждый шорох, некоторые вновь срываются с места без видимой причины. После этого, как бы опомнившись после испуга, самцы убегают на другое место более спокойно. Убедившись в том, что человек продолжает преследование, они преодолевают почти без остановок несколько километров. Как видим, комплекс оборонительных действий, его соматические и вегетативные компоненты у самок представляют более целесообразный интегративный процесс, нежели у самцов. В аппарате экцептора результатов действия первых, очевидно запрограммировано больше внешних, ключевых и остановочных раздражителей на основе генетического и индивидуального опыта обороны. Видимо поэтому вожаками у зубров бывает исключительно самки. Аборигенные кавказские зубры также убе-

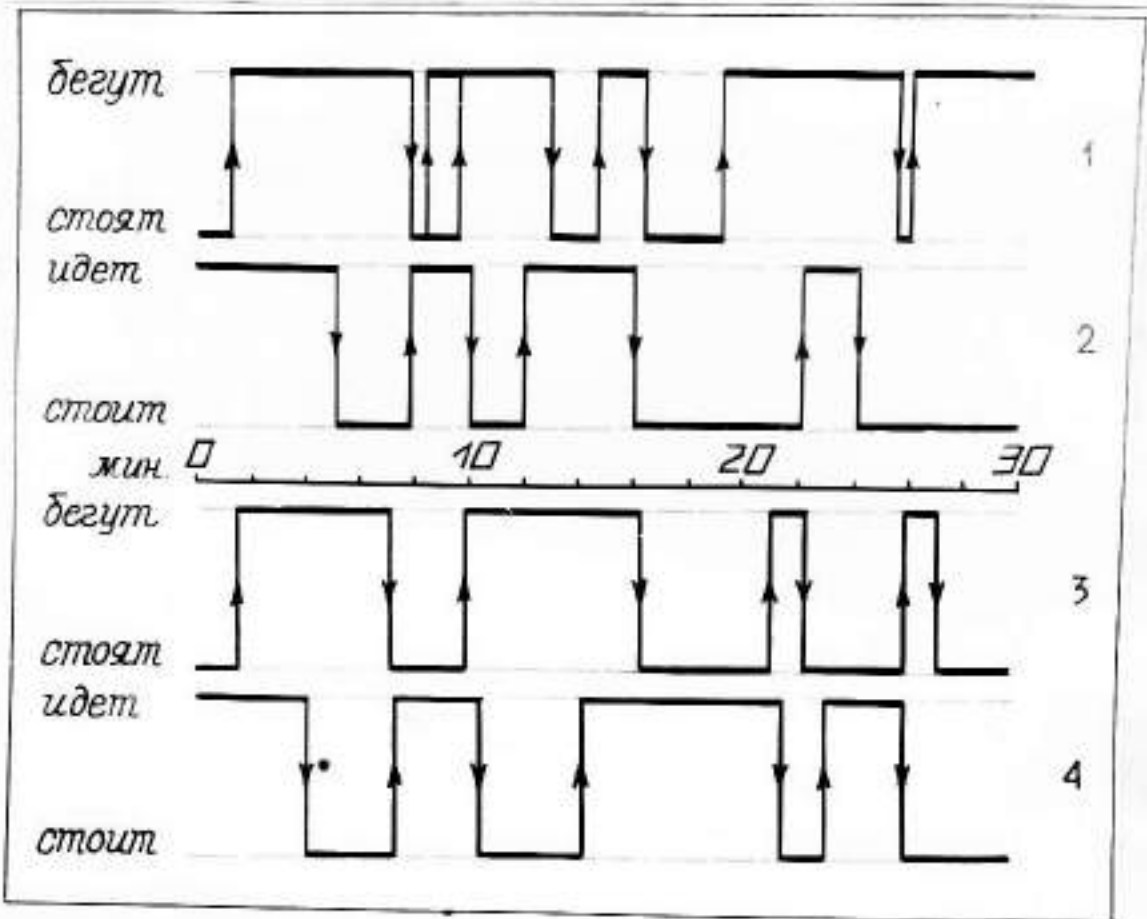


Рис. 42. Диаграммы взаимодействия компании семицов зубров (1) и человека (2), маточной компании (3) и человека (4) в зимнее время

гели вначале недалеко и некоторое время выжидали, не случайна ли тревога (Филатов, 1910; 1912). Как и их предшественники, современные горные зубры избрали следующую тактику взаимодействия с опасностью. После испуга, на так называемой стадии афферентного синтеза, они ориентируются на вожака. После принятия им решения к действию, животные удаляются от потревожившего их объекта на расстояние слышимости и замирают. О том, что величина этого расстояния определяется пределами слышимости, а не видимости, говорят многочисленные наблюдения. Стоит человеку, потревожившему зубров и теперь невидимому им из-за деревьев, сделать несколько шагов даже в противоположном от животных направлении, как они срываются с места и убегают. И вместе с тем, стоящий на месте человек, даже размахивающий руками, не внушает им такого страха. Чтобы остаться в пределах досягаемости звуков и запаха, зубры редко бегут дальше 100-150 м. В отличие от них, дистанция бега бизонов достигает 300-450 м (Неск, 1968).

Нынешние горные зубры проявляют большое сходство с истребленными в выборе направления бегства от опасности (рис. 43). Так, в большинстве случаев (32%) они предпочитают убежать вниз по склону, а не наоборот (25% случаев), не на ветер (27%), а под ветер (49%) и т.д. Аналогично вели себя и аборигенные кавказские зубры (Динник, 1897; Башкиров, 1940). Напротив, степные бизоны всегда убегают на ветер, группы самцов у них намного менее пугливы, чем группы самок, а возбужденные животные стараются именно рассмотреть, а не почуять или услышать испугавший их объект (Fuller, 1960; Inman, 1970; Lott, 1974; et al. ). Это несомненные адаптации к обитанию в прериях (Meagher, 1973 ). Объяснить однозначно выбор зубрами направления бегства в горах почти невозможно. Видимо, они отдаст предпочтение спускам перед подъемами по причине своего

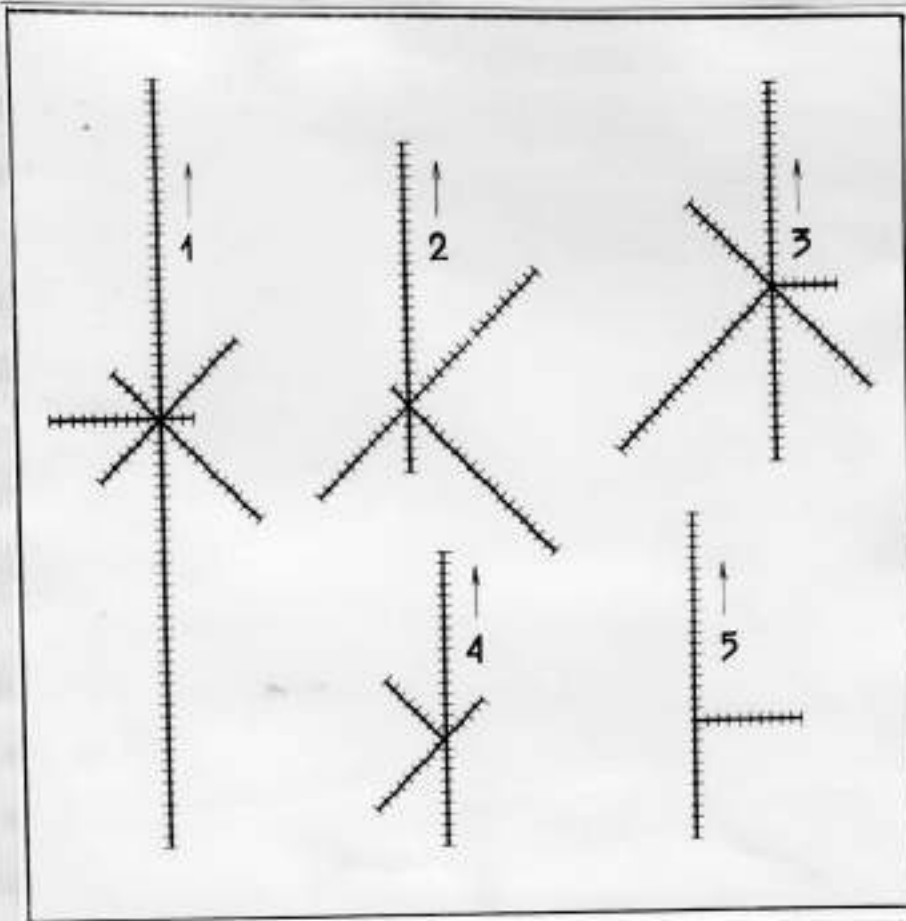


Рис. 43. Ориентировка бегства зубров от опасности (на векторах отложены результаты опытов):

- 1 - относительно рельефа (стрелка - направление подъема местности), 2 - относительно направления движения человека (стрелка - направление движения человека к зубрам), 3 - относительно направления движения до испуга (стрелка - направление движения до испуга), 4 - относительно движения соседней группы (стрелка - направление к соседям), 5 - относительно ветра (стрелка - направление ветра)

тяжёлого склада и в силу неспособности к быстрому продолжительному бегу. Может быть, здесь играет роль и нежелание зубров, обитающих у верхней границы леса, появляться на открытых субальпийских пространствах. Уход под ветер даёт им известные преимущества в лесу, где можно положиться на слух и обоняние. Стремление быстрее скрыться с глаз преследователя, поставить себя в более выгодные, чем он условия, выбрать маршрут в соответствии со степенью опасности, состоянием рельефа, направлением ветра и ин. др., проявляется разнообразными пассивными и активными оборонительными реакциями горных зубров. На различные стимулы их реакция не одинакова. Больше всего пугает зубров появление людей, но и по отношению к человеку оборонительное поведение проявляется по-разному. Оно ослабевает при частых встречах с людьми и в голодные многоснежные зимы. Л.М. Баскин (1976) считает зубров менее пугливыми и более агрессивными, чем бизоны. Однако наши наблюдения и данные Д.П. Филатова (1912) дают основания сомневаться в этом, конечно, применительно к горным зубрам. Хищники, во всяком случае, неоднократно наблюдавшиеся нами волки и медведи, не делали попыток напасть на зубров и при встрече не обращали последних в бегство. Вопреки распространённому мнению, зрение зубров если и уступает слуху, то способности человека в этом отношении явно превосходит, хотя им присуще не стереоскопическое, а панорамное зрение. Поэтому животные вынуждены время от времени вскидывать голову, чтобы рассмотреть близкие объекты. Этим достигается проецирование последних на дорзальные участки сетчатки (Андреев, 1979). Данные движения не означают реакции испуга, ибо на тревожные стимулы зубры реагируют больше полагаясь на слух и обоняние. Это адаптация к обитанию в густом лесу и высокотравье. Если зрительный образ человека не подкрепляется его запахом и звуком шагов, отдельные звери



приближаются к нему, стараясь уловить его запах. Некоторые авторы ошибочно трактуют это, как свидетельство любопытства или "глупости" зубров. В то же время, сходным образом ведут себя и другие копытные: лоси (Язан, Глушков, 1977), кавказские олени (Александров, 1968) и т.д.

По степени согласованности действий при осуществлении оборонительной активности, группировки зубров различаются. На первом месте стоят маточные компании, где члены объединения во всём полагаются на вожака и повторяют его действия. Одиночки и семьи лишены многих преимуществ группового образа жизни, они более пугливы и острее реагируют на тревожные стимулы. В компаниях самцов животные постоянно следят за поведением соседей, своевременно узнают об опасности, но спасаются зачастую каждый сам по себе. С ростом числа особей в группировках и зубров и бизонов слаженность действий при тревоге снижается (Shackleton, 1968). Р. Хайнд (1975) высказывает предположение, что при этом контроль оборонительной реакции нарушается из-за чрезвычайного роста активации, например, вследствие многочисленности и несогласованности сигнальных движений животных.

Результаты этологических исследований горных зубров дают основания полагать, что их современное поведение сформировалось в ходе достижения животными определённых целей, направленных на удовлетворение жизненно важных потребностей, связанных с сохранением их жизни или продлением рода. Эти потребности, в свою очередь, создают системные комплексы мотивационных возбуждений, программирующие конечный, удовлетворяющий данную мотивацию результат (Мальгезуэн, 1968). На основе различных мотивационных возбуждений "оживляется" генетический и приобретённый опыт зубров, что способствует достижению поведением конечного приспособительного эффекта.

## Глава У. ОХРАНА И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

Общее поголовье зубров в мире достигло к 1986 г. около 2900 голов (Русек, 1986). Сейчас, когда непосредственная угроза утраты этих животных ликвидирована, приобрела актуальность проблема обеспечения их пастбищным пространством, на очередь встали задачи снижения нагрузки зубров на угодья (Воговакі, 1967). Во многих регионах они уже вошли в противоречие с лесным и сельским хозяйством, а в ряде мест назрела необходимость в научно обоснованном хозяйственном освоении их населения (Язан, Немцев, 1985). Популяция зубров Северо-Западного Кавказа, как старейшая и самая крупная из ныне существующих, может послужить удобной моделью для отработки путей и методов оперативного вмешательства человека не только по реконструкции, но и по использованию этих крупнейших копытных фауны Европы.

### Предпосылки и факторы сохранения горных зубров

Современный горный зубр способен достичь значительной численности и сыграть определённую роль в балансе мясо-дичных ресурсов региона. Следовательно он, наряду с другими видами диких животных заслуживает внимания в плане поиска дополнительных направлений решения Продовольственной программы, выдвинутой XXVI съездом МСС. Вместе с тем, необходимость сохранения горного зубра определяется не только факторами экономической значимости (охота, основа для селекционных работ, рекреация и т.д.), но также научными и эстетическими целями. При нынешнем прогрессирующем ухудшении положения зубров во многих районах СССР (Животченко, 1983), восстановленный на С.-З. Кавказе зверь представляет собой отрядное исключение, как результат дальновидного планирования и успешного осуществления мероприятий по восполнению, казалось бы, необратимой

утраты, понесённой фауной страны. Горный зубр гораздо ценнее многих новых форм животных, возникших стихийно и ранее не встречавшихся в природе. Таких например, как широко распространённые теперь помеси домашних свиней с различными подвидами кабана, как гибридные формы благородных оленей, косуль, белок и проч. (Жирнов и др., 1976). В отличие от них он, помимо всего прочего, является замечательным памятником природы, как потомок и преемник исчезнувшего по вине человека животного. Горный зубр служит уникальным хранителем той части генофонда вида, которая была утрачена прямыми потомками чистокровных беловежских и помесных беловежско-кавказских зубров. Этим конечно не исчерпывается необходимость сохранения восстановленного с таким трудом животного (Немецев, 1983). Сейчас, когда он прочно занял место своего аборигенного предшественника в качестве естественного звена биогеоценозов, охрана зубра безусловно нужна даже по одной этой причине, независимо от его практической и научной значимости (Смит, 1971). В отличие от условно восстановленных беловежских и подавляющей части беловежско-кавказских животных, зубры С.-З. Кавказа представляет собой вполне коадаптированный компонент видовой населения региона и утрата данных животных может обернуться такими же последствиями, как выпадение исконного элемента их структуры.

Пространственная организация зубровой популяции динамична и сложна, за счёт чего обеспечивается её высокая устойчивость и саморегуляция. В Кавказском заповеднике животные располагают обширнейшими летними, а за его пределами - зимними пастбищами. Первые даёт им возможность избежать конкуренции с сотнями тысяч сельскохозяйственных животных в пастбищный период, вторые - позволяют выжить в самый тяжёлый сезон года и принести потомство. Зубры, обитающие круглогодично на охраняемой территории, представляют собой

резервную часть поголовья, гарантированную от прямого истребления, от контактов с домашним скотом и т.д. Существующие постоянно вне заповедника территориальные группировки обеспечивают устойчивый рост численности всей популяции за счёт высоких темпов локального воспроизводства. Наконец, номадная часть населения, объединяющая ежегодно около трети общего поголовья, поддерживает оптимальную плотность зубров в пределах ареала посредством сезонных кочёвок. Отнесение того или иного индивида к одному из 3-х названных элементов популяционной структуры невозможно из-за подвижного образа жизни данных животных. Территориальная привязанность у них не строго оформлена и население постоянно "перемещивается". Поэтому без учёта главных особенностей внутрипопуляционной организации зубров нельзя планировать мероприятия, направленные на их дальнейшее сохранение и использование.

Как известно, угнетения зубрами заповедной растительности в бесснежное время не наблюдается (Калугин, 1968). Лесохозяйственного предела зимней плотности они также вряд ли достигнут и в будущем, учитывая склонность животных к сезонным миграциям в предгорья. Абиотические факторы тяжёлых зимовок лимитируют плотность населения зубров в заповеднике на экологически оптимальном уровне и вмешательство человека в регуляторные процессы излишне. Поэтому в условиях неподорванной естественной кормовой базы охрана горных зубров должна сводиться только к улучшению их минерального питания путём закладки солонцов в районах массового отёла, к профилактике эпизоотий и селективному изъятию больных, травмированных и имеющих выраженные экстерьерные недостатки животных.

Номадная часть населения зубров, как никакая другая, подвержена воздействию разнообразных факторов среды и испытывает все превратности откочёвки за границы заповедника. Помимо указанных

выше биотехнических мероприятий, для успешного выполнения ею своих общепопуляционных функций, необходимо коренное усиление охотинспекционного надзора за путями миграций животных и обработка антигельминтиком естественных и искусственных солонцов, посещаемых дикими и домашними копытными.

За пределами Кавказского заповедника обеспеченность мерами охраны зубров, живущих там постоянно или проводящих только зимние месяцы, оставляет желать лучшего. Бессистемный выпас тысяч голов крупного рогатого скота и лошадей ведёт к деградации луговых пастбищ и заболачиванию естественных водоёмов, ухудшает санитарное состояние территории. Между тем, её значение в жизни популяции зубров сейчас ничуть не меньше, чем остальной половины ареала и оно будет возрастать в связи с планирующейся эксплуатацией поголовья данных животных. В дополнение к рекомендованным выше для заповедной и номадной частей населения охранным мероприятиям, здесь следует упорядочить выпас скота и проводить комплекс общепринятых мер, направленных на превращение луговых угодий в продуктивные пастбища, использовать только биологические методы борьбы с сорняками и отказаться от местами практикуемого осветления вырубок, которое лишает диких копытных зимних кормов.

#### Перспективы роста и пути использования популяции

В последние годы увеличение количества зубров в Кавказском заповеднике почти прекратилось, а на смежной территории его темпы снижаются. Математический анализ этого процесса свидетельствует, что прирост поголовья восстановленных животных осуществляется в основном за счёт незаповедной части популяционного населения. Поскольку любое хозяйственное использование горных зубров также возможно только вне заповедника, существует необходимость в оценке кормовой ёмкости их низко- и среднегорных пастбищ, как ведущей

го фактора, определяющего перспективы роста численности этих животных.

Обследование незаповедной территории, пригодной для обитания зубров в Майкопском и Мостовском районах Краснодарского края проведено на площади 85400 га (рис. 44). Не подходящие для зимовки зубров участки в пределах обследованной территории занимают около 49% всей площади. Наряду со скалистыми и крутосклонными местами, сюда входят растительные формации, не имевшие в своём составе зимних кормов: вязылиевые дубняки, папоротниковые и рододендроновые букняки, падубовый и рододендроновый букопихтарники и др. В Майкопском районе кормовые угодья зубров занимает 40% изученной территории, в Мостовском — их на 10% больше (табл. 14). Неоднородность трофической ситуации в близкорасположенных районах объясняется крайней мозаичностью среды. Результаты обследования позволяют сделать заключение о выраженной разнокачественности природно-климатических условий на незаповедной части ареала зубров. Хотя почти половина её угодий не в состоянии обеспечить данных животных сезонными, в первую очередь — зимними кормами, в нивелированных и малоснежных предгорьях имеются весьма благоприятные условия для обитания диких копытных. Одно из наиболее важных достоинств данной территории то, что доступность древесно-веточных кормов здесь незначительно изменяется по сезонам года, а пастбища содержащие ожину, сокращаются даже в многоснежные зимы не более чем на 25% площади. Незаповедные ожиновые пастбища в основном относятся к угодьям III категории (Александров, Голгофская, 1965) с содержанием кормовой массы, равной 1 ц/га в воздушно-сухом состоянии. Весь запас зимне-зелёных кормов на обследованной территории может быть оценён в 10800 центнеров. Определив запас сырораствующей осины (по Шенникову, 1938) и количество пригодной



Рис. 44. Обследованная территория в Майкопском (1) и в Ностовском (2) районах Краснодарского края

Характеристика обследованных зимних пастбищ зубров на незаповедной территории в Майкопском и Мостовском районах Краснодарского края

Таблица 14

Типы угодий	Майкопский район		Мостовской район		Всего	
	га	%	га	%	га	%
общая площадь	39400	100	46000	100	85400	100
крутосклонные и скалистые участки	1500	4	3000	7	4500	5
облесённая территория	30700	78	26000	56	56700	66
общая площадь лесных пастбищ	15900	40	21800	47	37700	44
насаждения с господством осины	4800	12	6400	14	11200	13
насаждения других пород с участием осины	6900	17	8800	19	15700	18
ожиновые и овсянице-вые пастбища	4200	11	6600	14	10800	13
общая площадь луговых пастбищ	7200	18	17000	37	24200	28
последлесные пастбища	1900	5	11000	22	12900	15
участки хозяйственного использования полей	6200	16	8200	18	14400	17
субальпийские луга	700	2	6000	13	6700	8
участки хозяйственного использования лугов	700	2	3500	8	4200	5



кору и веток на единицу её объёма, можно вычислить запас кормовой массы, содержащейся в осинниках. Приняв допущение, что на зимовках за пределами Кавказского заповедника на долю зубров приходится лишь 25% наличного количества корма, мы определяем фактический ежегодный запас кормовой массы. В целом по обследованной территории он составляет 5 тыс. центнеров: 21000 ц в Майкопском и 29000 ц в Мостовском районах. Вместе с тем, в обоих районах имеется значительный неучтённый кормовой резерв. Его величина не поддаётся точному определению и складывается из запасов травянистых кормов на неиспользуемых под выпас скота послелесных пространствах, а также из коры и веток охотно поедаемых зубрами граба, ясеня, бересклета и многих других малоценных пород.

Исходя из расчёта средней суточной потребности взрослого зубра в 36 кг зелёного корма (8 кг в воздушно-сухом состоянии), для благополучной зимовки в течение 135 дней одному животному необходимо не менее 10 ц основных кормов. Запасы и доступность кормов на обследованной территории позволяют, таким образом, обитать в течение зимы около 5000 зубров. При этом их экологическая плотность в 2 раза превышает оптимальную зимнюю плотность населения зубров в заповеднике, но животные не будут оказывать отрицательного влияния на состояние лесонасаждений и их возобновление и противоречить интересам лесного хозяйства и местного животноводства. Кормовые ресурсы незаповедной части пастбищного пространства зубров ещё далеко не исчерпаны, т.к. в настоящее время здесь обитает зимой не более 700 животных. Тем не менее, на некоторых участках они достигли уровня хозяйственно-целесообразной плотности населения. Это значит, что степень концентрации и количество зубров в отдельных районах предгорий таковы, что их эксплуатация будет рентабельна.

Восстановленные горные зубры обладают наследственным потенци-

алом качеств, на выработку которых их предкам понадобилось не одно поколение. Мощный резерв комбинативной изменчивости делает данных животных перспективным объектом гибридизации с крупным рогатым скотом, которого они превосходят по ряду товарных показателей (Андреева, 1935; Борисенко, 1952). Зубров можно использовать при выведении жирномолочного скота, поскольку жирность их молока достигает 8-9% (Tancerville, 1965; Нусов, 1966). Помимо этого, на основе скрещивания зубров с типично мясными породами получается довольно скороспелое животное - каттало, потомство которого неограниченно плодовито (Журовок, 1935; Рубайлова, 1965). Такую работу уже проводит Губанский сельскохозяйственный институт в Мостовском районе при участии Кавказского заповедника.

В настоящее время горные зубры могут использоваться в культурно-эстетических целях: для показа туристам и "охоты с фотоаппаратом" в охранной зоне заповедника и на смежной территории. Это возможно, например, в Псебайском и Даховском заказниках на специально оборудованных солонцах и местах подкормки. Дикие зубры в естественных местообитаниях производят неизгладимое впечатление, гармонично вписываются в величественные пейзажи Кавказа и являются в этом случае ценностью, не имеющей денежного выражения. Однако они могут служить источником значительной прибыли, являясь объектом охотничьего туризма, в том числе иностранного. Зубры не имеют себе равных по размеру и силе среди обитателей европейских лесов. Охота на них увлекательна и зрелищна, а трофеи доставят удовлетворение самому изыскательному охотнику. Как искусственно возникшая форма, они не пользуются статусом видов, занесённых в Красную книгу. В то же время, гибридное происхождение горных зубров не может служить препятствием для отнесения их к числу престижных объектов лицензионной охоты. К последним относится и благородный олень, даже

в тех регионах Европы, где он представляет собой помеси между различными подвидами и видами оленей (Кестер, 1978). Помимо эффекта от лицензионного отстрела, добыча зубров даст ценный научный материал. С.Г. Калугин (1968) оценивал доход от селекционной выбраковки одного зубра, проводившейся ранее в КГЗ, в 200 рублей. При спортивно-промысловой охоте эта величина будет значительно больше. Только стоимость лицензии, принимая во внимание уникальность объекта, должна составлять не менее 1000 рублей. Доход от реализации мяса 1 зубра (как минимум, 250 кг), шкуры, значительно превосходящей медвежью по красоте и размеру и лицензии, - составит не меньше 2000 рублей. Примером в этом отношении может служить весьма доходная практика отстрела по дорогостоящим лицензиям чистокровных и гибридных бизонов в Северной Америке, где их суммарная численность достигла 90 тыс. голов (Соколов и др., 1986).

Следует подчеркнуть, что спортивно-охотничье освоение зубровой популяции возможно и оправдано только на строго научной основе в специализированном хозяйстве. В отечественной практике ничего похожего пока нет. Понимая сложность проблемы, мы решаемся предложить только экологическое обоснование создания охотхозяйства, которое по мере накопления новых данных может быть уточнено (приложение ?).

Наиболее важным вопросом организации охоты на зубров С.-З. Кавказа является правильное определение уровня добычи животных. Она должна осуществляться вне заповедника в размерах, обеспечивающих максимальное удовлетворение рекреационных потребностей, но при этом не вызывать прогрессирующего сокращения численности всего населения и не разрушать незаповедные территориальные группировки. Оценивая различные уровни добычи с помощью логистической модели (Коли, 1979), мы убедились, что если отстрелять за год свыше 105

особей, то для возвращения к исходной численности зубрам потребуется не менее 3-х лет при отсутствии в эти годы охоты и суровых многоснежных зим. Если же такое количество животных добывать ежегодно, незаповедная часть популяции быстро сойдёт на нет. Как показывает расчёты, чтобы избежать губительных последствий перепромысла, мгновенная интенсивность охоты на зубров не должна превышать 0,095, а изолированная - 0,089. Другими словами, в случае когда размер ежегодного изъятия животных составит от 23 до 28 голов, численность населения постепенно стабилизируется на уровне 1500 особей, обеспечивающем постоянный и оптимальный размер пользования, а социальная и пространственная структуры популяции принципиально не изменятся. Пока трудно судить о том, поведёт ли себя популяция так, как предсказывает логистическая модель. Во всяком случае, стратегия её эксплуатации должна быть следящей. Необходимо ежегодно сопоставлять эмпирические и расчётные значения численности населения и ограничить размер изъятия 30 головами в год. По самым скромным подсчётам это даст около 450 тысяч рублей чистой прибыли.

## ВЫВОДЫ

1. В широкой программе проводимых в стране мероприятий по реконструкции и обогащению отечественной фауны видное место занимает зубры, 80% или 1300 особей которых уже почти полвека обитает на Северо-Западном Кавказе. Здесь они освоили свыше 140 тыс. га угодий и, в отличие от абсолютного большинства остальных мест разведения зубров, образуют естественную, репродуктивно независимую и саморегулирующуюся популяционную систему, обладающую сбалансированной со средой экологической структурой. Это старейшая и самая крупная из ныне существующих в мире зубровая популяция, имеющая большое научное и практическое значение. Хотя восстановленные горные животные, наряду с почти всеми современными зубрами (кроме беловежских, составляющих 13% реконструированного поголовья) по происхождению не могут считаться идентичными аборигенным зубрам, они больше напоминают своих диких предшественников режимом существования и стоят гораздо ближе фенотипически к истребленному кавказскому подвиду, чем другие зубры наших дней.

2. За прошедшее с начала реакклиматизации время, многие экстерьерные, краниологические и интерьерные признаки нынешних зубров С.-З. Кавказа претерпели изменения различной глубины. Они дают возможность этим животным полнее использовать ресурсы среды и успешнее противостоять давлению разнообразных внешних воздействий. Главным путем морфофизиологической адаптации зубров в горах лежит через использование модификационной пластичности особей. Их развитие идет в единстве и взаимодействии с окружающими условиями жизни на базе исторически унаследованной организации. Отражением пройденного восстановленными животными пути формирования служит наличие у них некоторых особенностей морфологии типичных обитателей расчлененного рельефа, отсутствовавшие полвека назад.

3. Комплекс природно-климатических условий С.-З. Кавказа является ареной динамики популяции горных зубров и обуславливает её структурированность. Как следствие отбора на приспособленность, пространственно-демографическая структура населения данных животных в процессе натурализации подвергается резким перестройкам под влиянием среды. Наиболее сильный селективный пресс создает абиотические факторы в многоснежные зимы. Современное положение возрождённой популяции характеризуется переходом от разнообразных акклиматизационных реакций к состоянию, вполне тождественному положению местных видов копытных. Освоение восстановленными животными экологической ниши истреблённого кавказского зубра совершается без угрозы существованию аборигенных элементов сообществ.

4. Поведение зубров С.-З. Кавказа, произошедших от полудомашних равнинных зубров, представляет собой проекцию их приспособленности к горам и формируется в результате накопления опыта и передачи его из поколения в поколение в виде традиций. На основе различных мотивационных возбуждений интегрируется генетический и приобретённый опыт воссозданных животных, что ведёт к программированию их поведения и достижению им адаптивного эффекта. Поведение является одной из наиболее прогрессивных черт современных горных зубров, кроме того, оно вполне видоспецифично, поскольку служит механизмом довольно длительного взаимодействия их популяции с конкретными условиями вольного обитания.

5. Восстановленные зубры успешно обретают права законного элемента биогеоценозов С.-З. Кавказа и необходимость их сохранения определяется не только факторами научной и экономической значимости, но и природоохранными целями. Реальная ситуация в последние годы и математический анализ динамики численности этих животных даёт основания полагать, что рост их количества в Кавказском

заповеднике близок к завершению и дальнейшее увеличение поголовья будет совершаться только за его пределами. Кормовая ёмкость угодий позволяет обитать там в течение зимы не менее чем 5 тыс. зубров. Хотя их популяция ещё далеко не исчерпала резервы своего роста, её рациональная эксплуатация вне заповедника путём лицензионной охоты уже возможна, что служит свидетельством серьёзного успеха хозяйственного порядка в деле реконструкции горного зубра.

## ЛИТЕРАТУРА

А л е к с а н д р о в В. Н. К изучению естественного питания зубров в Кавказском заповеднике.- Труды Кавказского заповедника. Майкоп, 1958, вып. 4, с. 37-56.

А л е к с а н д р о в В. Н. Экология кавказского оленя.- Тр. Кавказ., зап-ка. М., Лесн. промыш., 1968, вып. X, с. 95-200.

А л е к с а н д р о в В. Н., Г о л г о ф с к а я К. П. Вормовые угодья зубров Кавказского заповедника.- Тр. Кавк. зап-ка. Майкоп, 1965, вып. УШ, с. 155-161.

А н д р е е в а Ю. И. Краниометрия гибридов зубров и крупного рогатого скота.- Тр. ин-та Аскания-Нова. М., Сельхозиздат., 1935, вып. ХУП, с. 37-61.

А н т и п о в а А. В. Канада. М., Наука, 1965, 140 с.

А р з у м а н я н В. А. Волосной покров крупного рогатого скота, как признак его приспособления к условиям внешней среды.- Изв. Тимир. с.-х. акад., М., Сельхозиздат, 1954, вып. П, с. 27-42.

А р т е м ь е в В. Т. Теория динамики численности, независимая от плотности популяционного населения.- В кн.: Млекопитающие СССР. М., Наука, т. 1, с. 153-154.

Б а з ы к и н А. Д., Б е р е з о в с к а я Д. С. Эффект Олли, нижняя критическая численность популяции и динамика системы хищник-жертва.- В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Л., Изд. ЛГУ, 1979, т. 2, с. 219-236.

Б в н н и к о в А. Г. Дикие копытные. Перспективы хозяйственного использования.- Охота и охотн. х-во, 1962, № 9, с. 26-29.

Б в н н и к о в А. Г., Б о р и с о в Б. А., Д р о з д о в Н. Н., К и щ и н с к и й А. А., Ф л и н т В. В. Заповедными тропами зарубежных стран. М., Мир, 1976, 350 с.

Б а с к и н Л. М. Законы стада. М., Знание, 1971, 47 с.



Б а с к и н Л. М. Олени против волков. М., Знание, 1976а, 143 с.

Б а с к и н Л. М. Поведение копытных животных. М., Наука, 1976б, 293 с.

Б а с к и н Л. М. Экология и поведение зубра.- В кн.: Зубр. М., Наука, 1979, с. 442-462.

Б а ш к и р о в И. Кавказский зубр.- В кн.: Кавказский зубр. М., 1940, с. 3-72.

Б и б и к о в а В. И. О некоторых отличительных чертах в костях конечностей зубра и тура.- Булл. Моск. об-ва исп. природы. М., 1958, т. 63, вып. 5, с. 23-35.

Б и б и к о в а В. И. О некоторых биологических особенностях первобытного зубра.- Булл. МОИП. М., 1950, т. 5, с. 65-79.

Б о б р и н с к и й Н. А., К у з н е ц о в Б. А., К у з я к и н А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., Просвещение, 1965, 378 с.

Б о г о л ю б с к и й С. М. Материалы к морфогенезу черепов полорогих.- Русск. зоол. журн. М., 1930, т. X, с. 118-124.

Б о р и с е н к о В. Я. Разведение сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз, 1952, 486 с.

Б о р и с к и н Г. Суточный ход лосей.- Охота и охотн. х-во. 1976, № 4, с. 16.

Б о р к и н Л. Я., Д а р е в с к и й И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных.- Журн. общ. биол. 1980, т. 41, с. 485-506.

Б р о м л е й Г. Ф. Показатель трудности перемещения копытных в снегу.- Сообщ. Дальневосточ. фил. СО АН СССР. Владивосток, 1959, вып. II, с. 129-131.

В а р з и е в А. Б., К у р я т н и к о в Н. Н. Итоги реак-

климатизации зубров в Северо-Осетинской АССР.- В кн.: Копытные фауны СССР. М., Наука, 1980, с. 229-230.

В а с и л ь е в А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок.- В кн.: Фенетика популяций. М., Наука, 1982, с. 15-23.

В е р е щ а г и н Н. К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.-Л., 1959, 703 с.

В и л л и К., Д е т ь е В. Биология. М., Наука, 1975, 819.

В и н о г р а д о в А. Ф. Зубр Северо-Западного Кавказа.- Тр. П съезда русск. естествоисп. и врачей в Москве. М., 1871, 157 с.

В о р о н ц о в Н. Н. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. М., Знание, 1984, 63 с.

Г а л а к а Б. А. О современном распространении зубра на Украине.- Тр. Зоол. муз. АН УССР. Киев, № 35, с. 49-53.

Г а л а к а Б. А. Обитание зубров в условиях культурного ландшафта.- Тр. П Всесоюз. совещ. по млекоп., М., Наука, 1975, с. 211-212.

Г а м б а р я н П. Г. Бег млекопитающих. Л., 1972, 333 с.

Г а м б а р я н П. Г., С у х а н о в В. Б. К биомеханике двигательного аппарата зубра.- В кн.: Зубр. М., Наука, 1979, с. 292-320.

Г е о д а к я н В. А. Правила Бергмана и Аллена в свете новой концепции пола.- В кн.: Млекопитающие СССР. М., Наука, 1982, т. 1, с. 172-173.

Г е п т н е р В. Г., Н а с и м о в и ч А. А., Б а н н и - к о в А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М., Высшая школа, 1961, т. 1, с. 388-417.

Г е р ч и к о в Н. П. Крупный рогатый скот. М., Сельхозгиз,

1947, 375 с.

Гильдерман Д. И. Математизация биологии., М., Знание, 1970, 48 с.

Голгофская К. Ю. К вопросу о зоогенных сменах лесных сообществ в Кавказском заповеднике.- В кн.: Средообразующая деятельность животных. М., Изд-во МГУ, 1970, с. 30-32.

Голгофская К. Ю., Диренков С. А., Немцев А. С. Зубры Кавказского заповедника и их влияние на растительность. Биогенные сукцессии.- Рукопись. 180 с.

Грант В. Эволюция организмов. М., Мир, 1980, 407 с.

Громова В. И. Первобытный бык или тур в СССР.- Вжег. Зоол. муз. АН СССР. 1931, т. 32, вып. 3, с. 293-314.

Громова В. И. Первобытный зубр в СССР.- Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1935, т. 2, с. 77-202.

Громова В. И. Определитель млекопитающих по костям скелета.- Тр. Комисс. по изуч. четв. периода. 1960, т. 16, вып. 2, с. 1-117.

Даже Р. Основы экологии. М., Мир, 1975, 319 с.

Данилов Д. Н., Русенов Я. С., Рыковский А. С., Солдаткин В. И., Дргенсон П. Б. Основы охотустройства. М., Лесн. промыш., 1966, 327 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов. М., Сельхозгиз, 1952, 264 с.

Деменьтьев Г. П. Первая польско-советская конференция по вопросам охраны, разведения и акклиматизации зубров.- Изв. АН СССР. 1961, № 3(11), с. 9-15.

Деменьтьев Г. П. Проблемы общего увеличения численности европейского зубра.- Мат. I и II польско-советских конференций по разведению зубров в Беловежской пуще. Варшава, 1963, с.

77-87.

Д е р я г и н а М. А. Внутривидовые взаимоотношения у зубров, бизонов и их гибридов.- Зоол. журн., 1972, 51, вып. 3, с. 165-173.

Д и н н и к Н. Я. Кубанская область в верховьях р. Уруштена и Белой.- Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. об-ва, Тифлис, 1897, с. 6-41.

Д и н н и к Н. Я. Путешествие по Дигории.- Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. об-ва, Тифлис, 1890, кн. 14, вып. 1, с. 114-116.

Д и н н и к Н. Я. Верховья М. Лабы и Мзымты.- Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. об-ва, Тифлис, 1902, кн. 22, вып. 5, с. 17-31.

Д и н н и к Н. Я. Звери Кавказа. Тифлис, 1910, 246 с.

Д о р м и д о н т о в Р. В., С л у д с к и й А. А., М и р н о в Л. В. Копытные звери. М., Лесн. промыш., 1977, 275 с.

Д р ё Ф. Экология. М., Атомиздат, 1976, 168 с.

Д у р о в В. В. Динамика популяции кавказского оленя на Западном Кавказе.- В кн.: Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М., Наука, 1983, с. 171-174.

В г о р о в О. В. Экология сибирского горного козла.- Тр. ЗИН АН СССР, Л., 1955, т. 27, с. 7-134.

Д и в о т ч е н к о В. Заповедник - последние прибежища крупных зверей.- Охота и охот. х-во. 1983, № 11, с. 14-15.

Д и р н о в Л., Р а ш е к В., Б ы ч к о в В. Охрана редких животных и заповедники.- Охота и охот. х-во., 1976, № 5, с. 20.

Д у р о в о к И. С. Гибриды зубробизона с сероукраинским и сметисным симментальским скотом.- Тр. ин-та гибрид. и акклим. с.-х. животн. в Аскании-Нова. 1935, т. 11, с. 38-57.

З а б л о ц к а я Л. В. Питание и естественные корма зубров.- Тр. Приок.-Терр. зап-ка, М., 1957, т. 1, с. 66-143.

З а б л о ц к и й М. А. Некоторые биологические особенности

зубров и их изменения в условиях загонного содержания.- Тр. Приок.-Терр. зап-ка. М., 1957, т. 1, с. 5-65.

З а б л о ц к и й М. А. Необходимость изучения особенностей зубра и его восстановление в СССР.- Науч. метод. запис., М., 1949, с. 128-146.

З а б л о ц к и й М. А. Опыт использования межвидовых гибридов зубр+бизон и межвидовых гибридов бизон+крупный рогатый скот для выведения чистопородных зубров.- В кн.: Отдалённая гибридизация растений и животных. М., 1960, с. 369-390.

З а б л о ц к и й М. А. Восстановление зубра в СССР и за границей.- В кн.: Охрана природы и заповедное дело в СССР. М., 1960, № 4, с. 52-70.

З а б л о ц к и й М. А. Отличительные особенности беловежского и кавказского типов зубра и их помесей между собой.- Мат. I и II польско-советских конференций по разведению зубров в Беловежской пуше. Варшава, 1963, с. 37-49.

З а б л о ц к и й М. А., К р и н и ц к и й В. В. Зубры в СССР.- Сб. науч. трудов Московск. ветекад., М., 1974, т. 72, с. 112-115.

З и к о в К. Д., Б а п е т и н Н. В. Статистический анализ материалов маршрутных учётов лосей по следам.- Сб. биология и промысел лося. М., Россельхозиздат, 1965, вып. 2, с. 90-105.

К а в е р з н е в В. Н. Полорогие фауны СССР и их добывание. М., КОИЗ, 1933, 203 с.

К а з е н с Д. Введение в лесную экологию. М., Мир, 1982, 140 с.

К а л у г и н С. Г. Зубры в естественных условиях Кавказского заповедника.- Тр. Кавк. зап-ка. Майкоп, 1958, вып. 4, с. 4-36.

К а л у г и н С. Г. Восстановление зубра на северо-западном

Кавказе.- Тр. Кавк. зап-ка. М., Лесн. промыш., 1968, вып. X, с. 3-94.

К а л у г и н С. Г., Н е м ц е в А. С. Зубры Северо-Западного Кавказа.- В кн.: Охрана природы Адыгеи. Майкоп, 1976, с. 67-72.

К а м ь я н о в Б. Т., Н у с о в Н. И. Возрастные изменения трубчатых костей по морфологическим и интерьерным показателям у кавказского зубра.- Тез. докл. конфер. посв. 50-летию СССР. Нальчик, 1967, с. 146-151.

К а м ь я н о в Б. Т. Сравнительное изучение морфологических показателей кавказского зубра в условиях Северного Кавказа.- Автореф. канд. дисс., Нальчик, 1969, 17 с.

К а р ц о в Г. Беловежская Пуша. СПб., 1903, 413 с.

К а ш к а р о в Д. Н. Основы экологии животных. Л., 1945, 601 с.

К э н д а л л М. Ранговые корреляции. М., Наука, 1975, 183 с.

К и с е л ь в а Е. Г. Разведение зубров в питомнике Окского заповедника.- В кн.: Березинский заповедник. Мн., Ураджай, 1974, вып. 3, с. 103-138.

К о з л о П. Г. Некоторые интерьерные показатели зубра.- Экология, 1972, № 4, с. 16-19.

К о в а л ь к о в М. П., Г о е в В. Я., К о н о н е н к о Л. М. К вопросу определения рациональной численности диких животных в лесу.- В кн.: Заповедники Белоруссии. Мн., Ураджай, 1983, вып. 7, с. 95-98.

К о л е с н и к Н. Н. Методика определения типов конституции животных.- Животновод. 1930, № 3, с. 29-38.

К о л и Г. Анализ популяций позвоночных. М., Мир, 1979, 360 с.

К о р о ч к и н а Л. Н. Беловежский зубр.- Тр. Белов. пуши.

Мн., Ураджай, 1958, вып. 1, с. 7-34.

К о р о ч к и н а Л. Н., К о ч к о Ф. П. Смертность зубров в естественных условиях Беловежской пуши.- В кн.: Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М., Наука, 1983, с. 180-182.

К о р о ч к и н а Л. Н., К о ч к о Ф. П. Динамика численности вольноживущих зубров Беловежской пуши.- В кн.: Заповедники Белоруссии. М., Ураджай, 1983, вып. 7, с. 52-59.

К о т о в В. А. Трудная для диких копытных животных зима в Кавказском заповеднике.- Бюлл. МОИП, 1969, т. 74(1), с. 57-61.

К у б а н ц е в Б. С. О половом составе популяций у млекопитающих.- Журн. общ. биол., 1972, 33, № 2, с. 119-127.

К у д а к т и н А. Н. Волк Западного Кавказа.- Автореф. кандисс., М., 1982, 22 с.

К у л а г и н Н. И. Зубры Беловежской Пуши. М., 1919, 166 с.

К р е с т о в с к и й В. Беловежская Пуша.- Русск. вестник. М., 1876, х-XI, 193 с.

Л а в о в М. А., В о р о н о в а Т. Н. Зубры в Березинском заповеднике и на прилегающих территориях.- В кн.: Заповедники Белоруссии. Мн., Ураджай, 1982, вып. 6, с. 109-112.

Л а к и н Г. Ф. Биометрия. М., Высш школа, 1980, 291 с.

Л о б а ш ё в М. В. Генетика. Л., 1969, 750 с.

Л и х о т о п Р. И., С о л о г о р В. А. Состояние популяции зубра в Волынской области.- В кн.: Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М., Наука, 1983, с. 188-189.

М а й р Э. Популяции, виды и эволюция. М., Мир, 1974, 453 с.

М а н з и й С. Ф. Высокая надёжность органов стато-локомоции, как фактор выживания диких копытных.- В кн.: Копытные фауны СССР. М., Наука, 1975, с. 296-297.

М а н з и й С. Ф., М о р о з В. В. Морфофункциональный анализ

поверхностей грудной и широчайшей спинной мышц диких парнокопытных.- В кн.: Копытные фауны СССР. М., Наука, 1980, с. 325-353.

Мельник К. П., Коток В. С. К морфологии скелета конечностей зубра.- В кн.: Копытные фауны СССР. М., Наука, 1980, с. 353-355.

Милитин А. И. Генетическая оценка подвидовой диагностичности млекопитающих.- В кн.: Млекопитающие СССР. М., Наука, 1982, т. 1, с. 56-57.

Мочалов В. Измерение диких животных фотографированием.- Охота и охотн. х-во. 1959, № 8, с. 42-43.

Назарова Н. С., Козлов Д. П. Гельминтофауна зубра и пути её формирования.- В кн.: Зубр. М., Наука, 1979, с. 471-475.

Наниев В. И. Кавказский зубр - донбай.- Тр. СОГПИ, Орджоникидзе, 1956, вып. 20, с. 9-71.

Наумов Н. П. Экология животных. М., Советская наука, 1963, 618 с.

Наумов Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных.- Зоол. журн., 1967, 46, № 10, с. 1470-1486.

Насимович А. А. О некоторых закономерностях зимнего распределения копытных в горах Западного Кавказа.- Булл. МОИП, 1936, т. XV(1), с. 1120-1134.

Насимович А. А. Зима в жизни копытных Западного Кавказа.- В кн.: Вопросы экологии и биоценологии. Л., 1939, с. 3-91.

Насимович А. А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных на территории СССР. м., Совет. наука, 1955, 403 с.

Немцев А. С. Происхождение популяции кавказского гибридного зубра и предпосылки его сохранения.- В кн.: Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. М., Нау-



ка, 1983а, с. 73-74.

Н е м ц е в А. С. Сорок лет восстановления зубров в Кавказском заповеднике.- В кн.: Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М., Наука, 1983б, с. 191-193.

Н е м ц е в А. С. Краниометрия и фенетика чистокровных и гибридных зубров.- В кн.: Фенетика популяций. М., Наука, 1985, с. 266-268.

Н о в и к о в Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М., Совет. наука, 1953, 500 с.

О д у м Ю. Основы экологии. М., Мир, 1975, 736 с.

О у э н Д. Ф. Что такое экология? М., Мир, 1984, 184 с.

П а в л о в Б. Инбредная депрессия и гетерозис.- Охота и охот. х-во, 1975, № 5, с. 9-10.

П а н о в В. Н. Общение в мире животных. М., Знание, 1970, 48 с.

П и а н к а Э. Эволюционная экология. М., Мир, 1981, 400 с.

П о т ё м к и н Н. Д. Теоретические и практические основания оценки животных по экстерьеру.- Животноводство, 1960, № 3, с. 19.

П у ц э к З. Состояние и необходимость исследований по зубру.- В кн.: Итоги разведения зубров. Варшава, 1969, с. 136-147.

Р о з а н о в А. С. Дополнительные возможности определения природы фенотипических признаков и изучения популяций позвоночных.- В кн.: Фенетика популяций. М., Наука, 1982, с. 91-103.

Р о м а н о в С. Питомники животных.- Охота и охот. х-во, 1977, № 3, с. 18-20.

Р у б а ц л о в а Н. Г. Отдалённая гибридизация домашних животных. М., Сельхозгиз, 1965, с. 3-239.

Р у д ь к о П. Д. Изменение морфологической структуры сельскохозяйственных животных под влиянием содержания и эксплуатации.-

Тр. Тадж. с.-х. ин-та. Душанбе, 1958, с. 1-96.

Рухлядев Д. П. Гельминтофауна диких парнокопытных животных Крыма и Кавказа в эколого-географическом освещении. Саратов, 1964, 193 с.

Сатунин К. А. Кавказский зубр.- В сб.: Очерки родноведения, Тифлис, 1914, № 4, с. 1-76.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М., -Л., 1941, 315 с.

Семёвский Ф. Н. Оценка регулирующей роли факторов динамики численности.- Журн. общ. биол., 1972, 33, № 5, с. 569.

Смирнов В. С. Методы учёта численности млекопитающих.- Тр. ИЭРиЖ. Свердловск, 1964, вып. 39, 86 с.

Смит Д. М. Модели в экологии. М., Мир, 1976, 182 с.

Смит Р. Л. Концепция экосистемы. М., Мир, 1981, 370 с.

Соколов И. И. Опыт естественной классификации полорогих.- Тр. ЗИН АН СССР. 1953, т. 14, с. 1-295.

Соколов И. И. Копытные звери. Млекопитающие. М., -Л., Совет. наука, 1959, т. 1, вып. 3, 639 с.

Соколов И. И. Посткраниальный скелет представителей рода Бизон.- Тр. ЗИН АН СССР. 1971, т. 48, с. 198-219.

Соколов В. В., Кузнецов Г. В. Суточные ритмы активности млекопитающих. М., Наука, 1978, 312 с.

Соколов В. В. Кожный покров зубра.- В кн.: Зубр. М., Наука, 1979, с. 128-141.

Соколов В. В. Систематика млекопитающих. М., Наука, 1979, т. III, 528 с.

Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., Мир, 1982, 488 с.

Сопин Л. В. Эволюция полового диморфизма и его количест-

ленное определение.- В кн.: Млекопитающие СССР. М., Наука, 1982, с. 81-82.

С п у р р Г., Б а р н е с В. Лесная экология. М., Мир, 1984, 471 с.

С у к а ч ё в В. Н. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения.- В кн.: Программа и методика биогеоценотических исследований., М., Сов. наука, 1966, с. 7-19.

Т а р а с о в М. А. Структура популяции зубров и использование ими территории в Тебердинском заповеднике.- В кн.: Копытные фауны СССР. М., Наука, 1980, с. 108-109.

Т и м о ф е е в а Е. Р. Лось. Л., Изд. ЛГУ, 1974, 167 с.

Т и м о ф е е в - Р е с о в с к и й Н. В., Я б л о к о в А. В., Г л о т о в Н. В. Очерк учения о популяции. М., Наука, 1973, 277 с.

Т у р к и н Н. В., С а т у н и н К. А. Звери России. М., 1904, т. IV, вып. 9, с. 491-494.

У и т т е к е р Р. Сообщества и экосистемы. М., Мир, 1980, 327 с.

У с о в С. Зубр.- Вести. ест. наук. 1865, № 6, с. 2-91.

Ф и л а т о в Д. П. Летняя и зимняя поездки в с.-з. Кавказа в 1909 г. для ознакомления с кавказским зубром.- Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук. 1910, т. 15, № 4, с. 0171-0217.

Ф и л а т о в Д. П. Скавказском зубре.- Зеп. Акад. наук по физ.-мат. отд. 1912, сер. УП, т. 30, № 8, 92 с.

Ф л ё р о в К. К. Обзор диагностических признаков беловежского и кавказского зубров.- Изв. АН СССР. 1937, с. 1580-1589.

Ф л ё р о в К. К. Сравнительная краниология современных представителей рода Бизонов.- Бюлл. МОИП. 1965, т. 70, вып. I, с. 40-54.

Ф л ё р о в К. К. Систематике и эволюция бизонов и зубров.-

В кн.: Зубр. М., Наука, 1979, с. 9-112.

Ф о р м о з о в А. Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М., Мир, 1976, 296 с.

Ф о с т е р Р. Б. Гетерогенность и нарушения растительности.- В кн.: Биология охраны природы. М., Мир, 1983, с. 115-134.

Х а й н д Р. Поведение животных. М., Мир, 1975, 850 с.

Ц а р я п и н Г. М., В ы с о к о в В. Ф. Акклиматизация зубров в Пальчикском гослесохозяйстве.- Мат. I и II польско-советской конфер. Варшаве, 1963, с. 99-102.

Ш а р а в А. А. Изучение методом моделирования взаимосвязи между регулирующей и стабилизирующей ролями фактора динамики численности популяции.- Экология, 1984, № 2, с. 88-90.

Ш в а р ц С. С. Популяционная структура вида.- Зоол. журн. 1967, № 10, с. 1456-1467.

Ш в а р ц С. С., С м и р н о в В. С., Д о б р и н с к и й Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968, 381 с.

Ш в а р ц С. С. Экологические закономерности эволюции. М., Наука, 1980, 277 с.

Ш и л о в И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., Наука, 1977, 261 с.

Ш и л о в И. А. Уровни разнокачественности в популяционных системах и их экологическое значение.- Экология, 1984, № 2, с. 3-10.

Ш м а л ь г а у з е н И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968, 233 с.

Ш о с т а к С. В. Динамика стадности и структура групп беловежской популяции оленя.- В кн.: Беловежская Пуша. Мн., Уреджай, 1973, вып. 7, с. 184-195.

Я б л о к о в А. В. Фенетика. М., Знание, 1980, 133 с.

И з а н Ю. П. Принципы регулирования норм и сроков добывания копытных.- В кн.: копытные фауны СССР. М., Наука, 1975, с. 234-236.

И з а н Ю. П., Г л у ш к о в В. Поведение лосей.- Охота и охотн. хоз-во, 1977, № 4, с. 14-15.

И з а н Ю., Н е м ц е в А. Кавказский чистопородный горный зубр.- Охота и охотн. хоз-во, 1985, № 1, с. 16-17.

A l l e n J. A. The american bisons living and extinct.- Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. 1876, 4, N10, v.VI, 206 S.

B o h l k e n H. Beitrag zur Systematik der resenten Formen der Gattung Bison.- Z. ZOOL. System und Evolutions., 1976, 5, vol. 1, p. 54-110.

B o r o w s k i S., K r a s i n s k i Z., M i l k o w s k i L. Food and role of the European bison in forest ecosystems.- Acta Theriologica, 12, 32: 1967, p. 367-377.

C o r d i e r P. Essai de reconstitution des especy animales eteintes.- La methode gegressive du retous a l'ancetre. Riv. scient. 1953, 40, p. 14-17.

C h r i s t o p h e r s o n R. J., H u d s o n R. J., R i c h m o n d R. J. Comparative winter bioenergetics of American bison, yak, Scottish Highland and Hereford calves.- Acta theriol., 1978, vol. 23, p. 49-54.

E m p e l W. Morphologie des Schädels von Bison bonasus.- Acta ther., 1962, 6, vol. 4, p. 53-111.

E m p e l W., R o s k o s z T. Das Skelett der Gliedmassen des Wisents, Bison bonasus.- Acta theriol., 1963, 7, von. 13, p. 259-300.

E g e r t o n P. J. The bison in Canada.- Oryx, 1964, 7, N6, p. 305-314.

F u l l e r W. A. The horns and teeth as indicators of age in bison.- J. Wildlife Manag., 1959, 23, N3, p. 342-344.

F u l l e r W. A. Behaviour and social organization of the wild bison of Wood Buffalo Park.- Arctic, 1960, 13, N1, p. 3-19.

F u l l e r W. A. The ecology and management of the American bison.- Terre et vie, 1961, 108, N3, p. 286-304.

G e b c z y n s k a Z., K o w a l c y k J., Z l o l e c k a A. A comparison of the digestibility of nutrients by European bison and cattle.- Acta theriol., 1974, vol. 19, p. 283-289.

H a l l o r a n A. P. Live and dressed weights of American bison.- J. Mammal., 1957, 39, N1, p. 1-139.

H a y n e s G. Tooth wear rate in northern bison.- J. Mammal., 1984, 65, N3, p. 487-491.

H e c k H. Der Bison (Bison bison) Wittenberg-Lüterstadt, 1968, p. 1-63.

I n m a n H. Buffalo Jones' adventures on the plains. Lincoln, 1970, 107 S.

J a c z e w s k i Z. Reproductions of the European bison in reserves.- Acta theriol., 1958, 1, vol. 9, P. 333-371.

K r a s i n s k a M. Crosses of wisent and domestic cattle.- Acta theriol., 1967, vol. X11, p. 67-75.

K r a s i n s k i Z. Free living European bison.- Acta theriol., 1967, 12, 32, p. 391-405.

K r a s i n s k i Z. Dynamics and structure of the European bison population in the Bialowieza Primeval Forest.- Acta theriol., 1978, vol. 23, p. 3-47.

K r y s i a c K. The history of the European bison in the Bialowieza forest and the results of its protection.- Acta the-

riol., 12, 32, 1967, p. 323-333.

K o b r y n c z u k P., R o s k o s z T. Correlation of skull dimensions in the European bison.- Acta theriol., 1980, vol. 25, p. 349-364.

K o b r y n c z u k P. The Influence of Inbreeding on the Shape and Skeleton of the European bison.- Acta theriol., 30, 25, p. 379-422.

L o t t D. E. Sexual and aggressive behaviour American bison (*Bison bison*).- IUCN Publs, N.S., 1, N24, p. 382-394.

M c H u g h T. Social az behaviour of the American buffalo (*Bison bison*).- Zoologica (U.S.A.), 1958, 43, N1, p. 30-96.

M c H u g h T. The time of the buffalo.- A.A. Knopf, New York, 1972, p. 1-339.

M e a g h e r M. The bison of Yellowstone National Park.- Nation Park Service Scientific Monograph Series, 1973, 1, p.1-161.

O r b a n g i J. A bator az europai ez amerikai boleny szorretenek osarchansanlito vizgalata hor. 1961, 111 S.

P f i z e n m a y e r E. W. Biologische und morphologische Notizen über den Kaukasus wisent.- Abh. Bayer. Akad. Wissensch., 1929, Taf. 1-3, P: 497-504.

P u c e k Z. European Bison.- Species, 1986, 7, p. 9-10.

P u c e k Z. Bison bonasus (Linnaeus, 1758) - Wisent.- Handbuch der Säugetiere Europas, Band 2/II, Wiesbaden, 1986, p. 278-315.

R a c z y n s k i J. Zubr. Warszawa, 1978, 283 S.

R o s k o s z T. Morphologie der Wirbelsäule des Wisent, *Bison bonasus*, - Acta theriol., 1962, 6, N5, p. 113-164.

S h a c k l e t o n D. Comparative aspects of social orga-

nization of American bison.- The University of Western Ontario, London, Canada, 1968, N4, p. 1-67.

T a n k e r v i l l e M. The white cattle of Chillingham.- Agriculture, 1965, 63, N4, P. 176-179.

W r o b l e w s k i K. Zubr Puszczy Bialowieskiej. Poznan, 1927, 56 S.



Размеры и пропорции черепа современных горных зубров (в мм)

Наименование промера	самки (n = 71)				самцы (n = 31)	
	Lim	$X \pm S_{\bar{x}}$	$\gamma$	P	Lim	$X \pm S_{\bar{x}}$
I	2	3	4	5	6	7
анатомическая мозговая ось	162-205	188,7 $\pm$ 1,6	6,77	1,99	200-232	217,4 $\pm$ 10,9
морфологическая мозговая ось	203-237	226,4 $\pm$ 1,3	4,16	0,54	225-258	247,2 $\pm$ 10,2
срединная длина лба	202-239	216,5 $\pm$ 1,7	5,85	1,72	215-278	221,2 $\pm$ 10,3
заглазничная длина лба	126-182	160,6 $\pm$ 2,0	9,0	2,65	172-218	190,4 $\pm$ 10,4
боковая длина лба	111-156	127,4 $\pm$ 1,7	9,21	2,71	114-163	132,2 $\pm$ 9,3
вертикальный поперечник орбиты	68-80	77,7 $\pm$ 0,5	5,59	1,65	65-90	75,2 $\pm$ 2,2
горизонтальн. поперечн. орбиты	59-74	67,9 $\pm$ 0,5	6,95	2,04	53-78	63,3 $\pm$ 1,4
наибольшая длина височной ямки	137-178	163,2 $\pm$ 1,2	5,26	1,55	122-199	151,3 $\pm$ 6,6
ширина височной ямки	15-23	19,6 $\pm$ 3,4	12,0	3,56	13-26	20,5 $\pm$ 0,4
глубина височной ямки	28-57	40,6 $\pm$ 1,1	20,5	6,6	33-56	40,1 $\pm$ 2,1
наибольшая ширина лба	197-267	242,6 $\pm$ 3,1	2,93	0,86	224-341	264,8 $\pm$ 14,7
наименьшая ширина лба	180-230	197,2 $\pm$ 1,2	6,95	2,04	182-269	220,5 $\pm$ 9,3
ширина лба в середине	191-291	235,6 $\pm$ 3,3	12,48	3,67	195-315	245,6 $\pm$ 13,5
шир. лба между границами шероховатых колец	189-265	215,4 $\pm$ 3,1	9,91	2,91	203-280	221,0 $\pm$ 10,9

I	!	2	!	3	!	4	!	5	!	6	!	7	!
длина темени	51-74	62,7 $\pm$ 1,0	10,95	3,22	55-96	66,3 $\pm$ 3,3							
ширина темени	94-190	133,6 $\pm$ 3,0	15,82	4,66	100-193	141,1 $\pm$ 8,4							
наибольшая ширина затылка	126-204	186,0 $\pm$ 3,4	12,95	3,81	141-245	185,1 $\pm$ 10,0							
наибольшая высота затылка	105-146	117,2 $\pm$ 1,5	8,72	2,56	98-135	113,3 $\pm$ 3,4							
наименьшая высота затылка	68-86	76,1 $\pm$ 0,7	7,24	2,14	66-104	80,0 $\pm$ 3,4							
обхват стебелька стержня	130-185	158,9 $\pm$ 2,6	11,45	3,36	121-268	178,8 $\pm$ 12,6							
обхват основания собственно стержня	130-205	161,3 $\pm$ 3,0	12,92	3,8	123-301	203,1 $\pm$ 14,7							
лобный поперечник основания стержня	36-74	48,2 $\pm$ 1,4	20,42	6,0	40-76	58,3 $\pm$ 2,7							
перпендикулярный к нему поперечник	42-81	50,4 $\pm$ 1,5	21,0	6,18	52-70	63,1 $\pm$ 3,2							
прямая длина стержня	91-160	126,1 $\pm$ 3,6	19,68	5,79	142-255	162,2 $\pm$ 15,3							
длина стержня вдоль большой кривизны	112-280	173,7 $\pm$ 7,2	33,56	9,87	123-327	218,8 $\pm$ 16,9							
расстояние между вершинами стержней	195-490	402,5 $\pm$ 10,1	18,09	5,58	360-800	509,7 $\pm$ 40,2							
расстояние вершин стержней ото лба	0-82	52,0 $\pm$ 4,2	38,9	11,81	111-85	37,5 $\pm$ 5,4							
расст. верш. стержн. от затыл. гребня	0-55	33,7 $\pm$ 2,4	33,24	9,0	11-65	37,1 $\pm$ 1,4							
длина стебелька по нижнему краю	22-46	34,6 $\pm$ 1,0	21,8	6,41	19-67	26,5 $\pm$ 2,6							
захождение передн. поверхн. за лоб	-19-35	15,6 $\pm$ 2,4	45,0	23,4	10-18	12,6 $\pm$ 1,3							
расстояние от затылочного гребня до													

!	I	!	2	!	3	!	4	!	5	!	6	!	7	!
	наиболее выступающих вверх точек стержней		2-29		13,1+1,4		58,3		21,5		2-27		18,2+3,1	
	угол между осью основания стержня и продольной осью черепа		77-116 <sup>0</sup>		95,9+1,7		13,13		3,86		70-207 <sup>0</sup>		107,3+5,2	
	анатомическая лицевая ось		272-361		332,7+3,1		4,08		1,2		340-360		348,1+10,6	
	морфологическая лицевая ось		216-295		277,2+3,2		8,41		2,47		260-320		285,4+11,1	
	орбитальная длина лицевого отдела		222-293		269,0+3,0		7,73		2,21		272-300		277,7+6,3	
	длина носовых костей (наибольшая)		128-220		179,5+5,1		14,9		5,52		176-215		189,3+5,2	
	ширина носовых костей		60-86		72,3+1,2		12,8		3,56		70-112		89,0+4,5	
	ширина в нёчных буграх		118-172		149,5+2,3		10,8		3,17		150-173		162,1+5,2	
	ширина верхней челюсти у альвеолярного края		107-149		134,9+1,6		8,15		2,4		127-170		141,8+5,8	
	длина твёрдого нёба		160-285		257,3+5,2		13,5		3,9		250-298		272,6+8,1	
	длина зубного ряда (по прямой)		121-142		134,0+0,8		4,33		1,28		130-146		136,7+2,3	
	длина диастемы (в проекции)		118-142		130,0+1,2		6,41		1,95		115-147		134,1+4,6	
	ширина нёба между передн. краями P <sup>2</sup>		73-104		90,3+1,4		10,9		3,2		84-105		90,7+3,4	
	ширина нёба между задн. краями M <sup>3</sup>		90-120		107,0+1,3		8,52		2,51		96-150		116,9+7,0	

## Продолжение таблицы

!	1	!	2	!	3	!	4	!	5	!	6	!	7	!
	длине межчелюстных костей		113-158		144,8 <sub>-1,4</sub>		8,62		2,67		100-176		153,2 <sub>-4,3</sub>	
	ширина межчелюстн. костей (наиб.)		80-103		94,5 <sub>-1,3</sub>		10,2		3,09		101-121		104,2 <sub>-5,1</sub>	
	основная длина черепа		360-458		432,0 <sub>-4,2</sub>		6,57		1,99		442-500		469,1 <sub>-16,4</sub>	
	передняя длина черепа		390-495		472,0 <sub>-4,6</sub>		6,65		2,01		460-542		510,0 <sub>-15,5</sub>	
	кондилобазальная длина		380-490		460,1 <sub>-4,5</sub>		6,61		2,0		430-532		485,1 <sub>-14,6</sub>	
	мастоидная ширина		157-215		197,8 <sub>-2,7</sub>		9,34		2,75		220-263		227,2 <sub>-11,3</sub>	
	И н д е к с ы													
	степень загиба стержней		51-90		78,3 <sub>-2,1</sub>						57-93		74,6 <sub>-2,9</sub>	
	массивность стержней		73-145		99,3 <sub>-3,0</sub>						80-100		90,0 <sub>-1,6</sub>	
	сплюснутость оснований стержней		96-113		104,0 <sub>-1,2</sub>						88-116		101,2 <sub>-2,3</sub>	
	сжатие височной ямки		35-82		54,4 <sub>-2,1</sub>						23-76		49,2 <sub>-4,3</sub>	
	отношение анатомической мозго- вой оси к анатомич. лицевой		50-68		56,6 <sub>-0,4</sub>						56-68		60,8 <sub>-1,5</sub>	
	отношение наименьшей ширины лба к наибольшей		75-93		80,2 <sub>-0,9</sub>						78-94		86,4 <sub>-1,6</sub>	
	отношение наибольшей ширины лба к наименьшей		107-135		124,1 <sub>-6,1</sub>						106-128		116,4 <sub>-2,3</sub>	

## Продолжение таблицы

!	1	!	2	!	3	!	4	!	5	!	6	!	7	!
отношение ширины носовых костей к														
их длине														
			30-52		39,6 $\pm$ 1,7				39-62		47,1 $\pm$ 3,5			
отношения поперечников орбиты														
			94-118		106,6 $\pm$ 1,6				109-120		117,1 $\pm$ 1,5			
отношение длины темени к средней														
длине лба														
			23-34		28,7 $\pm$ 1,8				23-40		33,0 $\pm$ 1,4			

Примечание:

Lim - пределы колебаний;

 $X \pm S_{\bar{x}}$  - средняя арифметическая  $\pm$  статистическая ошибка;

V - коэффициент вариации;

P - уровень доверительной вероятности.

### Экологические принципы ведения спортивного охотничьего хозяйства на горного зубра

1. Территориальной основой охотничьего хозяйства должны стать районы обитания двух незаповедных экологических группировок зубров, общей площадью 55 тыс. га в верховье рек Сажрай и Ходзь. Из-за склонности зубров к кочёжкам, объектом охоты, в сущности, будет являться вся их популяция, а не только животные, обитающие в границах данного района. Здесь необходимо держать под постоянным наблюдением лесные кормовые площади, чтобы знать хозяйственный уровень насыщения угодий охотничьими животными и своевременно предупреждать чрезмерную плотность их населения (Иван, 1975). По причине неодинакового отношения зубров даже к богатым кормами станциям, их хозяйственно-допустимая плотность лежит ниже уровня предельной кормовой продуктивности всей территории. Дикие копытные в предгорьях вполне обеспечены пищей на заростающих второстепенными породами вырубках, поэтому критерием недопустимо высокой плотности зубров явится повреждение ими подроста ценных видов - пихты, бука и дуба. Минимальная плотность, определяемая целесообразностью охоты на данных животных будет характеризоваться отсутствием летом брачных скоплений зубров и использованием ими зимой только самых предпочитаемых кормов - осины, гребя, ивы, бересклета.

2. Организация и планирование добычи зубров, нормирование их промысла предполагают бонитировку угодий. При их группировке по сходству должны учитываться кормность и ремизность станций, трудоёмкость промысла, встречаемость животных и т.д. Поскольку охотохозяйственная оценка угодий для зубра никогда не проводилась, мы предлагаем лишь её предварительный вариант, основанный на собственных наблюдениях и литературных материалах (Александров, Голгофская, 1965), кото-

рый в будущем может быть уточнён. (рис. 2).

1-й класс - отличные угодья. Недавние сплошные вырубki, возобновляющиеся мягколиственными породами, лиственные молодняки не старше 20 лет с преобладанием осины. Степень защищённости угодий высшая, кормовая база обильна и разнообразна. Встречаемость зубров в раннезимний период - 32,6%. Трудоёмкость промысла невелика, но несколько выше, чем во 2-ом классе.

2-й класс - хорошие угодья. Ожинники и осинники, особенно злаковые. Защищённость хорошая, у ожинников - плохая. Кормовая база очень хорошая, представлена как древесно-веточными, так и зимне-зелёными кормами. Встречаемость зубров поздней осенью - 28,4%. Трудоёмкость промысла минимальна.

3-й класс - удовлетворительные угодья. Грушники, приречные ясеники и смешанно-широколиственные леса. Степень защищённости удовлетворительная, в смешанных формациях - хорошая. Кормовая база хорошая, но её ёмкость не высока из-за ограниченности площади денных угодий. Встречаемость зубров в начале зимы - 22,9%, трудоёмкость промысла удовлетворительная.

4-й класс - посредственные угодья. Папоротниковые букняки и широко распространённые ольшаники. Защищённость последних довольно высокая. Основные кормовые растения в зимний период существенного распространения не имеют, но второстепенные корма обычны. Встречаемость зубров - 12,7%. Трудоёмкость промысла сравнительно высокая.

5-й класс - плохие угодья. Вторичные березняки, азалиевые дубняки, летние пастбища сельхозскота. Защищённость угодий, кроме последних, удовлетворительная. Кормовая база бедна и в нормальные по снежности зимы зубров не привлекает. Встречаемость их здесь - 3,4%. Промыслового значения угодья почти не имеют.

3. Численность, структура и состояние поголовья зубров в хозяй-

ство должны быть под постоянным наблюдением, чтобы иметь возможность прогнозировать изменение ресурсов животных и корректировать планы их использования (Баников, 1962). Количество зубров вне заповедника в различные годы неодинаково возрастает осенью и сокращается весной за счёт мигрантов, поэтому размер изъятия следует устанавливать ежегодно не на основе общих закономерностей колебания численности данных животных, а путём многостороннего анализа ситуации, сложившейся к началу охоты. Это потребует тесной кооперации со специалистами Кавказского заповедника в получении данных по метеорологической обстановке в пределах ареала; по смертности и рождаемости, численности и территориальному распределению зубров в сезоны, предшествующие прогнозируемому; по изменению ёмкости их угодий вследствие сельскохозяйственного и промышленного освоения региона и т.д.

4. Охотничий промысел явится мощным фактором воздействия на популяцию горных зубров и степень его влияния будет зависеть от интенсивности и форм добычи. Учитывая, что зубр относится к легкоистребимым видам по причине своей малой плодовитости и представляет исключительный интерес во многих отношениях, размер пользования должен ежегодно согласовываться с Учёным советом Кавказского заповедника. Использоваться может только та часть поголовья, которая в сезон охоты имеется в хозяйстве сверх количества, призванного обеспечить воспроизводство локального незаповедного населения. В летний период оно состоит преимущественно из самок с сеголетками. Самцов и яловых зубриц здесь в 5 раз меньше, чем в заповеднике. В ноябре, иногда декабре, структура населения выравнивается за счёт подкочёвки самок с годовиками и старше, а также части взрослых быков. По наблюдениям последних 5 лет, в нормальные зимы структура поголовья здесь следующая: половозрелые самцы составляют 20,6%, взрослые зу-



брицы - 40,3%, сеголетки - 18,2%, годовалые телята - 11,9%. Во избежание нарушения естественной структуры популяции, промышленной нагрузке следует подвергнуть оба пола в тех пропорциях, в которых звери представлены на зимовках, т.е. на каждые 5 отстрелянных самцов должно приходиться 10 самок. Преобладание изъятия последних будет повышать напряжённость полового отбора и жизнестойкость потомства (Иван, 1975). На наш взгляд, добывание младших возрастных групп нецелесообразно до тех пор, пока не потребуется сдержать рост популяции, чтобы уравнять равновесие в системе "копытные-пастбища". Преимущественный отстрел взрослых особей обычно ведёт к снижению биомассы стада, но в данном случае оно будет невелико, поскольку здесь не преследуется цель получения максимального уровня добычи, а в первую очередь удовлетворяются рекреационные потребности и речь идёт о 2-3 десятках животных. Поскольку в предгорьях деградации пастбищ под влиянием выпаса зубров не наблюдается, промышленная нагрузка должна быть ниже уровня прироста незаповедного населения, т.е. меньше 9%. Учитывая высокую сохранность молодняка зубров, можно рекомендовать на ближайшие годы 5-10% их поголовья, или 20-30 особей в качестве ежегодной нормы добычи. Разумеется, не может быть и речи об отстреле подсосных самок или охоте в суровые многоснежные зимы.

Добыча зубра должна служить и целям селекции, а это невозможно без зоотехнического учёта, дающего представление о качественном составе поголовья. Необходимо создать по горному зубру такие же "Опознания", какие уже есть по косуле, лани и др. копытным. Селективное изъятие больных, травмированных и имеющих выраженные экстерьерные недостатки особей будет способствовать оздоровлению популяции в целом. Принимая во внимание редкость зубров и большую научную ценность любых материалов по их морфологии, должна стать непре-

менным условием охоты обязательная сдача в научный отдел КПЗ морфометрических данных и черепа каждого отстрелянного зубра.

5. С точки зрения наиболее рационального использования поголовья, т.е. получения максимального количества продукции высоких товарных достоинств от минимального числа животных, промысел зубров выгоднее всего проводить в ноябре-декабре. Сжатые сроки охоты не будут вести к выработке у них излишней пугливости, которая может затруднить их добывание. В это время основная масса зубров из высоких ландшафтных зон откочевывает в предгорья, а там заканчивается выпас домашнего скота, сбор грибов, массовый туризм, начинается промысловая охота на других копытных, лиственные молодняки светлеет после листопада, выпадает первый снег и т.д. У зубров к ноябрю остевые волосы удлиняются, образуется густая подпушь и убойный вес животных достигает наибольшей величины, т.е. звери представляют максимальную ценность, как трофеи (Калугин, 1968). Хорошее физическое состояние животных, живость их поведения, красота осеннего леса и проч. обстоятельства делают охоту скрадом в это время чрезвычайно эмоциональной, отчего её рекреационное воздействие гораздо сильнее, чем в другие сезоны. В вопросе о сроках добычи зубров, помимо максимальной охотничьей результативности, немаловажен и биологический аспект дела. Изъятие части особей в начале зимы менее болезненно для популяции, т.к. сокращает число потребителей корма и создаёт лучшие условия для оставшихся животных, которые к тому же не беспокоятся уже потом ледями в самый тяжёлый для них период года. Разрежение поголовья в самом начале зимовки кроме всего ведёт к снижению повышенной нагрузки на пастбища в наиболее предпочтительных угодьях.