

УДК 599.735.5(470.6)

## ОСОБЕННОСТИ РАССЕЛЕНИЯ ЗУБРОВ (*BISON BONASUS MONTANUS*) НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

© 2008 г. С. А. Трепет

Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Майкоп 385000, Россия  
e-mail: trepet71@mail.ru

Поступила в редакцию 20.08.2007 г.

Исследован процесс расселения зубров (*Bison bonasus montanus* (Raut. et al. 2000)) на Северо-Западном Кавказе на основе связи между численностью и площадью освоенной территории. Показан ступенчатый характер расселения зубров на территории Кавказского заповедника и за его пределами. Сделан вывод о существенной роли в освоении зубрами местообитаний системы биологического сигнального поля.

Как известно, аборигенные зубры Кавказа (*Bison bonasus caucasicus* Satunin 1904) к середине 1920-х гг. были полностью истреблены. Восстановление исчезнувшего вида началось в 1940 г. на территории Кавказского заповедника. В течение последующих двух десятилетий зубры, впоследствии получившие статус горного подвида (*Bison bonasus montanus* Raut. et al. 2000) (Раутиан и др., 2000), освоили более 100 тыс. га горно-лесных и горно-луговых местообитаний в заповеднике и за его пределами.

Расселение зубров в период 1942–1965 гг. подробно описано Калугиным (1958, 1968), а после 1965 г. – Немцевым (1985, 1988, Зубр на Кавказе, 2003). Калугин обращает внимание на то, что племенная работа с зубрами и хозяйственная деятельность человека в районах разведения не препятствовали расселению восстанавливаемых животных и освоению ими новых местообитаний. Особенности влияния рельефа, набора кормов, их доступности в зимний период, численности животных на процесс расселения в указанных работах не рассмотрены. В 2000-х гг. происходит вторичное расселение зубров: в связи с антропогенным беспокойством за пределами Кавказского заповедника животные осваивают новые местообитания в его центральных районах (Трепет, 2004, 2005). Цель работы: изучение влияния на процесс расселения зубров различных факторов среды и этапов естественного формирования ареала *Bison bonasus montanus* на Северо-Западном Кавказе.

### РАЙОН, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

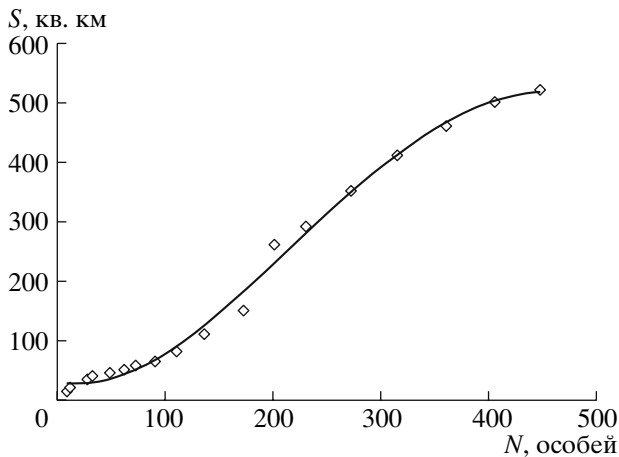
Расселение зубров в заповеднике происходило из двух центров: Кишинского и Умпырского зубропарков. Места их расположения были выбраны

с учетом биотопических потребностей восстанавливаемого вида в период загонного и вольного содержания, особенно в зимний период. Зубропарки закладывались в наиболее благоприятных местообитаниях аборигенных кавказских зубров. Кишинский зубропарк был расположен в долине р. Киша, на юго-западных, относительно пологих и малоснежных склонах хребта Сосняки. Здесь первые зубры появились в начале 1940 г. В течение 15 лет практиковалась загонно-выпасная система содержания зубров, которая предусматривала вольный выпас на естественных пастбищах, продолжавшийся 240–300 дней в году, с подкормкой в зимний период на территории зубропарка.

В долине р. Умпыр в восточной части Кавказского заповедника зубры появились позже: в 1953 г. сюда перегнали 18 зубров из Кишинского р-на разведения и практически сразу предоставили животным свободу передвижения.

Материалом для исследования послужили данные динамики численности и площади ареала зубров в период 1945–1965 гг. в Кишинском и Умпырском р-нах восстановления зубров (Калугин, 1968), в период 1965–1979 гг. – за пределами Кавказского заповедника (Зубр на Кавказе, 2003), а также результаты наблюдений изменения пространственной структуры популяции зубров в 1998–2007 гг. (Трепет, 2004, 2005; Трепет, Сипко, 2007).

Процесс расселения зубров исследован на основе связи между численностью зубров и площадью освоенных ими местообитаний. Зависимость между этими параметрами оценивалась с помощью корреляционного анализа. Для объяснения результатов исследования использованы положения концепции биологического сигнального поля, разработанной Наумовым (1967, 1971, 1973, 1979) и впоследствии развитой в исследованиях поведения и общей динамики популяций живот-



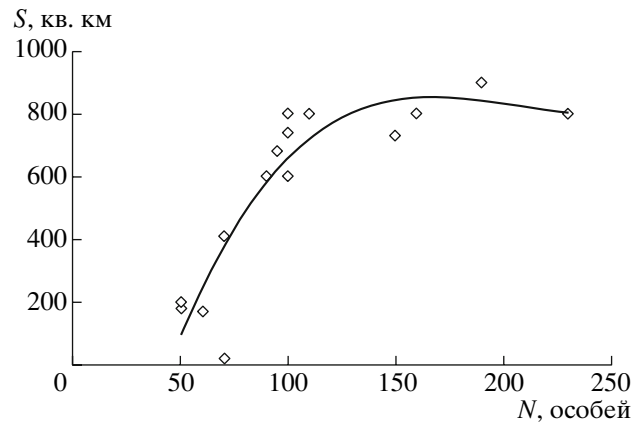
**Рис. 1.** Численность группировок зубров ( $N$ ) и площадь освоенных ими местообитаний ( $S$ ) в Кавказском заповеднике.

ных (Матюшкин, 1977; Наумов и др., 1981; Лисицына, 1988; Никольский, Мухамедиев, 1996; Никольский, 2003). Роль биологического сигнального поля рассматривалась в целом, этапы формирования и значение отдельных его элементов (троп, каталок и др.) не обсуждались.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 показана статистически значимая полиномиальная аппроксимация зависимости между численностью зубров ( $N$ ) и площадью освоенных ими местообитаний ( $S$ ):  $S = 7E-09N^4 - 2E-05N^3 + 0.0098N^2 - 0.3216N + 30.358$ ,  $R^2 = 0.99$ ,  $p < 0.001$ . Зависимость рассчитана для периода натурализации и первых лет вольной жизни животных (1945–1965 гг.). К концу рассматриваемого периода были освоены практически все доступные местообитания в пределах Кавказского заповедника и в дальнейшем здесь наблюдались лишь флуктуации области встречаемости зубров (Зубр на Кавказе, 2003). Как видно из рис. 1, увеличение площади освоенных местообитаний при постоянном росте численности, который в этот период составлял в среднем  $20.3 \pm 6.8\%$ , вначале происходило медленно, затем быстрее, но вскоре вновь замедлилось.

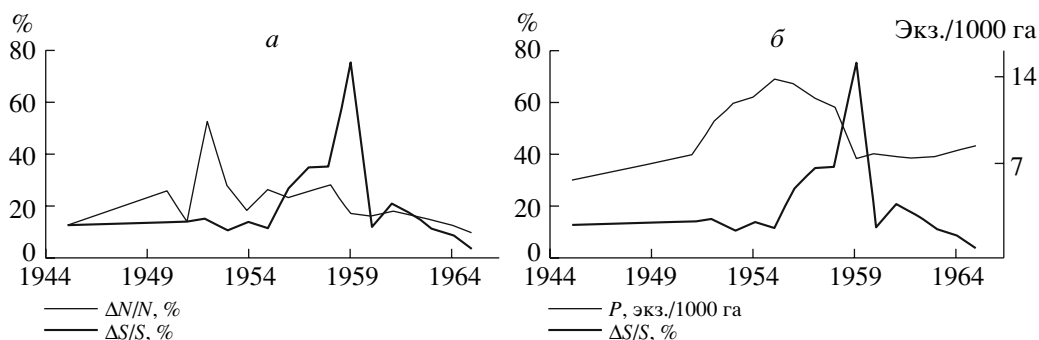
На рис. 2 показана тенденция изменения площади освоенной территории и численности зубров за пределами границ Кавказского заповедника. Полиномиальная аппроксимация зависимости между численностью зубров ( $N$ ) и площадью освоенных ими местообитаний ( $S$ ) здесь имеет вид:  $S = 0.0002N^3 - 0.1452N^2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



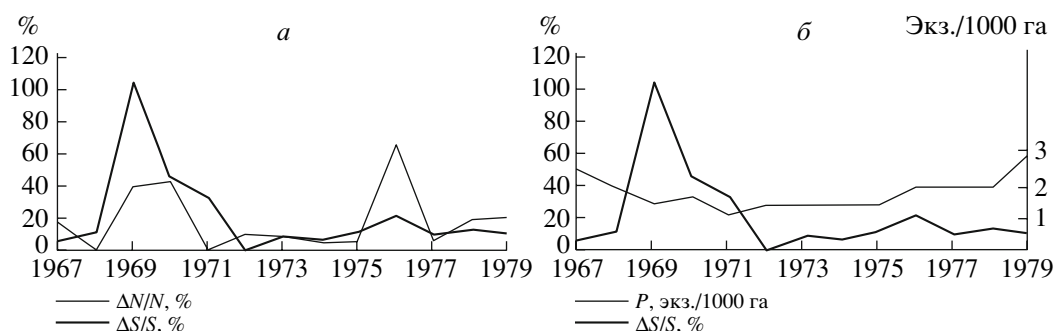
**Рис. 2.** Численность группировок зубров ( $N$ ) и площадь освоенных ими местообитаний ( $S$ ) за пределами Кавказского заповедника.

С-образный характер кривой на рис. 1 можно объяснить при помощи анализа динамики численности, плотности и ареала зубров (рис. 3). В период 1945–1955 гг. удельный прирост площади освоенных территорий ( $\Delta S/S$ ) был невысок и относительно постоянен (в пределах 11–15%), соответственно, процесс освоения новых местообитаний происходил медленно. Удельный прирост численности группировок зубров ( $\Delta N/N$ ) в этот период достигал 50% в год (рис. 3а), несмотря на высокую смертность зубрят (Калугин, 1968). Высокое значение  $\Delta N/N$  связано с тем, что до полной натурализации у зубриц был снижен возраст первого отела и период между отелами, а средняя плодовитость составляла 83.9% (Калугин, Немцев, 1976; Калугин, 1968). Плотность ( $P$ ) группировок зубров непрерывно росла (рис. 3б) и к 1955 г. составила в среднем 13.8 экз./1000 га. По данным Немцева с соавторами (Зубр на Кавказе, 2003), максимальная допустимая плотность населения зубров составляет 9.8 экз./1000 га. Этот показатель авторы рассматривают как параметр потенциальной емкости среды для популяции зубра на Северо-Западном Кавказе.

В течение последующих лет (1955–1958 гг.) значение  $\Delta S/S$  стало возрастать и постепенно достигло 35%. Плотность группировок зубров стала снижаться, но оставалась на довольно высоком уровне (в 1958 г. она составляла 11.6 экз./1000 га), при этом значение  $\Delta N/N$  оставалось примерно одинаковым. В 1959 г. удельный прирост освоенной площади скачкообразно увеличился до 73%. В этот год как кишинская, так и умпырская груп-



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



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

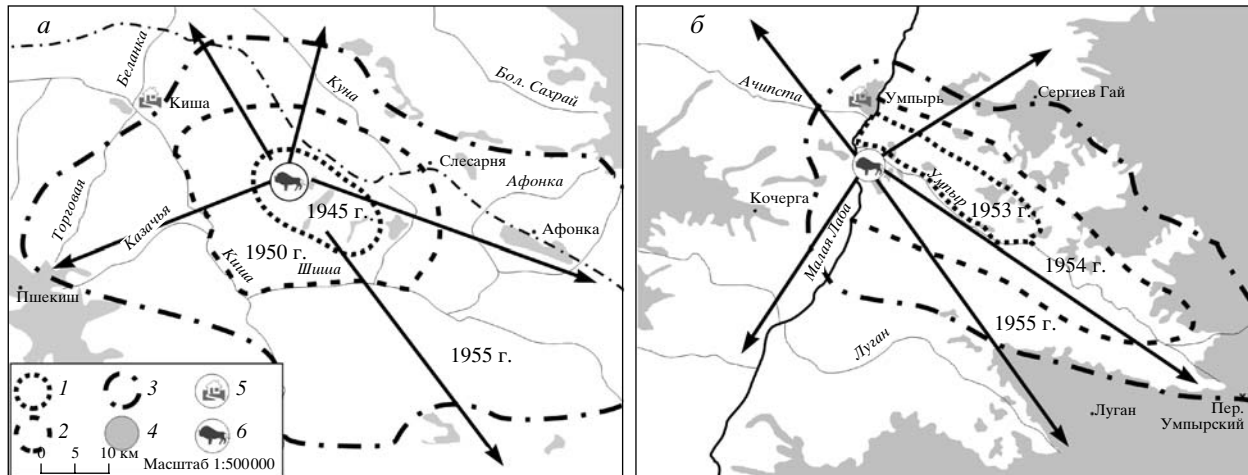
пировки зубров, несмотря на разную длительность существования, почти вдвое расширили свои пастбищные пространства. Резко упала плотность группировок зубров, стал снижаться и удельный прирост численности. С 1960 г. значения  $P$  и  $\Delta N/N$  варьируют незначительно,  $\Delta S/S$  постепенно падает до 4%.

Как видно из рис. 4, вне границ Кавказского заповедника скачкообразное расширение ареала произошло в 1969/1970 гг. вслед за первой в жизни зубров многоснежной зимой 1967/1968 гг. Удельный прирост площади освоенных территорий ( $\Delta S/S$ ) в 1969 г. составил 105%. Плотность группировки зубров в Кишинском р-не разведения в эту зиму достигла критической величины (13–15 экз./1000 га), и за пределы заповедника откочевало одновременно сразу несколько десятков животных. Плотность группировки зубров на смежной с заповедником территории при этом сократилась вдвое (с 3.1 до 1.5 экз./1000 га) несмотря на то, что удельный прирост численности ( $\Delta N/N$ ) за счет мигрантов увеличился до 40%. Этот факт говорит о масштабах расселения зубров в новых местообитаниях. После 1972 г. значение  $\Delta S/S$  было близко к 10% и лишь в 1976 г. составило 22%. В 1976 г. наблюдалось и резкое увеличение (с 5 до 67%) удельного прироста численности

зубров, что также связано с влиянием многоснежной зимы 1975/76 гг., вызвавшей откочевку зубров из Кишинского р-на заповедника в предгорье. Увеличение плотности группировки зубров за пределами заповедника (с 1.4 до 2 экз./1000 га) в 1976 г. связано с тем, что к этому году процесс расселения животных в новые местообитания был близок к завершению.

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

В процессе расселения и формирования ареала популяции зубров в Кавказском заповеднике, на наш взгляд, значительная роль принадлежит биологическому сигнальному полю. Основой, или



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

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

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

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

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

Большое влияние на процесс освоения новых местообитаний оказали первые в истории развивающейся популяции многоснежные зимы. По-видимому, не случайно практически все животные, погибшие зимой 1967/1968 гг. в Умпырской долине, были найдены в окрестностях бывшего зубрового парка, т.е. в месте их первоначального содержания. В этот год смертность популяции составила 23.9%. Примечательно, что в зимы 1971/1972 и 1975/1976 гг., близкие по климатическим условиям к предыдущей, потери оказались значительно ниже: 12.2 и 11.9%, соответственно. Снижение эффекта депрессивных зим Немцев (Зубр на Кавказе, 2003) связывал с “формированием адаптивной пространственной структуры популяции”: неблагоприятные условия среды привели к повышению эффективности использования зубрами пастбищных пространств. Причем в разных частях ареала этот процесс имел свои особенности: в Умпырском р-не зубры детально освоили горные склоны и речные долины (к концу 1980-х гг. здесь успешно зимовали не менее 250 животных), в Кишинском – появились мигра-

ционные традиции (зубры начали ежегодно спускаться на зимовку в малоснежные и богатые кормами предгорные районы).

К середине 1980-х гг. зубры освоили все доступные горные районы и предгорья на площади более 150 тыс. га. Однако беспрецедентное браконьерство в 1990-е гг. полностью разрушило обитающую за пределами заповедника кунскую и пограничную кишинскую территориальные группировки зубров (Немцев, 1999; Трепет, 2004). Уничтожена была преимущественно оседлая часть животных: Немцев (1999; Зубр на Кавказе, 2003) приводит сведения, что в 78% жертвами охоты были самки, наиболее консервативная часть популяции (количество половозрелых самцов на 100 самок в долине Киши изменилось с 93 особей в 1991 г. на 130 в 1997 г.).

Номадная, преимущественно самцовая, часть группировок откочевала в центральные районы заповедника, покинув благоприятные зимние станции и традиционные, наиболее длительно используемые летние местообитания в долинах рек Куна и Сахрай, на хребтах Дудугуш, Сосняки и Корыто. В относительно короткий срок зубры освоили зимние пастбища на открытых пространствах горных лугов плато Трю, Бурьянистого и Солонцового хребтов в центральных районах заповедника, где фактор беспокойства со стороны человека отсутствует (Трепет, 2005). Примечательно появление зубров в тех местах, где они зимой никогда ранее не регистрировались (Зубр на Кавказе, 2003), в частности, на лугах Бурьянистого хребта. Этот район был освоен практически за 2–3 зимних периода: в 2005 г. здесь зимовали 70 животных (при общей численности популяции 220–230 голов).

Такой характер освоения и использования территории можно назвать направленным. Быстрые сроки расселения связаны здесь, по-видимому, с наличием развитой системы биологического сигнального поля, которое позволило популяции не превысить критических значений плотности и эффективно избежать действия неблагоприятных условий. Примером направленного характера использования территории являются сезонные миграции зубров (Трепет, 2005). Местонахождение животных в тот или иной сезон года вполне предсказуемо. Миграционные пути удивительно рационально соединяют все жизненно важные для зубров элементы экосистем: сезонные пастбища, солонцы, броды через реки и др.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Освоение зубрами новых местообитаний в Кавказском заповеднике и за его пределами в период 1945–1979 гг. имело скачкообразный характер. Фактором, вызывающим резкое расселение

зубров, являлось увеличение плотности популяции. Накоплению критических значений плотности способствовало отсутствие системы биологического сигнального поля зубров. С ее отсутствием был связан и концентрический характер первоначального расселения животных.

Вторичное расселение зубров в центральных районах Кавказского заповедника, наблюдаемое в 2000-х гг., связано с влиянием антропогенных факторов. Оно не сопровождается увеличением плотности популяции зубров до критических значений и носит, благодаря наличию развитой системы биологического сигнального поля, направленный характер.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зубр на Кавказе, 2003. М.–Майкоп: Качество. 292 с.
- Казьмин В.Д., Абрамов Е.С., 2004. Проблемы создания популяции вольноживущих зубров в национальном парке “Орловское поле” // Проблемы сохранения и восстановления зубра. Данки. С. 61–64.
- Калугин С.Г., 1958. Зубры в естественных условиях Кавказского заповедника // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 4. Майкоп. С. 4–36. – 1968. Восстановление зубра на Северо-Западном Кавказе // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 10. М.: Лесная промышленность. С. 3–94.
- Калугин С.Г., Немцев А.С., 1976. Зубры Северо-Западного Кавказа // Охрана природы Адыгеи. Майкоп. С. 67–72.
- Лисицына Т.Ю., 1988. Лежбище северных морских котиков как биологическое сигнальное поле // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всес. совещ.). М. С. 62–65.
- Матюшкин Е.Н., 1977. Выбор пути и освоение территории амурским тигром (по данным зимних троплений) // Вопр. териол. Поведение млекопитающих. М.: Наука. С. 146–178.
- Наумов Н.П., 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. XLVI. Вып. 10. С. 1470–1486. – 1971. Уровни организации живой материи и популяционная экология // Журн. общ. биол. Т. 32. № 6. С. 651–666. – 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. Т. 34. № 6. С. 808–817. – 1979. Вопросы эволюционной экологии // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. Т. 84. Вып. 6. С. 15–24.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В. и др., 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Вопр. териол. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31–75.
- Немцев А.С., 1985. Динамика популяции зубров Северо-Западного Кавказа // Экологические исследования в Кавказском заповеднике. Ростов-на-Дону:

- Изд-во РГУ. С. 49-63. – 1988. Особенности биологии, охрана и пути использования популяции горных зубров Северо-Западного Кавказа. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИ Охраны природы. 20 с. – 1999. Демографический мониторинг популяции зубров Кавказского заповедника // Известия Центра системных исследований Майкопского государственного технологического института. Майкоп. С. 12–19.
- Никольский А.А., 2003. Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 443–449.
- Никольский А.А., Мухамедиев Т.Д., 1996. О территориальном консерватизме алтайской пищухи // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. Биол. Т. 101. Вып. 5. С. 15–29.
- Раутиан Г.С., Калабушкин Б.А., Немцев А.С., 2000. Новый подвид зубра *Bison bonasus montanus* ssp. nov. (Bovidae, Artiodactyla) // Докл. РАН. Т. 375. № 4. С. 563–567.
- Трепет С.А., 2004. Современный ареал популяции горных зубров Западного Кавказа // Изв. вузов Сев.-Кавк. регион. Естеств. науки. № 4. С. 74–79. – 2005. Миграции и кочевки современных зубров (*Bison bonasus montanus*) Северо-Западного Кавказа // Зоол. журн. Т. 84. № 6. С. 737–745.
- Трепет С.А., Сунко Т.П., 2007. Состояние популяции горных зубров на Северо-Западном Кавказе // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд териол. об-ва). Материалы междунар. совещ. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 505.

## SPECIFIC FEATURES OF SETTLING THE BISON (*BISON BONASUS MONTANUS*) IN THE NORTHWESTERN CAUCASUS

S. A. Trepet

*Caucasian State Nature Biosphere Reserve, Maikop 385000, Russia*

*e-mail: trepet71@mail.ru*

The settling of the bison, *Bison bonasus montanus* (Raut. et al. 2000), in the northwestern Caucasus was studied on the basis of the relations between the number of animals and the area of the developed territory. A stage character of the settlement of the bison over the study and adjacent territories is shown. An important role of a system of the biological signal field in the occupation of new territories is emphasized.