

СЕМЬЯ—ЯЧЕЙКА ПОПУЛЯЦИИ

А. Н. Кудактин

Популяция волков состоит из объединенных в семьи зверей, использующих для удовлетворения жизненных потребностей определенную территорию — семейный участок и одиночных зверей, ведущих обособленный образ жизни. Таких волков иногда называют популяционным «изгоем». В отличие от других группировок «гонимые стаи», временные группы нетерриториальных зверей, семья состоит из пары родителей и детей разного возраста: переряков, т. е. особей возрастом старше года (переживших ярило) и прибылых — потомства текущего года рождения. Количественный состав семьи варьирует в больших пределах от 3 до 13 особей и зависит от множества причин. Оптимальной считается семья из 6—7 особей (пары матерых — родителей: одного-двух переряков и двух-четырех прибылых). Такой состав семьи характерен горным районам Кавказа и определяется видимо размерами жертвы, на которую охотятся хищники, плотностью популяции и внутривидовыми механизмами. Максимальных размеров семья достигает осенью, когда подросшие прибылые, переряки и матери объединяются вместе, образуя сложную иерархическую группу с доминантами, саттеллитами и подчиненными особями более низкого ранга. Взаимоотношения между членами семьи очень сложные и определяются ее размерами, наличием и доступностью кормов, плотностью популяции.

Семейные волки преобладают в популяциях и составляют основу, число их не снижается ниже 60% от общей численности. Наличие семей с четко выраженной территориальностью и иерархией, придает популяции определенную стройность, определяют ее устойчивость к различным элиминирующим факторам.

Каждая семья занимает определенную территорию — участок обитания или как его, не совсем точно, называют — охотничий участок. Величина участков обитания семей определяется ландшафтом, плотностью населения копытных и популяций самих волков, степенью трансформации местообитания и др. В горах участки обитания волчьих семей не велики — от 10 до 50 км², на равнине, тундре и тайге размеры их могут превысить 300—500 км². По мере роста численности популяций размеры участков могут сокращаться, но только до определенных минимальных размеров. При этом в качест-

ве ограничителя размеров территории выступают внутривидовые механизмы — частота встреч особей, повышенные стрессовых реакций, межсемейные конфликты, увеличение числа «нетерриториальных зверей» и одиночек.

Волчья семья, занимающая определенную территорию со всей совокупностью остальных компонентов экосистемы, может представлять собой ячейку не только популяции, но и крупной системы взаимодействующих популяций. В качестве иллюстрации этого положения рассмотрим на конкретном примере одну из контрольных семей, обитающих на территории Кавказского заповедника.

Участок обитания семьи «Уруштен-2» (название дано по одвоименному урочищу) охватывает пойму реки Уруштен с притоками от устья р. Аспидной до устья р. Додогачей, северо-восточные отроги хребта Джуга, летом до перевала Аспидного и, вероятно, выше — до скал горы Уруштен. Минимальная высота над уровнем моря — 1100 м устье р. Додогачей, максимальная — 2897 м г. Джуга. На участке представлены все высотные пояса гор. До 50% территории (общая площадь 12 тыс. га) занимает пихтовый лес с примесью бука, осины, клена высокогорного, черемухи, рябины. Остальную территорию — субальпийские и альпийские луга, скалы, снежники. Семья типично высокогорная, судя по многолетним наблюдениям, на указанной территории держится круглогодично, что обусловлено наличием здесь зимовок туров, оленей, зубров, кабанов и постоянным обитанием этих видов в другие сезоны года. Таким образом, даже поверхностный обзор участка обитания дает основание считать его относительно полной экосистемой, где представлены все основные компоненты: крупные хищники (волк, медведь), микропопуляции или фрагменты популяций копытных, растительные группировки, луговые и лесные ассоциации.

Поскольку описываемая экосистема представляет собой определенное единство, связанное взаимодействующими компонентами, сделана попытка проследить эти связи через хищники.

Участок обитания

Четкие границы участка начинают проявляться уже с конца марта — начала апреля, в предлоговишный период, т. е. перед щенением волчицы. В этот период происходит разделение семьи. Переярки отходят от пары матерых и держатся в со-

седнем урочище или на периферии участка, хотя, судя по следам, продолжают контактировать с матерями. Начинается территориальное перераспределение членов семьи. Матери, занятые выращиванием щенков, занимают центральную часть участка, где расположены основные коммуникации: охотничьи тропы, водопой, места дневок, логово основное (выводковое) и «временные».

Логово используется волками для рождения и выкармливания малышей в первые 2—2,5 месяца жизни. Логово, найденное в разные годы, располагалось в дупле упавшей пихты, под корнями вывороченного ветром дерева, в расщелине скалы. Расстояние между ними не превышало 600 м. Обычно во второй половине лета (июль — август) семья покидает основное логово и переходит на новое место — «временное логово». Эти перемещения закономерны и не вызваны беспокойством со стороны человека. Места временного пребывания выводка на местности легко обнаруживаются по вою волчат, наличию большого числа тропинок к водопою, остаткам пищи, лежкам и пометкам, вытоптаным игровым площадкам. Размеры и конфигурация участка обитания в этот период зависят от многих факторов, но они значительно меньше осенних и зимних.

Перемещения матерей в логовничий период очень ограничены, а площадь осваиваемой территории не превышает 4,5—5,0 тыс. га. Звери придерживаются центра участка, где располагается логово, оттуда совершают кольцевые маршруты, контролируют основные миграционные тропы копытных. В этот период матери интенсивно метят территорию мочевыми (ольфакторными) метками, погребями: иногда в качестве меток применяются экскременты. Метки несут информационный характер и регулируют взаимоотношения разных семей. Американский исследователь Д. Мич, описывая поведение волков, сравнивает ольфакторные знаки с дорожным светофором: «метка старая — хозяин участка далеко, свет зеленый — можно идти на «чужую» территорию. Метка относительно свежая — будь внимателен — хозяин недалеко, — свет желтый. Метка свежая — хозяин рядом — опасность — свет красный». Подобная информативность меток особенно характерна ранневесеннему периоду. Ближе к лету интенсивность метения территории сокращается, метки утрачивают свое информационное территориальное значение и сохраняют лишь информационное значение как средство общения между особями.

Начиная с середины апреля, зона активности матерых расширяется. Хищники посещают лавинные русла, где обнаруживают и утилизируют трупы погибших в течение зимы туров, серн и других животных, специально в этот период охотятся мало, как бы давая копытным передышку после зимы. Аналогично ведут себя и перьярки, которые обретая самостоятельность, но еще не овладев приемами охоты, не проявляют активного хищничества.

Перемещения волков по участку обитания связаны с поиском добычи, поэтому маршруты пролегают по местам наиболее вероятной встречи с жертвами: по хребтикам, опушкам, долинам рек, ручьев, с посещением солонцов. Следуя маршрутом, хищники непременно посещают места прежних удачных охот. Тропления показывают высокую «организованность» в выборе путей перемещения по охотничьему участку. Так следуя маршрутом волков из указанной семьи на переход по тропе волков от логова в альпийскую зону (расстояние около 3,0 км) человек затрачивает 50 — 55 минут. Аналогичный подъем по произвольному маршруту занимал около полутора часов. Примечательно, что используя тропу волков наблюдатель за 3 часа встречал от 5 до 15 оленей и несколько кабанов. На произвольно выбранном маршруте за это же время более 5 — 6 животных встретить не удавалось. Для своих переходов и поиска добычи, волки используют тропы копытных, горные хребтики, просеки и другие удобные для передвижения места, которыми пользуются постоянно. Таким образом, на участке обитания семьи формируется постоянная сеть троп, которую звери хорошо знают и с учетом суточных потоков воздуха рационально используют.

Обычно в середине июня происходит первые перемещения выводка во «временное логово». Например, в 1981 г. они датированы концом июня, в 1982 г. началом, а 1984 и 1986 — серединой месяца. Расстояние, на которое перемещается выводок, варьировало от 400 м до 2 км. При этом семья ведет себя довольно скрытно. Так в 1981 г. выводок переместился всего на 500 м выше по склону хребта Джуга, где в конце апреля погиб взрослый зубр. Волки, а их было 4 (два матерых и два прибылых), устраивали дневки в 100 — 150 м по склону ниже трупа зубра. Перемещения их были ограничены участком площадью 5 — 7 км². Лишь матерый самец дважды за 7 дней — 21 и 28 июня проходил по тропе в район покинутого основного логова, оставляя метки в традиционных местах мечения границ участка. Наличие пищи было одной из

причин низкой активности волчьей семьи. Подобные ситуации нами отмечались и раньше, при зимних троплениях стай. При этом создавалось впечатление, что волки покинули участок обитания и только пограничные метки свидетельствовали о их присутствии. Кроме пары матерых и их потомства на участке держались два переярка. Следы их пребывания регистрировались в 6—7 км от центра активности матерых. В район логова они не заходили, но интенсивно обследовали долину р. Уруштен выше впадения в нее реки Аспидной. Периодически они проходили по тропе к местам, где матерый оставляя погребы и ольфакторные метки, но вглубь участка не шли, а неизменно возвращались обратно или изменяли маршрут. Поскольку, переярки обычно держались парой, их следы легко идентифицировались. Аналогичная ситуация повторялась и в другие годы, когда в семье было 2—3 прибылых и 2—3 переярка. При этом волки как бы двумя группами использовали участок обитания, дифференцируя нагрузку на группировки копытных.

В июле—августе семья перемещается в новое «временное логово» — ближе к субальпийскому поясу, куда в это время смешаются копытные. Контакты переярков с матерыми и прибылыми происходят чаще, а в конце августа—начале сентября семья объединялась вместе. Можно полагать, что по мере взросления щенков и способности их более широко перемещаться по участку, отношение матерых к переяркам изменится, а семья как бы восстанавливается. Процесс этот, видимо, важен, как для самой семьи, так и популяции в целом, поскольку происходят перестройки не только пространственной, но и экологической структуры популяции, обусловленные аналогичными изменениями у копытных.

В сентябре—октябре семья возвращается в район «основного логова», как бы завершив обход территории охотничьего участка. На основании многолетних наблюдений установлено, что весной: в апреле—мае на северо-восточных склонах хр. Джуга копытных почти нет. На восточных и южных — звери концентрируются по выгревным склонам. В это время волкам от логова до мест вероятной встречи копытных необходимо пройти 2—4 км. Позже, в июне и июле по мере схода снега и сезонного развития растительных сообществ копытные (в основном олени) поднимаются выше. Расстояние от логова до мест их концентрации удваивается. Волчата к этому времени уже способны перемещаться и выводок переходит на новое место — ближе к объекту питания. В авгу-

сте — сентябре копытные начинают осваивать северные и северо-восточные склоны гор, где вегетация растительности начинается позже, сюда же перемещаются и волки.

Таким образом, сезонное развитие растительных сообществ определяет в первую очередь территориальное размещение копытных, вслед за которыми перемещаются волки. При этом семья в течение года совершает как бы полный обход всей территории участка обитания, поэтапно используя одну из его частей на протяжении определенного времени. За этот период волки охотятся на все виды копытных или утилизируют остатки погибших от неблагоприятных погодных условий и лавин животных.

Зимнее освоение территории участка определяется в основном наличием и глубиной снегового покрова. Для примера приведем зимние наблюдения 1983 года. В феврале — марте на участке держалась пара матерых и два переярка (годовалый и двух — трехлеток). Матерые находились в стадии гона и широко перемещались по участку. Самец при этом интенсивно мегил территорию, оставляя урину через каждые 400 — 500 м. Переярки сопровождали матерых, следуя их маршрутом, но в 200 — 300 м выше или ниже по склону. За 10 дней февраля волки обошли почти всю доступную часть участка, посетив при этом даже места, где копытных не было. После этого волки возвратились в район логова.

Глубина снегового покрова в районе поляны Бурьянистой была 30 — 40 см, на Челепсах — 40—50 см, а у устья р. Синей — около одного метра. Склоны гор южной экспозиции местами были лишены снега и служили местами выпаса оленей, зубров, туров, сюда же поднялись кабаны. Снег в поясе пахтового леса хотя и был глубоким, но достаточно плотным. Волки успешно передвигаясь по нему, проваливались на 3 — 5 см. Олени и зубры оставляли след глубиной до 15 — 20 см. Перемещаясь по хребтикам, они пробили торные тропы на выгривные склоны. Хищники тяготели к долинам рек и были временно изолированы снежным барьером от копытных, придерживающихся более высоких мест. Такое размещение копытных и хищников оказалось не случайным. При обследовании долины реки Уруштен всего на трехкилометровом маршруте были обнаружены три места гибели копытных от волков (два кабана и олень): при многодневном троплении семьи волков выяснилось, что обследуя территорию, волки контролировали участок, ограниченный поймой реки. Все копытные, попавшие в такую зону контроля, преследовались ими, и в четырех

случаях из 9 стали жертвами. Видимо волки в данной ситуации имели преимущества, которые успешно реализовали. Вместе с тем, они, пересекая хребтики, по которым ходили вверх-вниз копытные, не делали попыток подняться на выгривые склоны и охотиться там.

Кабаны, обнаруженные на хребте Бурьянистом, держались верхней кромки пихтового леса, откуда выходили кормиться на «выдува» в альпийском поясе. При ежедневно повторяющихся снегопадах они постоянно поднимались выше, сокращая при этом переходы от мест дневок до кормежки до 200—400 м. Парадоксальное, на первый взгляд, явление — подъем копытных при увеличении глубины снегового покрова вверх — можно расценить как адаптацию к суровым сложным условиям среды обитания. Можно полагать, что такой сдвиг в поведении позволил микропопуляции кабанов не только освоить высокогорья, но и успешно выжить в условиях, близких к эстремальным. Основная масса зимующих на участке оленей держалась в средней части пихтовых лесов на высоте 1500—1700 м над уровнем моря, где после обильных снегопадов было много корма в виде лишайников на упавших пихтовых сучьях. Отсюда по хребтам олени выходили на свободные от снега выгривые склоны, где использовали запасы растительности субальпийских и альпийских лугов. В пойму реки спускаются обычно ослабленные или больные животные, которые элиминируются из популяции.

Зима 1986—1987 гг. отличалась большой снежностью и суровостью, что существенно отразилось на сезонно-стациональном размещении копытных и внесла коррективы во взаимоотношения хищник — жертва. Так, по данным метеопоста «Джуга», средняя температура воздуха с декабря по март изменялась в небольших пределах: $-4,2^{\circ}$ в декабре; $-4,6^{\circ}$ — в январе; $-3,9^{\circ}$ — в феврале и $-5,3^{\circ}$ — в марте. Минимальная величина: $-17,2^{\circ}$ отмечена 26 февраля. Снежный покров нарастал с декабря (средняя высота 53,1 см) по февраль (116 см). В марте снег уплотнился и высота его снизилась до 108 см. Вместе с тем, распределение снегового покрова и его плотность в разных участках были неодинаковыми. Доминирующие юго-восточные и южные ветры способствовали перераспределению снегового покрова не только на открытых местах и лесных полянах, но и на склонах, покрытых лесом. В субальпийском и альпийском поясах гор образовались достаточно большие площади выдувов (мест, свободных от снега), которые использовались копытными как зимние пастбища.

Специального обследования всей территории в зимний период не проводилось, что лишает нас возможности детального обсуждения вопросов стационального размещения и особенностей использования территории. Имеющиеся фрагментарные наблюдения свидетельствуют о том, что волки преимущественно сократили площадь охотничьей территории. Их следы регистрировали в основном в пределах лесного пояса и по долине р. Уруштен. Это, видимо, обусловлено как состоянием снежного покрова с одной стороны, так и размещением копытных — с другой. Так, зубры (7 особей) почти весь зимний период держались на Бурьянистом хребте, периодически спускаясь на поляну Бурьянистую и в лесной пояс по левобережью р. Уруштен. Там же отмечались следы пребывания оленей, которые совершали миграции вверх — вниз по хребтикам, спускающимся с Бурьянистого хребта к р. Уруштен. Кабаны регистрировались преимущественно в зоне пихтового пояса на высоте 1500 — 1800 м. н. у. м. Лишенные возможностей мигрировать вниз из-за глубокоснежья, они держались на ограниченных участках, по опушкам лесных полян, небольших ручьев. Поскольку плотность снежного покрова под пологом леса невелика — 0,35 — 0,45 г/см³ — волки в места обитания кабанов не поднимались.

Туры и серны были рассредоточены по выгревным склонам хр. Джуга, часть зверей спустилась по скалистым выходам в лесной пояс.

Постепенное накопление снега в горах с декабря и достижение высоты, превышающей 100 см в феврале, способствовало созданию экстремальных условий для кабана, отчасти оленя и зубров. Если последние два вида имели возможность мигрировать вниз по мере увеличения снежного покрова, то реакция кабанов была несколько иной. В прошлые годы по мере накопления снега кабаны поднимались выше, ближе к субальпийским лугам, где на выдувах и выгревах находили достаточное количество пищи для своего существования. В анализируемую зиму такого явления не отмечалось. Резкое увеличение высоты снежного покрова в третьей декаде декабря — до 97 см, сохранение этого уровня на протяжении всего января и увеличение его до 120 см в феврале ограничили перемещение животных в пределах 100 — 150 м². Кабаны, испытывая недостаток корма, перешли на питание корой пихты. Можно полагать, что питательная ценность этого вида пищи очень низка, поскольку один зверь, обглодав кору с 6—7 деревьев диаметром около 1 м на высоте 1,0 — 1,3 м, по

гибал. При обследовании территории весной (апрель) зафиксировано 7 мест гибели взрослых самцов возрастом от 3 до 8 лет. Интересно отметить, что самки с подсосками (сеголетков не отмечено) держались несколько ниже и тяготели к ручьям, где питались корнями, остатками растительности. Гибель их, видимо, была менее значительной, поскольку при обследовании мест их обитания трупов не обнаружено. Все встреченные животные (22) были внешне сильно истощенными, но активными и быстро убегали при появлении человека. Близкая ситуация наблюдалась в бесснежную, но суровую зиму 1972—1973 гг. в районе Умпыря. В начале февраля при полном отсутствии снега морозы достигали отметки -40° . Почва промерзла на 5—7 см, встала река Лаба, льдом покрылись многочисленные ручьи. Кабаны оказались лишенными всякой пищи, они стали формироваться в крупные гурты, отмечались случаи каннибализма. Волки в сложившейся ситуации были малоактивны и почти не охотились. Кабаны гибли от истощения, но основной отход составляли молодые особи. В зиму 1976—1977 гг. из популяции элиминировались крупные секачи, которые после гона не успели восстановить истраченные энергетические ресурсы.

Можно полагать, что гибель кабанов от бескормицы началась с конца февраля и продолжалась весь март. Это косвенно подтверждается активностью медведей, которые после выхода из берлог 10—15 марта начали утилизировать остатки погибших животных и убивать еще живых, но сильно ослабленных.

Волки в этот период держались в северо-западной части участка от Челепсов до Туровой Крепости с выходами на Бамбак, где всю зиму сохранялись большие участки, свободные от снега.

В целом, зима отличалась многоснежностью и достаточно высокой суровостью с сохранением отрицательных температур практически на протяжении трех месяцев. Показательно, что хищники в этот период не определяли территориального распределения копытных, хищничество их носило скорее компенсаторный характер, поскольку ослабленные бескормицей животные погибали естественной смертью.

Весна 1987 г. была затяжной и холодной с большим количеством атмосферных осадков. Наличие снегового покрова способствовало неравномерному территориальному распределению животных. Так, по данным метеопоста «Джуга», средняя температура воздуха в апреле составила $-0,114^{\circ}$, а

в мае — всего 6,7°. Вегетация растительности сильно задержалась.

При обследовании территории в апреле следы волка встречены только в районе р. Озерной, причем зверь только дошел до поймы реки и возвращался по пихтовому лесу в долину р. Уруштен и междуречью Б. и М. Челепсинок. Следов пребывания хищников в районе поляны Бурьянистой по долине р. Уруштен до устья р. Синой и по долине р. Аспидной не было. Это дало основание предположить, что в семье «Уруштен-2» или произошли количественные и качественные изменения, или семья изменила последовательность освоения охотничьего участка в связи с размещением копытных. Вместе с тем, в это же время (10 — 18 апреля) отмечено начало массовой подвигки оленей вверх. Олени вдоль склона хребта Бурьянистого поднимались от устья р. Бамбачки, Челепсинок к поляне Бурьянистой, где на выгравных склонах снега уже не было.

Летом (май — август) центр активности семьи в отличие от прошлых лет сместился в междуречье Большой и Малой Челепсинок ближе к пастбищу Бамбак. Основной охотничий маршрут проходил от устья М. Челепсинок вверх по хребту к Туровой крепости и далее до пастбища Бамбак. Заходы волков по долине р. Уруштен до поляны Бурьянистой, устья р. Аспидной и выше не отмечались. Судя по размерам отпечатков следов в семье «Уруштен-2», произошла замена или одного из матерых, или обоих (самца и самки). Состав семьи также отличался от прошлых лет, кроме пары взрослых зверей и пары прибылых отмечен след самки переярка. Таким образом, за последние 5 лет на участке держалось всего 5 волков. Вместе с тем, следует отметить наличие волчьих семей на сопредельных участках. Одна семья осваивала верховья р. Туровой, поднимаясь до перевала Аспидного. Другая — из Кабаньей балки — Порт-Артура — постоянно посещала пастбища Бамбак. Хребет Мастакан и Орлиный осваивала третья семья, члены которой отмечены нами в августе на правом берегу р. Уруштен — ниже и выше устья р. Озерной. Можно полагать, что волки соседних семей контактировали между собой, но соблюдали территориальную независимость.

Существенных изменений в освоении участка обитания волчьей семьи в осенне-зимний период (сентябрь — декабрь) не отмечено. Следы пары матерых зарегистрированы 29 ноября и 1 декабря в районе Туровой крепости и на склоне Джун-

га по правому берегу Большой Челепсинки (наблюдения А. В. Ромашина). В пихтовом лесу ниже метсопоста «Джуга» в ноябре и декабре отмечены следы и вой переряжки и пары прибылых. Таким образом, волки уже с начала зимы стали осваивать лесную зону участка обитания, значительно меньшую по площади в сравнении с ранее используемой. Можно полагать, что такое использование участка было и раньше, или обусловлено ранним выпадением снега (1 декабря 8—10 см) и откочевкой копытных с высокогорий в лесной пояс.

1989 год внес существенные коррективы в освоение территории членами волчьей семьи. Уже в апреле было выявлено нахождение на участке дочерней семьи. Волки резко изменили стереотип поведения, образовались две автономные зоны активности и взаимных контактов. Ситуация приблизилась к имевшей место в 1972—1974 гг. Но тогда основная семья занимала участок от поляны Бурьянистой до устья реки Синой, а дочерняя — район Челепсов. Участок между поляной Бурьянистой и речкой Озерной был «буферной зоной», куда волки изредка заходили, но, как правило, не охотились.

Первые признаки разделения территории между семьями намечались уже в марте, когда при авиаоблете территории зарегистрированы две группы волков: пара выше устья Имеретинки, четыре — в районе лагеря Уруштен. Первоначально разделение семьи было принято, как естественное сезонное освоение участка обитания, но, судя по оставляемым пограничным меткам р. Хрустальная, направленной хода зверей и их идентификации по размерам следа, было установлено, что это разные группы. Центр активности семьи «Уруштен-2» — материнской — сместился к междуречью Большой и Малой Челепсинки. Волки чаще стали ходить в район хр. Парныгу и пастбища Бамбак. Матерый периодически (раз в десять дней) в мае и июне подновлял метку на хребтике 51-го км тропы, заходил на Бурьянистую поляну.

Дочерняя семья держалась выше, центр активности охватывал долину р. Синой. Изредка волки спускались в долину Уруштена, два раза следы их отмечены по Имеретинке, но визиты были, видимо, краткими поскольку звери возвращались обратно по своей тропе. 10—15 июля в долине р. Синой выше серного источника в пихтовом лесу на склоне хр. Хрустального регистрировали вой семьи: пары матерых и трех прибылых. Можно полагать, что одним из членов вновь сформировавшейся семьи был член семьи «Уруштен-2», ранее освоивший указанный участок. Ориентировочная площадь

осваиваемого ими участка была невелика — всего 5—7 тыс. га, что примерно, равно минимальной охотничьей территории, описанной нами для Западного Кавказа (Кудактин, 1978).

Материнская семья в это время регистрировалась в междуречье Большой и Малой Челепсинки. Основные охотничьи маршруты проходили по хр. Парныгу, пастбище Бамбак, отрогам Джуги. Заходы волков в долину р. Аспидной и район пос. Бурьянистой регистрировались редко — дважды в июле и один раз в августе.

По мере подрастания волчат на смежных участках обитания волчьих семей, вероятность пересечения охотничьих маршрутов должна нарастать. В этой связи интерес представляют формирующиеся внутривидовые взаимоотношения. По имеющимся наблюдениям в августе и сентябре на магистральной тропе Челепсы — лагерь Холодный от лагеря Уруштен до устья р. Имеретинки стали появляться территориальные метки волков (погребы), нехарактерные для этого времени. Можно полагать, что волки «выясняли» территориальные отношения и, хотя они могли быть членами одной семьи, объединения в крупную группу не происходило. Впервые на участке регистрировалось 12 волков разного возраста и пола, плотность достигла 1 особи на 1000 га. Сложилась нехарактерная ситуация. Можно предположить, что хищники должны были активно контролировать своих жертв не только путем прямого преследования, но и формирования у них пространственной структуры.

В апреле 1990 г. на контрольной территории держалось пять волков: два взрослых самца, перерок, матерая самка и некружная волчица. Матерый самец, как и прежде регистрировался в районе Большой и Малой Челепсинки. 15—20 апреля по тропам и у пограничных меток отмечены его следы. Самка по участку не перемещалась, что дало основание предположить о наличии щенков. Судя по концентрации следов матерого (направления ходов) логово вновь было на левом берегу р. Уруштен на второй террасе, где оно располагалось в 1983—1985 гг. По долине р. Аспидной отмечался след небольшого волка (9 × 6,5 см), который держался долины и обследовал лавинные русла хр. Б. Джуга у Аспидного перевала. Следы крупного самца и самки-переряка встречены в это же время в верховьях р. Синей. Волки шли походом и, судя по манере хода, были «чужими». Пройдя магистральную тропой, они ушли в сторону р. Грустной. Следы другого прибылого волка отмечены в среднем течении р. Имеретинки.

Волк спустился со стороны хр. Хаджибей, где снега уже не было, прошел по долине около полукилометра и ушел обратно. Вероятнее всего, это был зверь из семьи «Ачипста» или «Алоус». Заходы матерых волков из указанных семей в долину р. Имеретинки имели место и раньше (1975, 1977, 1981 гг.). Вместе с тем, за период существования заповедника в долине р. Имеретинки волки постоянно никогда не жили. щенки здесь не регистрировались.

Летом следы пребывания волков регистрировались по долине р. Уруштен и Сией, на Хрустальном хребте, по долине р. Аспидной. Центр активности семьи находился в междуречье Большой и Малой Челепсинок, откуда волки совершали охотничьи маршруты. Детально перемещение выводка из основного логова в первое и второе «временное» не прослежено. Имеются лишь свидетельства о нахождении матерых и щенков в сентябре и октябре. Так, 2 сентября семья из пары матерых и трех прибылых отмечена выше Туровой Крепости по р. Б. Челепсинка. Через три дня следы такого же состава и вой регистрировали выше Аспидного балагана. По долине реки Сией в это время отмечен еще след одного крупного волка. По долине р. Имеретинки следов пребывания волков не отмечено. Следы семьи вновь зарегистрированы в начале октября в лесном поясе по долине р. Аспидной. Если это тот же выводок, который осваивает описываемую территорию, то использование охотничьего участка идет по ранее описанной схеме. При этом возникшее возмущение в 1988—1989 гг. из-за появления дочерней семьи снято. Часть волков, вероятно, эмигрировала за пределы участка, поскольку изъятие не проводилось. Саморегуляция состава семьи могла произойти в зимний период, когда трофические связи обострились, а ограниченная территория привела к повышенному антагонизму между основной семьей «Уруштен-2» и дочерней.

Сезонные перемещения семьи по охотничьему участку не хаотичны, а направлены на сохранение его территориальных границ поддержки коммуникаций и равномерную его эксплуатацию. При этом звери выбирают маршрут таким образом, чтобы избежать встреч с членами соседней семьи. Срок обследования отдельных частей участка и всей территории в целом варьирует от нескольких дней до нескольких недель и месяцев и зависит от ряда факторов: наличия добычи, плотности популяции самих хищников (соседних семей) сезона года, степени преследования. В горах, где перемещения зверей ограничены рельефом, период обследования участка пло-

щадью 100 км² составляет 5—7 дней. Выходы за пределы своего охотничьего участка для матерых зверей обычно явление редкое. Переярки в период формирования брачных стай и начале лета после распада семьи могут широко кочевать и выходить за пределы участка обитания родителей. Например, волк переяроч, помеченный в ноябре 1976 г. в Кавказском заповеднике в апреле был добыт охотниками в 120 км от места мечения по прямой. Существование жестких территориальных границ и периодические посещения их позволяют осуществлять межсемейные контакты и поддерживать стройную пространственную структуру. Между участками обитания семей формируются своеобразные зоны покоя, названные американским зоологом Д. Мичем (1977) «буферными зонами». Буферные зоны имеют различную ширину и конфигурацию, они регулярно посещаются членами разных семей, в их пределах располагаются обычно общие информационные ольфакторные метки. В «буферных зонах» волки обычно не охотятся даже при наличии там большого количества копытных, видимо это обусловлено прежде всего, вероятностью встреч с «чужими» волками, знанием местности. Хотя волки могут охотиться практически по всей территории участка, этого, как правило не бывает. Редко они преследуют копытных вблизи логова и у границ участка. Вместе с тем, в пределах охотничьего участка существуют места наиболее благоприятные для охоты, где особенности рельефа местности способствуют успеху. В горах это крутые склоны с выходом скал, глубокие балки с ручьями, камнепады и осыпи, буреломы, надувы снега и другие неудобные для перемещения копытных места. Участки территории, где охоты волков завершаются регулярно, нами названы «Волчьими загонами». О характере использования таких загонных мест можно судить по следующим наблюдениям.

21 мая 1972 г. при обследовании участка обитания волчьей семьи, внимание привлекли вороны и сипы, которые спустились в долину реки Алоус ниже слияния с рекой Хаджибей. При обследовании поймы реки в том месте были найдены остатки 7—8-летнего оленя, погибшего от волков 10—15 дней назад, здесь же в 20 м ниже по течению реки обнаружен олень-самец, убитый 1—2 дня назад. Труп первого оленя был съеден наполовину. Поблизости были найдены две хорошо заметные волчьи тропы и остатки семи оленей, погибших от хищников раньше. Некоторые кости (передние лопатки и нижние челюсти оленей) были уже полуистлевшими и позе-

леневшими, что свидетельствовало о их давности. Спустя 1,5 месяца при обследовании «волчьего загона» на реке Алоус найдены остатки самки-олени, погибшей от хищников 2—3 дня назад. 3 сентября 1972 г. наблюдали охоту матерого волка на самку-олени, волк преследовал олениху от солонца по речке в направлении волчьего загона. Хищник не достиг жертву, олень ушел в гору. Там же 18 сентября волки ночью убили полуторогадовавшую самку олени. Утром следующего дня наблюдали семью волков (пару матерых и трех припрытых), шедших от жертвы на дневку.

С октября 1972 по май 1973 г. волки в районе «Волчьего загона» убили 8 оленей, еще одного в мае и начале сентября.

На участке контрольной семьи «Уруштен» остатки жертв чаще отмечались у устья рр. Аспидной и Берложной, в нижнем течении Большой и Малой Челепсинок, в балке Глубокой. Попытки других «загонов» на участке обитания семьи результатов не дали. Однако из этого не следует, что волки за пределами указанных мест не охотятся вообще. Случаи гибели копытных от хищников отмечены и в других частях охотничьего участка, возникновение «загонов» определяется просто особенно благоприятными условиями охоты, прежде всего строением рельефа. Например «волчий загон» семьи Алоус располагался в непосредственной близости от солонца, т. е. места концентрации копытных в основном оленей. Широкая (250—300 м) долина реки Алоус, заросшая черемухой, постепенно сужаясь, переходит здесь в своеобразную воронку (30—40 м) с крутыми обрывистыми склонами. Это место по топографии можно сравнить с гигантским рыболовным неводом. Попавшее в такое место копытное — олень, кабан, становятся уязвимыми и обычно погибают от хищников. Места успешных охот на участке «Уруштен» носят иной характер, в одном случае это прижим скалы у реки, в другом естественная крупнокаменная осыпь, в третьем обрыв 10—15 м высотой, упав с которого копытные ломают ноги. Хотя «волчьи загоны» существуют на протяжении ряда лет, они не постоянны и в процессе изменения территориального размещения копытных, волки осваивают новые места успешных охот. Так, на контрольном участке, после многолетнего перерыва возобновили закладку соли на одном из бывших солонцов. Для удобства соль стали доставлять к месту закладки вертолетом. Поскольку пригодная для посадки вертолета площадка располагается между основным лесным массивом и березовым криволесьем, солонец сместили ниже

прежнего всего на 300 м. В первый же год после закладки соли вблизи обнаружены погибшие от волков туры и олени. При анализе ситуации оказалось: что турам для посещения солонца необходимо пройти через березовое криволесье и таким же путем возвратиться к ближайшим выходам скал, где они неуязвимы для хищников. Частые туманы и господствующие направления ветра в совокупности с особенностями рельефа, позволили волкам успешно охотиться на туров. Хищники быстро адаптировались к изменившейся обстановке и в районе искусственного солонца образовался «волчий загон». Таким образом, минимальное антропогенное вмешательство в экосистему (закладка солонца) без детального анализа экологической ситуации привели к сдвигу в существующих межвидовых взаимоотношениях, а через них и взаимосвязей всей экосистемы.

Нетерриториальные волки

Популяции волков в большинстве своем состоят из территориально разобщенных групп (семей), большую часть года придерживающихся определенных территорий (Сабанеев, 1977, и др.) и размножающихся «нетерриториальных» особей. Вопрос, какие особи входят в число нетерриториальных и какой образ жизни они ведут, в литературе освещен недостаточно, хотя о наличии таких зверей указывают многие исследователи (Макридин, 1959, Мич, 1970).

Многолетние наблюдения за контрольными волчьими семьями в заповеднике показали, что с момента рождения молодняка (апрель — май) и до октября, когда формируются стаи, переярки и размножающиеся взрослые придерживались периферии охотничьих участков матерых зверей или «свободной» территории. Часто эти звери объединялись в группы по 2 — 5 особей, что позволяло отличать их от территориальных размножающихся зверей.

Американские зоологи, рассматривая структуру волчьих популяций, отмечают стайных и одиночных бродячих зверей. Последние ведут кочевой образ жизни и жестко преследуются территориальными животными.

Существует мнение, что число нетерриториальных волков находится в прямой зависимости от плотности популяции и наличия свободной территории.

Нетерриториальные звери чаще регистрировались в глубоких урочищах заповедника, где вмешательство в экоси-

стему или минимально, или снято вообще, и на его периферии у мест выпаса домашних животных. Территория, используемая ими по площади значительно превосходила участок обитания 2—3 семей.

Так, на пастбище Большой Бамбак, где ежегодно выпасается 5—6 тыс. голов крупного рогатого скота, ежегодно регистрируется присутствие 3—4 выводков и несколько одиночных зверей. По сообщениям пастухов в июле—августе 1975—1976 гг. случаев нападения волков на скот не было.

Аналогичная ситуация сохранялась и в другие годы. Почти ежедневно в одном из гуртов от травм и болезней погибало одно животное. Павших животных пастухи обычно оставляли на «съедение» волкам и птицам-некрофагам. Обилие падали, видимо, не только привлекало волков в указанный район, но и было одной из причин «миролюбивого» отношения их к домашним животным.

На высокогорном пастбище Умпырь, так же прилегающем к территории заповедника, в августе—сентябре 1972—1976 гг. положение было иным. Здесь выпасалось около 4 тыс. овец и крупного рогатого скота. На овец, даже при наличии сторожевых собак, волки нападали почти ежедневно, как ночью, так и днем. Особое беспокойство причиняла стая из четырех взрослых волков. В районе пастбища, кроме указанной стая, держались два выводка, логова которых были нам известны. В трех случаях удалось выявить состав групп нетерриториальных волков. Так два волка из группы в 3 и 4 особи, убитые на пастбище Умпырь были 2—3-летними самцами и одной самкой, примерно двухлетней. В другом случае в стае, состоящей из семи волков, шесть из которых были убиты: оказалось три самца 2—3-летнего возраста, две самки двухлетки и самец матерый.

Нетерриториальными, видимо, могут стать и матерые волки, потерявшие щенков весной. Например, в мае 1975 г. в Апшеронском районе Краснодарского края из одного логова было взято 8 щенков, в другом, залитом водой после ливня, щенки погибли. Матерые из обеих семей в течение 5 дней интенсивно перемещались по своим участкам (регистрация следов, воя), после чего покинули это место. Следы этих двух пар появились в районе охотничьих участков лишь в ноябре. Вероятно, потеряв потомство, матерые волки вели кочевой образ жизни и фактически были «нетерриториальными». Следует отметить, что в описанном случае, территория, на которой жили волки, контролировалась охотниками и хищники

могли покинуть ее спасаясь от преследования. В дикой природе таких явлений может не быть и внутривидовые отношения строятся на другой основе. Кроме того, например в заповеднике при высокой плотности популяции «свободная территория» непременно была бы заселена. Можно полагать, что матери, лишившись потомства, ведут менее скрытый образ жизни, меняют объекты обитания, чаще нападают на домашних животных, широко кочуют, менее интенсивно метят территорию и охраняют гнездовой участок.

Поскольку «нетерриториальные» волки занимают обычно свободную территорию и часть охотничьих участков семей размножающихся, они поставлены в худшие кормовые условия, больше кочуют, являясь пионерами в освоении новых территорий, заполняют освободившиеся «ниши» в семьях, где погибают матери. Так, волк-переварок, помеченный нами на территории заповедника в сентябре, в декабре убит в Преградненском районе Ставропольского края, примерно в 120 км от места метения. В другом случае, щенок, помеченный в логове под г. Алшеронском, обнаружен через два года в Туапсинском районе на расстоянии 130—150 км от места метения.

Возможности «нетерриториальных» волков, особенно молодых, добыть крупное животное — лося, оленя, кабана — значительно ниже, чем у матерых и стай. Это обстоятельство может быть одним из условий их тяги к общению (формированию группы) или к более легкодоступной добыче (домашние животные, свалки, скотомогильники). Обилие и доступность в указанных местах пищи повышает шансы выживания большего числа зверей, способствует изменению стереотипа поведенческих реакций, адаптациям к новым условиям среды обитания.

Структура семьи.

Интенсивность освоения территории участка семьей определяется различными факторами, в числе которых не последнюю роль играет ее численный и половозрастной состав. За последние 10 лет в среднем на участке обитало 8 волков: из них 40% прибылых, 27,5% переварков, 32,5% матерых. В разное время за пределы участка эмигрировало 20 волков. Отсутствие мечения не позволило, к сожалению, зафиксировать момент смены сначала одного, а затем и, видимо, второго матерого в контрольной семье. Достаточно достоверно пока можно констатировать формирование новой семьи и ее

распад, причем последнее произошло не по вине человека. Интересно отметить, что увеличение численности волков на участке произошло после суровой, многоснежной зимы, когда казалось бы имела место экстремальная ситуация, но эта ситуация была критической для копытных, но не для волков. Поскольку на участке обитания волков за описанный период никаких регуляционных мероприятий не проводилось, на ее численный и половозрастной состав оказали влияние элиминация щенков в раннем возрасте (от рождения до трех месяцев), гибель прибылых в первый год жизни, гибель переярков, эмиграция за пределы участка. Более стабильной единицей семьи остается пара матерых, как было условлено нами (Кудактин, 1978). При ее сохранении потеря других членов семьи быстро компенсируется рождением прибылых. Роль переярков более многогранна, они могут быть и резервом популяции, и генетическим фондом, и фактором естественного ограничения численности.

Вместе с тем, достаточно длительный ряд наблюдений за семьей волка, всроятно, претерпевшей глубокие социальные изменения дает основание поставить несколько вопросов: каков период флуктуации численности популяции при длительном относительно стабильном ее составе?

— какие факторы среды: трофические, абиотические внутри или межпопуляционные взаимодействия выступают в качестве гомеостатического механизма?

— какие последствия на экосистемы конкретного района (участка) заповедника может оказать исчезновение семьи волка?

В литературе известно достаточно примеров многолетней сопряженной динамики волка и копытных (Mech, 1970; Frenzel, 1971; Peterse, 1977 и др.). Но в описанных ситуациях, даже классическом труде Д. Мича (1970) о волках и лосях острова Айал-Ройал, рассмотрены взаимоотношения хищник — жертва в замкнутой островной экосистеме, где волки были лишены возможностей эмигрировать и взаимодействовать с другими стаями, хотя последнее на втором этапе наблюдений стало одной из причин резкого сокращения общей численности волков. В условиях Кавказского заповедника, где пространственные перемещения волков ограничены только в многоснежные зимы, эмиграция особей из семьи носит, вероятно, компенсаторный элиминации механизм. В то же время наличие «резерва» нетерриториальных волков поддерживает внутривидовые напряжения. Если это поло-

жене справедливо, то регуляционные мероприятия путем изъятия особей из популяции снимают эти напряжения, выводят популяцию из климаксного состояния, стимулируют ее рост, нарушают естественный ход эволюции.

Волки и медведи

Кроме волков на участке их обитания постоянно держится небольшое число медведей. Часть из них живет здесь достаточно оседло, другие эмигрируют, третья проходит контрольную территорию по пути к зимним берлогам или в поисках нажировочных кормов. Сезонное размещение и численность медведей определяют ряд экологических факторов: сроки и интенсивность вегетации растительности, наличие лавин и гибель в них диких копытных, урожай кормов в ранневесенние месяцы и связанные с ним миграции.

Поскольку медведи взаимодействуют с волками, копытными, растительностью, численный состав их в пределах стационара представляет определенный интерес, поскольку дает возможность более глубоко анализировать межвидовые взаимодействия. Для анализа состояния популяции выделяли группы: крупные особи (размер плантарной мозоли был 13,0 см), средние (12,5—13,0 см), мелкие особи (12,5 см) и фенотипы (Кудактин, 1983) или экоморфы (Лобачев и др., 1989). Для анализа взяты более информативные периоды жизни вида — апрель, май и июль — август. Апрель — период выхода из берлог и занятия индивидуальных участков доминантными самцами. В это время, кроме того, медведи концентрируются в долинах рек, по лавинным руслам, где утилизируют погибших зимой копытных, охотятся на новорожденных оленят, поросят, преследуют ослабленных животных. В июле — августе медведи ведут относительно оседлый образ жизни перед началом осенних миграций к местам нажировки. В этой связи, сравнение состава части популяции, находящейся на определенной территории, представляет определенный интерес.

Динамика регистрации особей крупных, средних и мелких в апреле и августе в разные годы неоднозначна. Прослеживается тенденция сокращения числа крупных особей весной. Причин может быть несколько: общее сокращение численности популяции, эмиграции отдельных особей, более поздний приход зверей на контрольную территорию. Из указанных причин наиболее вероятна первая, т. е. прямое истребление зверей, откочесавших за пределы стационара к местам осен

ней наживровки. В то же время, в летние месяцы и общая численность, и состав населения медведей оказался отличным от весны. Если весной на участке в среднем держалось 4 медведя, то в августе их было 7. Показательны данные 1986 и 1987 гг., когда на участке держалось одинаковое количество зверей. Указанные годы были благополучными для медведя по кормам и звери не эмигрировали за пределы стационара или миграция носила узколокальный характер с небольшим размахом. Последующие годы отмечены сокращением числа медведей в весенние месяцы и увеличением в летние. Это может быть следствием притока зверей на стационар с сопредельных участков. Территориальное размещение медведей, несмотря на флуктуацию численности, существенных изменений не претерпело (рис.). Максимальное число медведей на участке было в 1988 г. — через два года после экстремально го по зимним условиям и благоприятным для хищников.

Фенотипический состав популяции, хотя и отражал структуру населения, оказался менее изменчив по годам. Среднее число зверей номинальной формы (А) и фенотипа (В) оказалось близким в летние месяцы и весной, когда на участке держалось примерно одно и то же число зверей.

Регистрация одинакового числа медведей разных фенотипов может быть показателем оседлости части зверей, что в общем подтверждается и общими данными встреч живогных без подразделения на фенотипы. Соотношение фенотипов весной изменялось: (А) — 66 — 80%; (В) — 33,4% и 20%. В августе, соответственно: 42,8; 60,0; 44,4; 45,5; 55,5% — для фенотипа (А) и 57,2; 20,0; 55,6; 54,5; 33,3%. В августе 1987 и 1990 годов зарегистрированы встречи медведей фенотипа (С) — редкого для северного макросклона Главного Кавказского хребта.

Количество встреч крупных медведей, соответствующих фенотипу (А), и особей данного фенотипа несколько различно. Это обстоятельство можно объяснить особенностями сбора и анализа материала. Общие сведения получены при регистрации следов животных различного размера, фенотипический состав — только на основании визуальных встреч.

Соотношение особей разного размера (возраста) и фенотипа на территории стационара по сезонам года близки к аналогичным для всей популяции: крупные особи — 18 — 23%; фенотип (А) — 60 — 66,5%; (В) — 33,4 — 43,2% (Кудактин, 1984; 1990). Таким образом, тенденции развития популяции в определенной мере отражаются в картине группи-

ровки зверей, обитающих в пределах стационара. В этой связи данные по составу популяции, полученные в ареале волчьей семьи, могут быть использованы для ориентировочной оценки состояния всей популяции.

Хищник — жертва. Охотничьи приемы волков

Взаимоотношения волков и копытных многообразны, но в своей основе они трофические. Хищник преследует добычу с целью завладения ею и использования в качестве пищевого объекта. Потенциально жертвой хищника может стать животное разного возраста, пола, физического состояния. В природе однако такое случается довольно редко. Чаще имеет место соревнование между хищником и жертвой на силу, выносливость, происходят взаимные адаптации. Приемы охоты хищников на разные виды жертв постоянно совершенствуются, как и адаптации копытных к преследованию.

Охота на оленей.

Наиболее легкой добычей волка могут стать новорожденные олени, еще не способные к быстрому бегу и активной обороне. Волки, обитающие вблизи мест постоянного отела оленей, систематически обыскивают здесь высокотравье и режут оленят. Наблюдения в районе Умпыря показали, что с 25 мая по 10 июня волки ежедневно посещают места отела оленей. Каждое утро мы находили их свежие следы в зарослях папоротника по обеим берегам р. М. Лаба, где оленухи прятали новорожденных. О количестве поворожденных можно судить по ежегодным находкам здесь 20 — 30 оленят на площади 300 га. Поиск их волками, вероятно, был не менее успешным. Часто новорожденных мы находили на островах р. Малая Лаба. Сюда хищники не заходили, и в течение 7 — 10 дней после отела все оленята на островках оставались целыми.

При разыскивании оленят волки проявляют большую сообразительность и находчивость. Поиск их напоминает поведение охотничьей собаки, отыскивающей дичь. Хищник ходит зигзагами, тщательно обследует наиболее вероятные места, часто останавливается и следит за поведением оленухи, которая обычно не удаляется далеко от лежки олененка. Занятый поиском, волк теряет осторожность, и может вплотную подойти к неподвижно стоящему человеку. Найденного олененка, вес которого не превышает 8 — 9 кг, волк съедает на

месте или уносит. Место гибели оленят удастся определить лишь по сильно примятой растительности и остаткам жертвы (капли крови, клочки шерсти, копыта). За пять лет обследованый мест отела оленей найдены всего 6 следов гибели оленят: два на территории Умпырского зубропарка в 1973 г., одно в зарослях азалик на склоне горы Ахцархвы, три в долине Малой Лабы. Наиболее вероятно гибель оленят от волков в первые дни их жизни. Примерно на 12—15-й день после рождения молодые свободно следуют за самкой, а на короткие дистанции мало уступают им в беге.

Так, 7 июля 1977 г. в Умпырском зубропарке волк около пяти минут гонялся за 10—12-дневным олененком. Расстояние между волком и оленем было 25—30 м. Олень убегал зигзагами, делал круги. Хотя волк срезал углы и прилагал усилия догнать жертву, это ему не удалось. Примерно в двухнедельном возрасте самки уводят молодых на субальпийские и альпийские луга. Например, в упоминавшейся долине Умпыря, после 18 июня при самом тщательном обследовании мы не нашли оленят.

Охота волков на взрослого оленя начинается с поиска жертвы. Обнаружив оленя, хищник приближается к нему на возможно более близкое расстояние, после чего следует стремительный бросок. Так, 12 декабря 1972 г. автор наблюдал охоту группы из 4 волков на трех оленей. Две взрослые самки и теленок лежали на склоне г. Акцархва в пихтовом редколесье. В 50 м от оленей волки разделились на две группы, одна из них направилась вдоль склона хребта, другая вверх по склону. Особи, поднявшиеся выше оленей, с расстояния 40 м стали подкрадываться к ним ползком, нижние же шли шагом, как бы обходя возможную добычу стороной. Один из находившихся наверху волков, приблизившись к оленям на 10—12 м, атаковал жертву. Расстояние до оленя волк покрыл в 3 прыжка. Олень-самка, быстро поднимаясь с лежки, была сбита с ног и метров пять катилась вместе с волком. Затем, встав на ноги и оставляя кровавый след, она бросилась вниз по склону. В 300 м ниже первого броска хищники уже всей стаей настигли и убили жертву. Вторая самка и теленок к моменту нападения волков уже стояли, но внимание их было обращено на хищников, проходивших внизу. В момент атаки они бросились вниз и в сторону. Длина их первых пяти прыжков превышала 4,5—5 м. Через 100 м олени свернули вверх по склону горы, прыжки их сократились до 2,5—

3,0 м. Пробежав около 600 м, олени перешли на рысь, а вскоре пошли шагом, останавливаясь для кормежки.

Из 36 охот, последовательность которых полностью восстановлена по следам, минимальное расстояние, с которого хищники атаковали жертву — 10,4 м, максимальное — 180—200 м. Эти данные хорошо согласуются с наблюдениями охоты волков на лося и белохвостого оленя в США, где хищники приближались к добыче на 9 и даже менее метров (Мич, 1966, 1970). При неудавшейся попытке убить животное на коротке, т. е. в пределах 100—300 м от начала преследования, волки часто прекращали погоню и продолжали свой путь. Из 99 зарегистрированных неудачных охот только в 14 случаях волки преследовали жертву до 3—4 км. Четыре из этих животных были убиты, 10 остальных оставлены. Горный рельеф Кавказского заповедника с большим числом глубоких ущелий, распадков, осыпей и скалистых участков практически исключают возможность длительного прямолинейного передвижения, что, видимо, и определяет характер погони.

О стимулах, побуждающих волков к началу охоты, судить трудно. Случайные встречи их с копытными, особенно в местах, где плотность последних высока (места зимовки, солонцы и др.), часты. Сигналом к преследованию, видимо, служит бегство жертвы, поскольку в тех ситуациях, когда животное не проявляло страха и не пыталось спастись бегством, хищники оставляли его в покое. Например, 23 сентября 1973 г. (наблюдение лесничего восточного лесничества заповедника Н. А. Миргородского) взрослый волк сделал попытку приблизиться к отдыхавшему на альпийском лугу оленю-самцу. Когда расстояние между волком и оленем сократилось до 15 м, олень встал, опустил голову и бросился на волка. Хищник, быстро развернувшись, начал убежать. Олень преследовал врага до кромки ближайшего леса (около 400 м), после чего вернулся на прежнее место. Аналогичные случаи зарегистрированы нами в 1974 и 1975 гг.

Анализ охот волка в Кавказском заповеднике показал, что хищники обычно не пытались нападать на олсней, находившихся выше них по склону (18 наблюдений). Часто волки, начав преследование, прекращали его уже после первых прыжков оленя в гору.

Зависимость охотничьего поведения волков от соотношения позиций хищников и жертв на горных склонах вполне объяснима. Животное, в панике бегущее вниз по склону горы, неизбежно теряет способность к маневрированию, увели-

чивается вероятность его столкновения с деревьями, пнями или повреждение конечностей на каменистых россыпях. Это подтверждается следующими наблюдениями у оленя самца, убитого волками 21 мая 1974 г. на р. Малая Лаба, была вывихнута передняя правая нога, олень бежал вниз. Погибшая от волков 23 сентября 1973 г. в устье р. Аспидной олень-самка имела на груди и правом плече кровоподтеки и гнойники размером 6 × 3 см, которые могли быть лишь результатом ушибов о деревья и камни. Перелом обеих ног был обнаружен у оленя-самки, зарезанной волками 12 февраля 1972 г. на реке Умпырь; животное также спускалось вниз.

Эти факты показывают, что волк, преследуя жертву, бегущую вниз по склону, получает определенные преимущества, которые во многом предрешают исход охоты. Когда же возможная добыча пытается спастись, уходя, вверх по склону горы, то между хищником и жертвой возникает состязание на силу и выносливость. Поэтому, справедливо полагает Д. Миш (1970) волки, создавая «испытательную ситуацию», как бы оценивают физические возможности жертвы, ее способность к активной обороне или степень выносливости при погоне. Вверх по склону способно бежать только здоровое и сильное животное; ослабленные болезнями и имеющие какие-либо физические недостатки, предпочитают убежать вниз.

Наблюдения показали, что существенную роль в успехе охот имеют естественные водные преграды. В зимний период замерзшие реки и озера являются местами наиболее успешных охот хищников (Формозов, 1946). Летом их роль несколько изменяется. Например, в августе 1968 г. лесник Н. И. Митрофанов наблюдал на реке Большая Лаба, как, спасаясь от преследовавшего ее волка, оленуха зашла в реку, ширина которой здесь не превышала 20 м, а глубина, судя по росту оленя, была не более метра. Несмотря на быстрое течение, олень мог стоять в воде. Волк предпринял четыре попытки атаковать жертву в реке. Малая глубина у берега позволяла хищнику приблизиться к оленю на 10—12 метров, дальше он плыл. Как только волк входил в воду и начинал плыть, оленуха делала несколько шагов вверх по течению реки, хищник при этом неизменно проплывал ниже. При четвертой попытке, когда волк проплывал особенно близко, оленуха пыталась ударить его передней ногой. Эта попытка была последней, волк, выйдя из воды, отряхнулся и скрылся в лесу.

Случаи спасения оленей от преследующих их волков в воде мы наблюдали 25 мая, 4 и 14 сентября 1972 г., 12 и 23 февраля 1978 г. на реке М. Лаба, 21 мая 1972 г., 16 — 18 сентября 1973 г., 16 мая 1977 г., 21 августа 1978 г. на реке Уруштен. В одном случае (16 — 29 сентября 1973 г. на реке Уруштен) волки неоднократно преследовали самку оленя, которая четыре раза спасалась от погони в воде. Так, 16 сентября 1973 г. в 19 час. 30 мин. два волка преследовали оленуху со стороны горы Хаджибей. Олень забежал в реку Уруштен и пробыл в воде 12 минут, волки на берег не выходили из-за присутствия человека, 17 сентября в 19 час. 10 мин. оленуха на большой скорости забежала в реку Уруштен и стояла в воде примерно 40 минут, пока прошли три группы туристов. 18 сентября в 20 час. оленуха была вновь обнаружена в реке. О близком присутствии хищников можно было судить по ее поведению: она тревожно оглядывалась и шла в самое глубокое место реки.

Наблюдения 26 сентября: 18 час. 15 мин., с правого берега реки Уруштен на косу у устья реки Аепидной на большой скорости выбежала самка оленя, вслед за ней в 15 — 20 метрах сзади два волка. Оленуха с разбега бросилась в реку и пошла в глубокое место. Один из волков тоже бросился в воду, но из-за большой глубины и быстрого течения был вынужден переплыть реку и выйти на другой берег. Охота была прервана появлением людей. 29 сентября 1973 г. в 6 часов утра на месте описанных выше неудачных охот обнаружен труп оленухи (7 — 9 лет), убитой волками. Эти наблюдения дают основание полагать, что оленуха держалась здесь в течение указанных 15 — 20 дней. При этом она неоднократно и успешно спасалась от хищников в реке.

Охота на кабана.

Приемы охоты волков на кабана несколько иные. Убить взрослого кабана-секача часто не под силу даже стае хищников, поэтому волки более охотно преследуют молодых животных.

Так, 23 мая 1973 г. в 15 час. 30 мин. на склоне хр. Уруштен автор наблюдал охоту пары волков на гурт кабанов. Свинья и шесть поросят примерно полуторамесячного возраста кормились на лесной поляне в 1 — 10 м от свиньи. На поляну в 20 — 30 м от кабанов вышли два волка. Встреча, видимо, не была неожиданной, так как свинья не проявила особого бес-

покойства, хотя поросята за несколько секунд собрались около нее. Один из волков начал обходить выводок по кругу, другой остался на месте. Когда волки оказались друг против друга, тот, который обходил жертву, сделал выпад в сторону кабачев. Свинья бросилась ему навстречу, в это время второй волк схватил поросенка и скрылся в кустах. Услышав визг поросенка, свинья устремилась за ним. Воспользовавшись отсутствием самки, первый волк также схватил одного из поросят и бросился бежать. Свинья собрала оставшееся потомство и торопливо повела его под полог леса в пихтовый молодняк. Была бы успешной охота, если бы в ней участвовал один хищник, судить трудно. В другом случае, в мае 1974 г. (наблюдение на отрогах Мастаканского хребта) волк в течение 20 минут сделал 8 безуспешных попыток схватить одного из семи поросят, которых охраняли две самки. Все атаки хищника были отрезаны, попыток нападения на взрослых животных не было. Случаи встреч двух самок вместе с поросятами в заповеднике не редкость (Дуров, 1974). Можно полагать, что временное объединение выводков кабанов является приспособлением к сохранению потомства.

В. П. Теплов (1938), оценивая темпы отхода поросят, отмечает, что их гибель нарастает довольно плавно и резко возрастает лишь на седьмом месяце жизни в октябре — ноябре, когда самки перестают охранять свое потомство.

Способы охоты на подсвинков и взрослых иные. 10 февраля 1973 г. на склоне г. Ахцархва по следам на снегу наблюдали, как пять волков после двух безуспешных попыток преследовать оленей, поднимались по хребту к скалам, где часто останавливались на дневку. Примерно в 600 м выше тропы Умышрь — Алоус волки обнаружили в 20 м от себя отдыхающих под пихтой шесть свиней. Хищники некоторое время топтались на месте, причем два из них ложились на снег. Затем группа разделилась: матерый и прибылой ушли влево и, как выяснилось позже, устроили внизу засаду; три других стали подниматься правее и вверх по склону горы, как бы обходя свиней стороной. Примерно в 15 м от жертв волки поползли. На снегу четко обозначились следы двух ползущих хищников, третий, видимо, полз сзади. Когда расстояние сократилось до 9—10 метров, свињи, вероятно, обнаружили врагов и встали. Здесь волки лежали несколько минут, так как снег был уплотнен сильнее. Затем свињи побежали вдоль склона, за ними бросились волки. Можно полагать, что волки не имели намерения догнать жертв, поскольку длина их прыжков не

превышала двух метров. Маршрут свиней проходил мимо двух волков, отделившихся от стаи раньше. При этом три кабана пошли по верхней тропе, два по нижней, один, видимо, секач, с лежки бросился вверх по склону горы. Верхние (тропе) прошли в трех метрах выше залегающих за упавшим деревом волков, но не были атакованы. Двое других, судя по следам, подсвинки, шли в 18—20 м ниже хищников и были атакованы. На седьмом прыжке (20—23 метра от места засады) волк, скорее всего матерый самец, сшиб одного из подсвинков. Оба зверя 10 м катились по склону горы, после чего кабан освободился от хищника и продолжал бежать вниз. Вслед за ним устремилась вся стая. На протяжении следующих 50 м волки уже всей стаей еще три раза атаковали жертву, остановили и убили ее.

В другом случае (17 февраля 1974 г.) волки убили 3—5-летнего, сильно истощенного кабана на левом берегу реки Цахэа. Из-за отсутствия снега не удалось проследить полную картину этой охоты, однако было выяснено, что в охоте участвовало четыре волка. Сначала они преследовали кабана по тропе и нанесли ему несколько ранений (на тропе остались клочки шкуры 2×2 см и большие пятна крови). Но неизвестно, чем окончилась бы охота, но спасаясь от хищников, кабан подал в узкий проход между скалами, оканчивающийся тузиком, где и был убит. Судя по следам, кабан отразил несколько атак хищников, так как на земле кроме шетины валялись и клочки волчьей шерсти.

В 28 полностью прослеженных нами охотах, в 10 — кабаны спасались бегством, в 10 — волки атаковали жертву по 2—3 раза, после чего прекращали преследование, в 8 — кабаны не проявили страха, не убежали и были оставлены хищниками. Так, 14 января 1973 г. (тропление) два матерых волка поднимались вверх по склону горы Ахсархва. В зоне пихтового леса волки наткнулись на отдыхавшего под пихтой секача. Судя по следам, волки находились от него в 10—12 метрах. Здесь хищники потоптались на месте, затем возвратились по своему следу 10 метров назад и по дуге радиусом 30 м обошли лежавшего кабана, который, видимо, их видел, но с лежки не вставал. Уже с другой стороны волки приблизились к нему на 12—15 м, но нападать не стали, а продолжали свой маршрут. Кабан поднялся с лежки лишь при нашем приближении к нему на 10 м. Судя по лежке, кабан поворачивался по ходу волков и все время был к ним мордой.

4 февраля 1973 г. (тропление) три волка встретили кормящегося секача на поляне Алычевой. Они обошли его по кругу радиусом 25 — 27 м, придерживаясь кромки леса и, не предприняв попыток к нападению, ушли.

При охоте на кабанов волки убивали своих жертв, определенным приемом — хваткой за бок около паха. Раны в этой области тела обнаружены почти у всех погибших кабанов, остатки которых нам удалось обследовать.

Охота на туров и серн.

По данным В. А. Котова (1968), туры мало уязвимы для волка в условиях скального рельефа, на ровных же участках они уступают хищникам в скорости бега. Видимо, это одна из важных причин того, что туры всегда тяготеют к скалам. Однако стада взрослых туров не редко можно видеть на значительном от них удалении.

15 июля 1968 г. на горе Малая Джуга В. В. Дуров наблюдал охоту за турами. При приближении волка к пасущимся турам взрослые козлы сбились в стадо, образовав при этом замкнутый круг. Самки и козлята бросились к скалам. Волк преследовал их до начала скалистого участка, однако успеха не имел.

25 мая 1974 г. на Аспидном перевале найдены остатки тура самца (13 лет), погибшего от волков. По оставшимся на снегу следам и клочкам шерсти удалось установить, что тур был убит волками при переходе со скального участка хр. Аспидного на гору Большая Джуга. Расстояние между ближайшими выходами скал в этом месте превышало километр. Этого расстояния для стаи из 4 волков оказалось достаточно, чтобы догнать и убить жертву.

26 сентября 1976 г. в районе Дзитаку-Перевальная волки убили самца тура 6 — 7 лет. По сообщению лесника П. М. Сапельникова очевидца этого происшествия, удалось восстановить детали охоты. Ранним утром самки с сеголетками спустились к озерам, где имелись солевые источники. Ширина долины здесь 250 — 300 м, причем местность изобилует крупными валунами. Нападение на туров произведено с расстояния 30 — 40 м из-за камня. Длительность преследования, видимо, не превысила 150 м. Тур был убит в 20 метрах от скал горы Перевальной, куда ушли остальные животные. В охоте участвовало 4 хищника.

24 декабря 1976 г. лесники заповедника Г. И. Кулешов и А. И. Новоселов на горе Большая Джуга наблюдали охоту шести волков за стадом из 32 туров. Волки разделились на две группы. Два обошли стадо сверху, со стороны скал и сделали попытку атаковать. Туры побежали по тропе к другим выходам скал, где их в засаде ожидали четыре волка. Впереди стада шла старая коза. Не добежав до волчьей засады 15—20 м туры, как по команде, остановились и стали прыгать с 10—12 м обрыва на нижнюю тропу. Волки выскочили из засады, но прыгать вниз за жертвами не стали.

Гибель серн от волков зарегистрирована нами дважды: на отрогах хр. Ятыргварта в сентябре 1973 г. и на горе Лугань в августе 1975 г. Охоту волка на серн описывает И. В. Жарков (1959). Обычно серны мало реагируют на близость хищников — медведя или волка, полагаясь, видимо, на быстроту своих ног.

В августе 1967 г. опытный лесник заповедника П. Г. Елчин наблюдал на хр. Ятыргварта охоту волков на серн. Два волка поднялись на альпийский луг, где паслись шесть серн. Один из хищников залег за камнем в 400—500 м по пути передвигавшихся животных. Второй через 5—10 минут стал медленно к ним приближаться, направляя их ход в сторону засады. Серны при приближении волка побежали вдоль склона горы и оказались в 15—20 м выше камней, скрывавших второго зверя. Последний бросился на них, но серны легко ушли от погони вверх по склону горы. Через 300—400 м они успокоились и начали пастись. Волк-загонщик подбежал к своему напарнику и укусил его за плечо, после чего пошел вслед за убежавшими сернами. Через 15—20 минут серны внезапно бросились вниз, одна из них упала. Момента падения наблюдатель не видел. Можно полагать, что волк, обойдя серн сверху, удачно атаковал одну из них накоротке. Оставшиеся пять серн, отбежав 400—500 м ближе к скалам, тревожно посвистели и начали пастись. К волку, убившему серну, стал приближаться второй. Когда расстояние между волками сократилось до 10—15 м, хозяин добычи оскалил зубы и выступил навстречу неудачливому напарнику. Столкновения между хищниками не произошло. Пытавшийся приблизиться зверь остановился, затем медленно пошел вниз по склону горы и вскоре скрылся в лесу. Были эти волки членами одной семьи или нет, не ясно.

В августе 1975 г. на горе Лугань два волка атаковали серн у слонца из засады. Охота была успешной.

Охота на зубров.

Достоверных нападений волков на взрослых зубров в заповеднике не отмечено, хотя поголовье последних уже превысило 800 особей (Калугин, 1978). В 1974 г. на Нижне-Алосских полянах лесник Н. И. Митрофанов наблюдал, как волк пытался схватить новорожденного зубренка, которого охраняла зубрица. Перед каждой атакой хищник делал несколько кругов вокруг жертвы, припадал к земле, выбирая удобный момент. Мать зорко следила за действиями врага, но пока он был далее 10 — 15 м, агрессии не проявляла. Когда же хищник подходил ближе, она коротким броском отпугивала его. Охота была прервана вмешательством наблюдателя, который выстрелом из карабина испугал зверей. На взрослых здоровых зубров волки, как правило, не нападают, хотя трупами павших животных питаются. Волки начинают посещать трупы зубров лишь после того, как они частично будут расклеваны хищными птицами. Ни в одном из 8 наблюдений не удалось установить, чтобы на свежем трупе зубра волки сделали самостоятельный разрыв шкуры. Вероятно, что волки проявляют повышенную осторожность даже к павшему зубру. Известно, что при охоте на бизонов стая волков нападает на отбившееся от стада животное и наносит ему несколько ран. В последующие дни хищники следят за подранком и, когда он ослабнет от ран и потери крови, убивают его (Fuller, 1966).

Охота на других животных.

Косуля в заповеднике редка. Приемы охоты волка на нее сходны с охотой на оленя.

В некоторых районах заповедника обитает заяц-русак, встречающийся в пище волка (Теплов, 1938). Наибольшая плотность русака в долине Умпыря, по правому и левому берегу Малой Лабы, но волки редко охотятся на них. За 8 лет наблюдений отмечено всего две охоты волков на зайцев.

Взаимоотношения волка и копытных, судя по результатам охот, весьма сложны и многообразны. Наблюдения показали, что не все охоты волков заканчиваются благополучно для них. Например, в марте 1972 г. на льду Малой Лабы недалеко от погибшей оленихи найдена мертвая волчица с травмой черепа (личное сообщение помощника лесничего П. Ф. Цуканова). Судя по характеру травмы, волк был убит оленицей. В мае 1973 г. сотрудник заповедника И. М. Шабанов

по правому берегу р. Ачинсты нашел волка переряка, убитого оленем. У волка было раздроблено правое плечо. В декабре 1978 г. на Малой Лабе найдены два волка-переряка, убитых оленями. Наряду с успехом волки по разным причинам часто терпели неудачу. В целом успешность охоты волков на копытных за рассмотренный период можно представить в виде схемы (рис. 16).

При охоте на оленей 57 (36,6%) нападений оказалось удачными, в остальных 99 (63,4%) случаях хищникам по разным причинам не удалось убить встреченное или преследовавшееся ими животное. Сходные показатели получены и для кабана: удачных охот 12 (30,0%), неудачных 28 (70,0%).

Успешность охоты волков на копытных зависит не только от способов ее проведения и внешних условий, но и от числа участвующих хищников. Возможностей убить жертву (копытное) у стаи несомненно больше, чем у одиночки. Этим, видимо, объясняется стайный образ жизни волков зимой, в наиболее трудный для жизни вида период (Зворыкин, 1950, Козлов, 1955 и др.). В 200 охотах волков на оленя и кабана, зарегистрированных в заповеднике, участвовали одиночные звери, пары и стаи (табл.). Общее число неудачных охот как у одиночных волков, так и при действии стай значительно выше удачных. Стаи чаще убивали своих жертв (37,9%), чем одиночные (30,1%) и пары.

Таблица 13

**ЧИСЛО СОВМЕСТНО ОХОТЯЩИХСЯ ВОЛКОВ И УСПЕШНОСТЬ
ИХ ОХОТЫ НА ОЛЕНЯ И КАБАНА**

Количество волков, участвующих в охоте	Абсолютное число охот		Успешные		Неуспешные	
	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%
1	63	100,0	19	30,1	44	69,9
2	58	100,0	21	36,2	37	63,8
3 и более	79	100,0	30	37,9	49	62,1
Всего	200	100,0	70	35,0	130	65,0

Самая большая стая, зарегистрированная у жертвы, объединяла восемь зверей. Обычно при охоте на копытных стая разделяется на несколько групп (см. описание отдельных охот). Такое поведение волков на охоте может быть связано с особенностями иерархии стаи или различиями в способности убить жертву у зверей разного возраста. Играет, вероят-

но, роль и задача обучения приемам охот молодняка. Вожаками разделившихся группы были матерая самка или самец, членами — прибылые и переряки. Разделение стаи на группы повышает вероятность успеха, так как, следуя различными маршрутами, хищники шире обследуют территорию и встречают большое число жертв. В случае успеха стая объединяется и совместно использует добычу.

Взаимоотношения крупных хищников и копытных

В Кавказском заповеднике в разное время проблему взаимоотношений волка и копытных пытались разрешить сначала В. А. Котов (1969), К. Ю. Голгофская (1970), а позже Б. В. Дуров (1974), А. Н. Кудактин (1975 — 1985). Принципы и методы ее решения были различными: в первом и втором случаях сделан анализ соотношений пастбища — копытные, в последующих — копытные — хищники. При этом, анализировались показатели, характеризующие всю популяцию хищников и жертв. Такой подход давал общее представление о динамике соотношений в системе, но явно был недостаточным для определения баланса. Используя современный подход к решению этой сложной проблемы на уровне семьи волка и группировок копытных, обитающих на конкретной территории, удалось получить более конкретные объективные данные о функционировании экосистемы.

На участке обитания семьи «Уруштен-2» обитают все шесть видов копытных, населяющих заповедник. Сезонная динамика их численности варьирует в широких пределах, определяя благополучие хищников. За последнее десятилетие (1980 — 1990 гг.) на участке отмечено сначала двухкратное увеличение оседлой группировки оленей, а затем ее сокращение.

Численность туров остается относительно постоянной. Микропопуляция кабана претерпела большие изменения, появилась косуля. Существует мнение, что сокращение численности оленя — результат глобального загрязнения окружающей среды и последствия Чернобыльской аварии. Достоверность этих предположений требует проверки. Вместе с тем, зафиксированный факт сокращения численности оленей в пределах полигона стационара имеет место. Полагать, что в этом процесс ведущую роль играют хищники, нет оснований.

Наблюдения за пространственной структурой популяции оленей позволяют предположить о воздействии на группировку копытных антропогенного фактора. Во-первых, это интенсивное движение вертолетов над полигоном стационара, второе — изменение сроков и мест закладки искусственных солонохов и связанное с ним разрушение пространственной структуры популяции; третье — увеличение фактора беспокойства на сопредельной территории. Концентрация оленей в летние месяцы на хр. Б. Джуга, Аспидный и отрогах г. Урдутен привлекает наблюдателей. Посещение этих мест и облет на вертолете приводит к распаду крупных стад, разрушению социальной структуры, что не может не отразиться в целом на динамике популяции.

Вместе с тем, общие данные о численности копытных даже в абсолютных показателях не отражают степени воздействия на них хищников, поскольку популяцию составляют особи различного возраста, пола, физического состояния (табл. 14).

Попытки выявить точное или хотя бы близкое к реальному количество молодняка, погибающего от хищников, не дали положительного результата. Детальные наблюдения за отдельными особями и группами самок оленя, проведенные с мая по август, показали, что в первые 8—10 дней самки уводят телят выше в горы, где формируются смешанные стада численностью от 10 до 200 особей. Поскольку крупные стада разбиваются на части, затем вновь объединяются вместе, учесть темпы отхода сеголетков очень сложно. В сложившейся ситуации приходится использовать относительные показатели структуры разных стад. Начиная с середины июля, на отрогах г. Джуги почти ежегодно регистрируются крупные скопления оленей, объединяющие до 120—200 особей, но они обычно недолговечны, через 3—5 дней или после одной-двух охот на них волков стадо распадается на более мелкие группы, которые затем объединяются вновь. В случаях, когда стадо несколько дней держится в определенном месте, степень воздействия оленей на растительность может превысить допустимые нормы поскольку здесь на первое место выходит не эффект стравливания зеленой фитомассы, а механическое вытаптывание. Эти явления не характерны для туров и серн, воздействие которые на растительность более рационально.

Поскольку межвидовые взаимоотношения хищников и копытных многообразны и определяются конкретными условиями среды обитания, анализ их весьма сложен. В этой связи,

многолетняя сезонная динамика соотношений численности и биомассы в системе хищник — жертва может стать одним из универсальных показателей межвидовых взаимоотношений и быть отправной точкой при определении баланса трофической цепи.

В случаях, когда для анализа используются усредненные показатели биомассы или общие цифры численности, возникают определенные сложности в определении темпов использования пищевого ресурса, влияния хищников на экологическую структуру популяции жертвы, выявление оптимальных структурных взаимоотношений.

За последние пять лет постоянных наблюдений суммарная численность копытных как в целом, так и по отдельным видам, существенно изменилась (табл. 16). Увеличение численности копытных, т. е. насыщение копытными отдельных участков территории, при общем снижении поголовья неизбежно увеличило внутривидовую конкуренцию за кормовые ресурсы. Контакты зверей на солонцах и пастбищах, основных коммуникациях, стали более частыми. Это неизбежно привело к изменению их сезонного территориального распределения и уязвимости от хищников.

Таблица 14

ЧИСЛЕННОСТЬ КОПЫТНЫХ НА СТАЦИОНАРЕ

Вид	1966	1967	1968	1969	1990
Олень	725	635	524	520	490
Тур	220	227	231	225	232
Серна	107	97	33	83	75
Кабан	42	12	15	20	22
Зубр	12	10	14	16	13
Косуля	8	12	16	26	20
Всего копытных:	1114	991	831	890	852
Волк	6	6	9	9	7
Медведь	13	13	34	19	12

Общие показатели баланса хищник — жертва, отличаясь простотой и доступностью, не отражают сезонных изменений их взаимодействий.

Совершенно очевидно, что показатели баланса для весны, лета и зимы не могут быть однозначными, поскольку определяются флуктуациями численности как самих хищников, так и их жертв (табл. 15).

Таблица 15

**СООТНОШЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ КОПЫТНЫХ —
ВОЛК НА СТАЦИОНАРЕ В ЛЕТНИЕ МЕСЯЦЫ**

Вид	Количество копытных на одного волка					Биомасса копытных на одного волка				
	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX
Тур	29	65	40	40	33	2146	4610	2960	2960	2443
Серна	18	27	19	19	13	450	675	475	475	325
Олень	52	110	94	70	61	6500	13750	11750	8750	7625
Кабан	9	14	11	8	6	720	1120	880	640	480
Зубр	3	2	—	0,4	0,2	1950	1300	—	260	130
Косуля	3	4	4	2	2	60	80	80	40	40
Всего:	111	218	164	137,4	113,2	11826	21846	21735	16105	11042

В весенне-летний период на одного волка, члена семьи «Уруштен-2», в среднем приходилось 158 копытных, при биомассе 12771 кг. Соотношение численности копытные — волк при этом колеблется от 111:1 в мае до 218:1 в июне, плавно снижаясь до величины 113:1 в сентябре. Таким образом, соотношение хищник — жертва, сформировавшееся весной, осенью, после летнего всплеска, возвращаются в исходное состояние, как бы подчеркивая динамическое равновесие в системе.

Вместе с тем, и майское, и сентябрьское соотношение численности копытные — волк ниже аналогичных данных для заповедника в целом: 200:1 — выше «нормы»: 1000:1, определенной зарубежными экологами (1970). Считать, что волки сокращают летнюю численность копытных до всеобщего уровня, нет основания. Здесь имеет место сезонная миграция части популяции оленей.

Многолетние наблюдения за динамикой численности копытных показали, что в пределах полигона стационара дер-

* Средняя биомасса копытных: тур — 74 кг (Когов, 1968); серна — 25 кг (Дубень, 1981); олень — 125 кг (Александров, 1968); кабан — 80 кг (Александров, Дуров, 1968); зубр — 650 кг (Калугин, 1968); косуля — 20 кг (Данилкин, 1981).

жится оседлая часть популяции оленей в количестве 110 — 115 особей, до 200 туров, 70 — 80 серн и 18 — 30 зубров.

Микропопуляция кабана, формировавшаяся здесь с конца 1960-х годов, с 1986 по 1990 гг. претерпела существенные изменения. После суровой многоснежной зимы 1986 — 1987 гг. численность кабана на участке снизилась с 40 — 45 до 10 — 15 особей. В последующие годы начался процесс становления микропопуляции за счет подкочевки зверей с сопредельной территории и размножения переживших критическую зиму.

Начиная с 1985 г. на участке появились косуля — вид, не свойственный высокогорьям, звери успешно перезимовали в районе лагеря Уруштен. Следует отметить, что зимовка косули находилась выше зимних стаций оленя. Глубина снега превышала 60 см, но косули не покидали долину. Можно полагать, что спуститься вниз, где снега было меньше, они не могли из-за снегового барьера. Волки в указанное место не заходили из-за отсутствия традиционных видов добычи — оленей, кабанов. Таким образом, косули, находясь в экстремальных условиях, с высокой степенью уязвимости, от хищников были изолированы, что обеспечило их сохранность. Уже в 1988 — 1990 гг. на участке зимовало не менее 30 косуль. Волки в первые годы практически не охотились на этот вид — несвойственную добычу. В системе хищник — жертва (волк — косуля) проходит процесс взаимного приспособления. Пока волки большого успеха при охоте на косулю не имеют. Волки, успешно освоив охоту на оленей, не охотно преследуют малочисленную косулю, «растворенную» в массе оленя (соотношение = 1 косуля : 20 оленей). Кроме того, косуля и олень занимают разные стации. Только ранней весной эти копытные встречаются в одних и тех же местах. Олени тяготеют к открытым пространствам, верхнему пределу леса, субальпике, выходят в альпику, косули — наоборот — отдают предпочтение лесным полянам, рединам. Видимо, уже в ближайшее время волки «освоят» новый вид добычи и произойдет это при достижении определенной, пока не выясненной, плотности.

Если группировки туров и серн относительно стабильны и численность их варьирует в небольших пределах, этого нельзя сказать об оленях. Контрольная территория находится на миграционном пути оленей из низкогорных широколиственных лесов в субальпийский и альпийский поясы. Мигранты, отличаясь поведением от оседлых зверей, могут стать более

Таблица 16

**СООТНОШЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ КОПЫТНЫХ — ВОЛК
НА СТАЦИОНАРЕ В 1986 — 1990 гг.**

Вид животного	Количество копытных на одного волка — числитель, медведя — знаменатель					Вес (биомасса) копытных на 1 волка — числитель, медведя — знаменатель				
	Год									
	1986	1987	1988	1989	1990	1986	1987	1988	1989	1990
Олень	120	105	58	58	70	15104	13187	7278	7222	8750
	56	48,6	15,4	27,5	40,8	6971	6086,5	1926	3421	5104
Тур	36	25	26	25,6	33,1	2713	2799,7	1899	1850	2452
	7	17,5	6,8	11,8	19,3	1252	1292	503	876	1430
Серна	17,8	16,2	3,7	9,2	10,7	445,8	404	92	230	268
	8,2	7,5	0,9	4,3	6,3	205,7	186	24,3	109	156
Кабан	7	2	1,7	2,2	3,1	1560	160	200	178	251
	3,2	0,9	0,4	1,0	1,8	258,5	74	92	47	93
Косуля	1,3	2,6	1,7	2,9	2,8	26,6	40	36	58,0	57
	0,6	0,7	0,4	1,3	1,6	12,3	18	9,0	27	33
Зубр	2	1,7	1,5	1,7	1,8	1300	1083	9100	1155	1207
	0,9	0,7	0,4	8,4	1,1	600	500	267	479	704
Всего:	184	152	92	82	121	21150	16864	18605	10693	12985
	77	77	25	55	71	9300	8156	3748	4959	7520

легкой добычей хищников, снизить пресс на оседлую микропопуляцию.

Количественные и весовые характеристики взаимодействия в подсистеме хищник — жертва флуктуируют с тенденцией сокращения (табл.). Показательны балансы отдельных фрагментов соотношений: волк — олень, волк — тур и др. Так, количество и биомасса оленей на одного волка после суровой многоснежной зимы 1986/1987 гг. пошло на убыль, если приглядеть во внимание реальные расчеты. С другой стороны, анализируемая ситуация стала следствием увеличения численности волков на участке. Подобные тенденции прослеживаются и по остальным видам копытных. Общее же суммарное соотношение волк — копытные изменялось за пятилетие в пределах от 1:82 до 1:184 — в числовых и 1:10693 до 1:21150 — в весовых показателях. Вместе с тем, даже при минимальном балансе соотношений 1:82, что ниже оптимальных показателей, рассчитанных для волка и чернохвостового оленя в Канаде и на севере США (Пимлотт, 1969), весовые показатели, т. е. баланс биомассы даже несколько выше рекомендуемых 1:10000 кг. Это обусловлено прежде всего большим числом видов копытных в заповеднике, потенциально доступных для хищника. При наличии большого разнообразия пищевых объектов неизбежно присутствие «буферных» видов, сглаживающих пресс хищничества даже при выраженной пищевой специализации. Поэтому экосистему заповедника можно считать достаточно устойчивой, с мощными гомеостатическими механизмами, действующими на уровне популяций и экосистемы.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Н. Экология кавказского оленя. Тр. Кав. гос. заповед., М., 1968, вып. X, с. 95 — 200.
- Голгофская К. Ю. Рост населения копытных и состояние кормовых угодий Кавказского заповедника. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 125, вып. 4, 1970, с. 9 — 16.
- Данилкин А. А., Соколов В. Е. Сибирская косуля. М., 1981, 142 с.
- Дубень А. В. Серна в Краснодарском крае. В кн.: «Редкие виды млекопитающих и их охрана», М., 1977, с. 57 — 58.
- Дуров В. В. Волки и копытные в Кавказском заповеднике. Ж. «Охота и охотничье хозяйство», 1974, № 7, с. 12 — 13.
- Жарнов И. В. О взаимоотношениях серн с домашними животными на высокогорных пастбищах Северо-Западного Кавказа. Тр. Кав. гос. зап., вып. X, Майкоп, 1957, с. 3 — 38.
- Зворыкин Н. А. Сказочный зверь. В ст.: Волки и их истребление. М., Воениздат, МВС СССР, 1950, с. 9 — 46.

- Калугин С. Г. Восстановление зубра на Северо-Западном Кавказе. Тр. Кав. гос. зап., вып. X, М., 1968, с. 3 — 94.
- Козлов В. В. Волк и способы его истребления. М., 1955, 67 с.
- Котов Б. А. Кубанский тур, его экология и хозяйственное значение. Тр. Кав. гос. зап., вып. X, М., 1968, с. 201 — 293.
- Кудактин А. Н. Об избирательности охоты волка на копытных в Кавказском заповеднике. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1978, т. 83, вып. 3, с. 19 — 28.
- Кудактин А. Н. Фенетические особенности бурого медведя (*Ursus arctos* L.) на Западном Кавказе. В сб.: Физиологическая и популяционная экология. Саратов, 1983, с. 145 — 147.
- Кудактин А. Н., Придня М. В., Семагина Р. Н. Методические рекомендации по выявлению взаимоотношений популяций хищников, копытных и растительных сообществ горных экосистем биосферных заповедников. Сочи, 1989, 52 с.
- Кудактин А. Н., Козин Ю. В. Влияние охоты на популяцию медведей Западного Кавказа. Сб.: «Медведи СССР» (тезисы докладов пятого совещания специалистов, изучающих медведей в СССР), Шушенское, 1990, с. 29 — 31.
- Лабачев В. С., Честин И. Е., Кудактин А. Н., Фомин С. А. Особенности использования территории медведями разных экоморф на Западном Кавказе. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1988, т. 93, вып. 1, с. 23 — 34.
- Макридин В. П. Материалы по биологии волка в тундрах Ненецкого национального округа. Зоол. ж.
- Сабанеев Л. П. Волк. Ж.: «Природа», 1877, № 2, 331 с.
- Теплов В. П. Волк в Кавказском заповеднике. Тр. Кав. гос. зап., вып. I, М., 1938, с. 343 — 365.
- Формозов А. Н. Снежный покров, как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР, М., изд. МОИП, 1946, 152 с.

**ТАБЛИЦЫ
И
СХЕМЫ**

ТАБЛИЦА 2.

	Радияция солнца ч/год	2200					2080			2069		
	Рост биомассы ц/га	4400					4600			5400		
	Высота снега в см	90					75			80		
	Осадки с/г	5000					5200			5251		
	Влажность (сред./мес)	85%					90%			94%		
	Температурная полож. с/г	28°					26°			27,7°		
Номер квадрата	<p>МАТРИЦА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РОСТА ЗАПАСА СТВОЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ ПИКЕТОВЫХ БУКОВОЙ ФИТОЦЕНОЗОВ ЗА ПРОВНОЙ ПЛОЩАДЬЮ 1Г за 50 лет</p>											
		1940	1945	1950	1955	1960	1965	1972	1980	1985	1990	1991
	Число особей (деревьев)	768						764				698
	Температура отр. с/г	-25°						-22°				-20°
	Влажность средн./м	10%						6%				3%
	Вегет.	10/8						10/8				10/8
	Крутизна склона	4°						4°				4°
	Экспозиция склона	с/з						с/з				с/з

Масштаб: одно деление графика по вертикали равно 100 м³ стволовой древесины

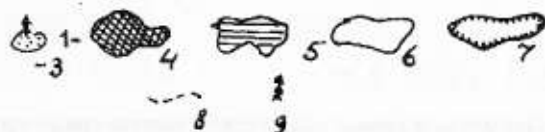
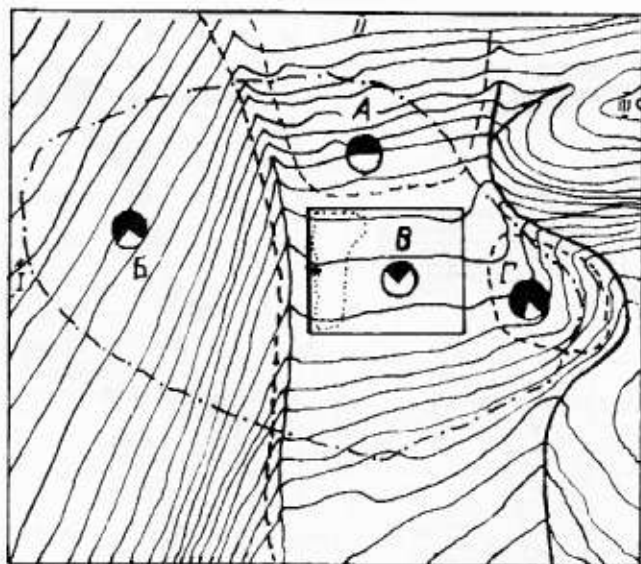


Рис. 1. Схема расположения семей кавказской пихты.

1—3 — семьи, 4 — субальпийские луга, 5 — пихтовые леса, 6 — широколиственные леса, 7 — усадьба кордона, 8 — тропы, 9 — одиночные деревья пихты.



• 1 — 2 3 --- 4 □ 5 ~ 6 ↓ 7 ● 8

Рис. 2. Поселение семьи кавказской пихты среди группы биogeоценозов.

1 — материнская пихта; 2 — граница территории семьи; 3 — граница повышенной густоты семьи; 4 — границы биogeоценозов; 5 — граница пробной площади в дубо-грабовнике колхидском — место произрастания материнской пихты; 6 — горизонталы; 7 — ручьи; 8 — соотношение фенотипов пихты: черный — цельнолистный, белый — выемчатолистный; А—Г — биogeоценозы (характеристика в табл.)

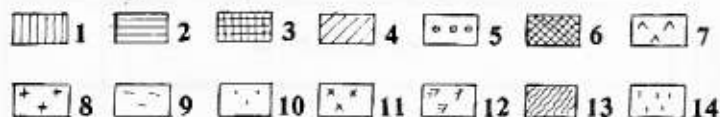
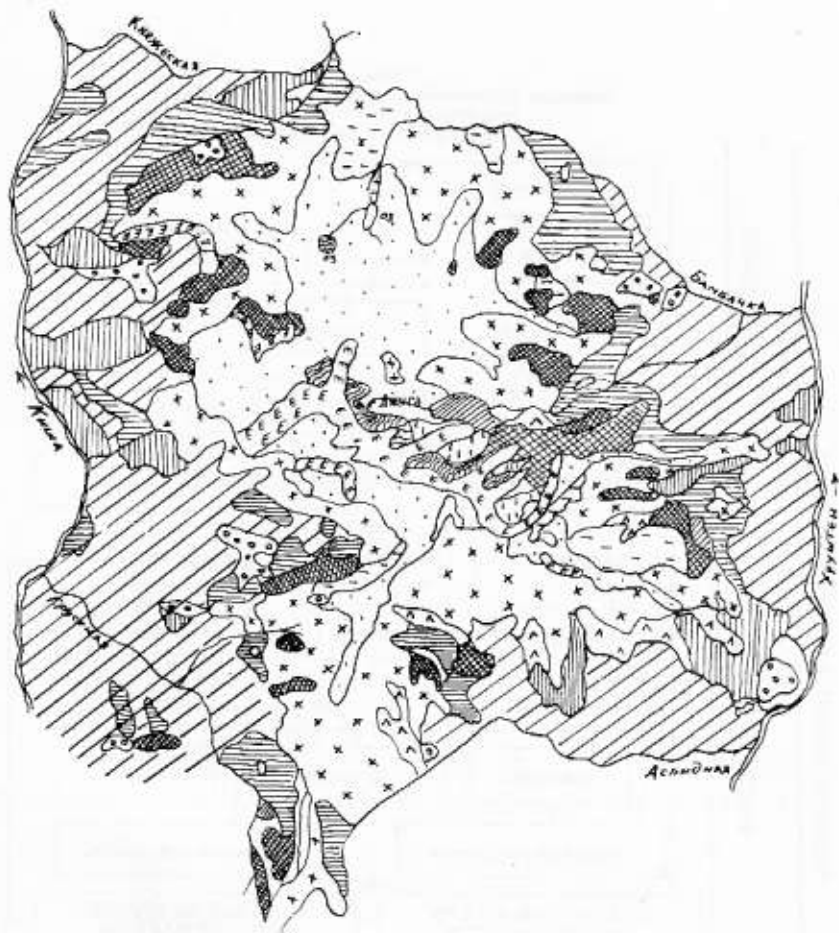


Рис. 3. Растительность стационара "Джуга".

Лесной пояс (по Сукачеву В.Н.) :1.— *Pineta hamata*; 2 — *Betuleta pendula*; 3 — *Fageta orientalis*; 4 — *Abieta nordmanniana*; 5 — *Acereta trautvetteri*; 6 — *Rhododendreta caucasicum*. Луговой пояс (по Браун-Бланке): 7 — *Aconito orientale* — *Heracleetum mantegazzianum*; 8 — *Caricetum dacica*; 9 — *Hedusaro caucasicae* — *Geranietum gymnocauli*; 10 — *Minuartio imbricato* — *Caricetum huetiani*; 11 — *Poo longifolii* — *Calamagrostietum arundinacea*; 12 — скалы, 13 — ледники, 14 — осыпи.

СХЕМА
основных биотических структур в популяционной экосистеме и ее соотношений с биогеоценозом и ландшафтом.

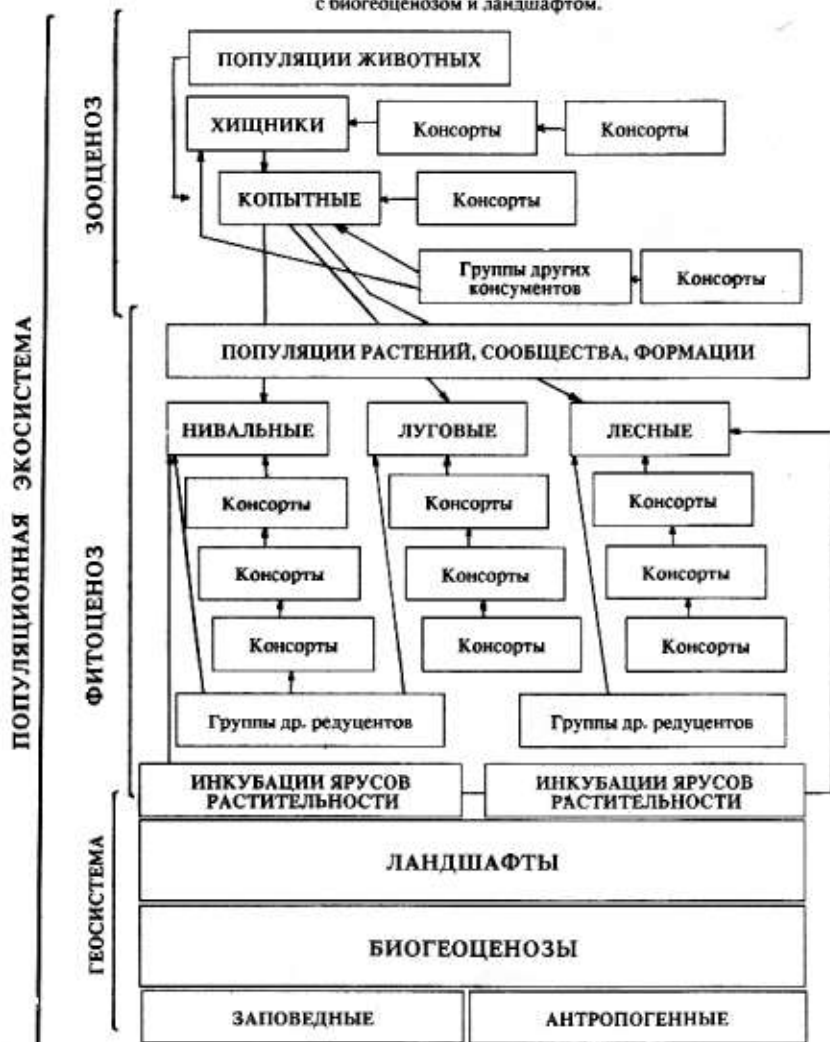


Рис. 4. Объяснение в тексте.

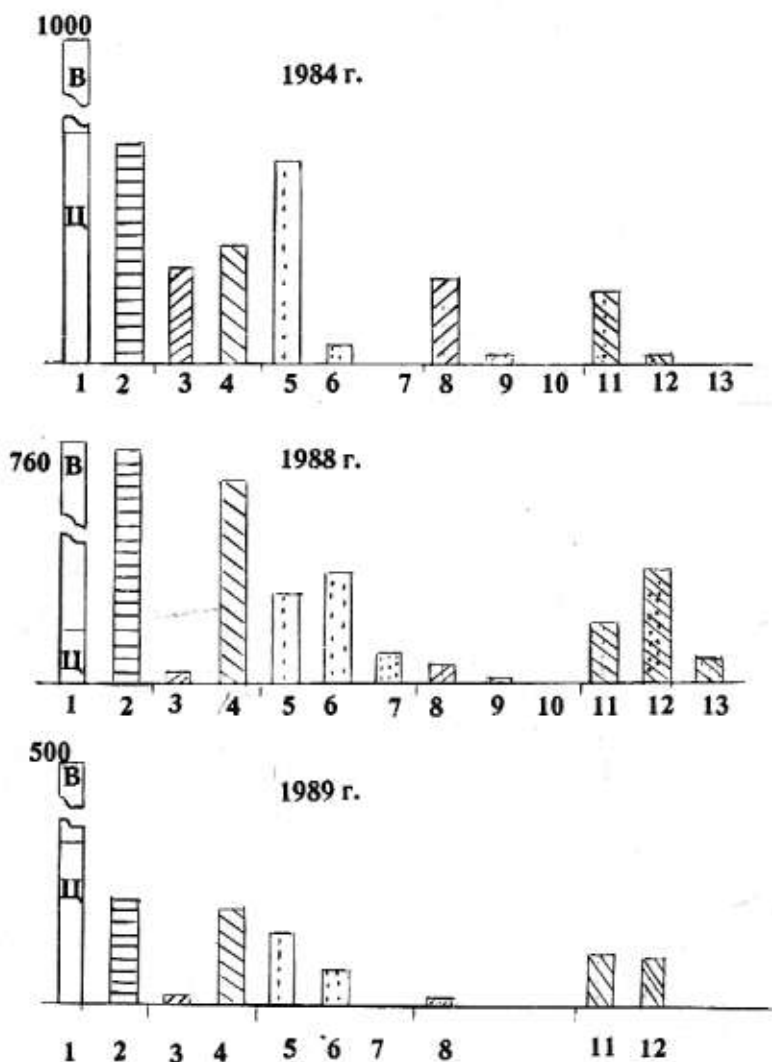
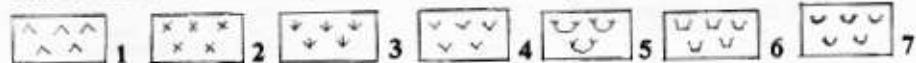


Рис. 5 Поедаемость фенотипов подроста кавказской пихты в 1984 — 1989 гг.



Рис. 7. Экосистема стационара "Джуга" (вторая декада мая) М 1:50000



Типы фитоценозов

1. *Aconito orientale*-*Heracleetum mantegazzianum*'
2. *Poa longifolia*-*Calamagrostietum arundinacea*'
3. P. l. — *C. a. vicietosum alpestris*.
4. P. l. — *C. a. agrostietosum planifolia*.

Весенние ареалы копытных

5 — олень; 6 — тур, серна; 7 — зубр.



— снег



.... — граница лесного и лугового пояса

1
13,5 — номер выдела
площадь в га

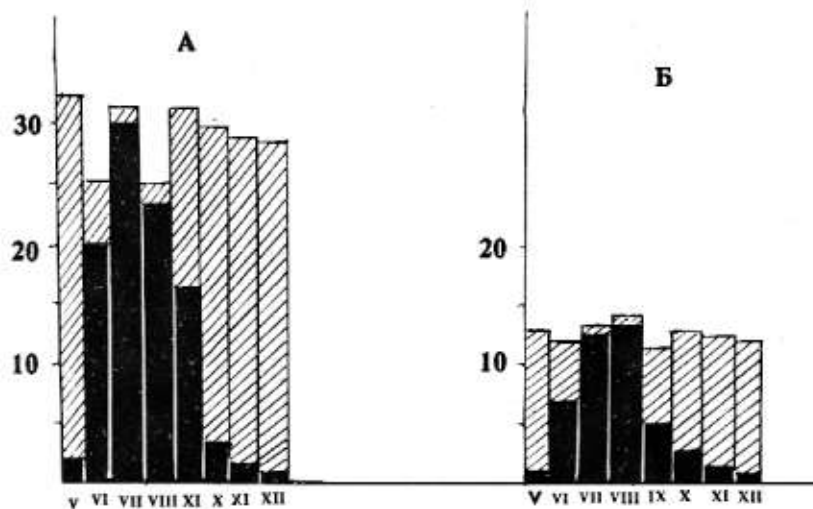


Рис. 8. Сезонная динамика продукции

А — субальпийский луг
(субасс. *Poa longifolia*-
Calamagrostietum arundinacea
vicietosum alpestris)

Б — альпийский луг
(асс. *Minuartio imbricato*-
Caricetum huetiani)

■ — зеленая масса

▨ — ветошь



Рис. 9. Совокупности воздействующих факторов нарушений и патологий лесных экосистем и приоритетные категории объектов нарушений и патологий.



Рис. 10. Логическая модель обратных связей и взаимодействия факторов нарушений и патологий с лесной экосистемой и уровнями ее устойчивости.

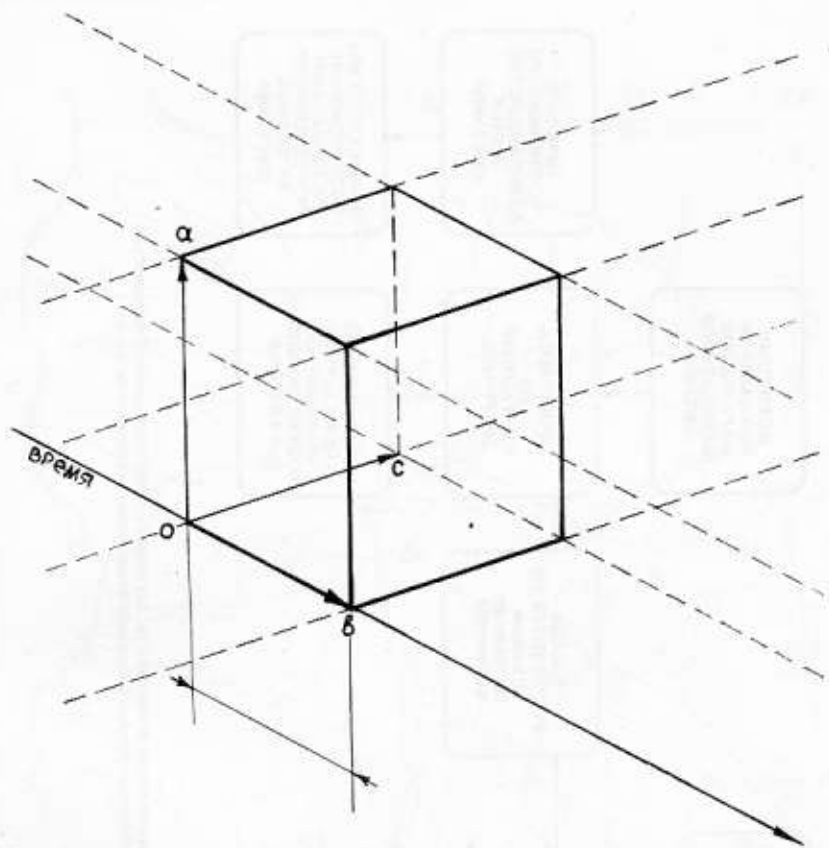


Рис. 10. Пространственно-временная оценка событий и роль времени.

Обозначения:

1. Куб с гранями "о-а", "о-в", "о-с", — ограниченное пространство (ОП), включающее живое вещество (ЖВ), неживое вещество (НВ), систему взаимоотношений (СВ), в котором происходят события;
2. Отрезок времени — "о-в".

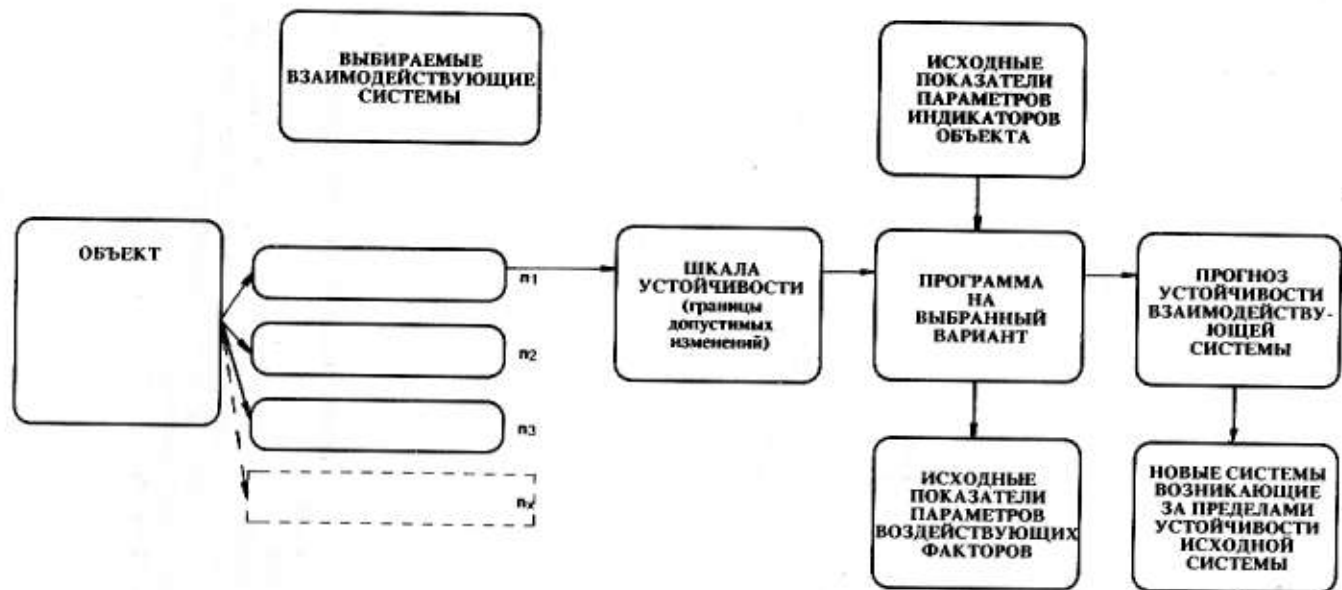
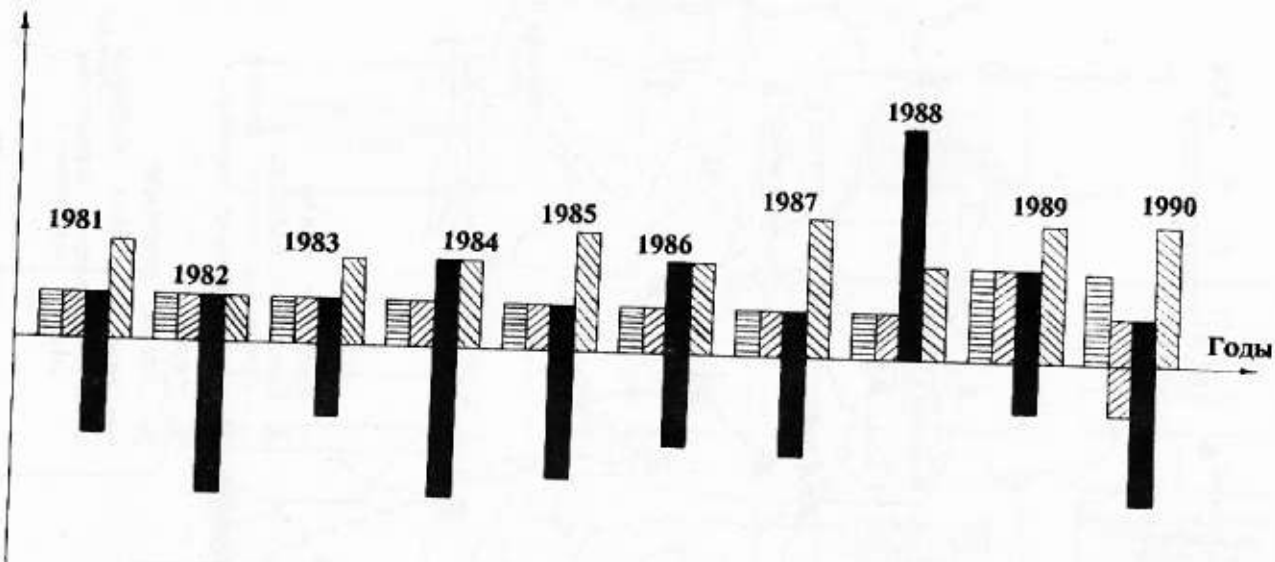


Рис. 11. Вариант моделирования прогноза устойчивости, как один из путей управления устойчивостью лесных экосистем (информационные блоки прогнозирования устойчивости лесов).

Кол-во



Условные обозначения





-  матерый самец
-  матерая самка
-  перярок
-  прибылой

Рис. 13. Структура волчьей семьи.

Кол-во

август

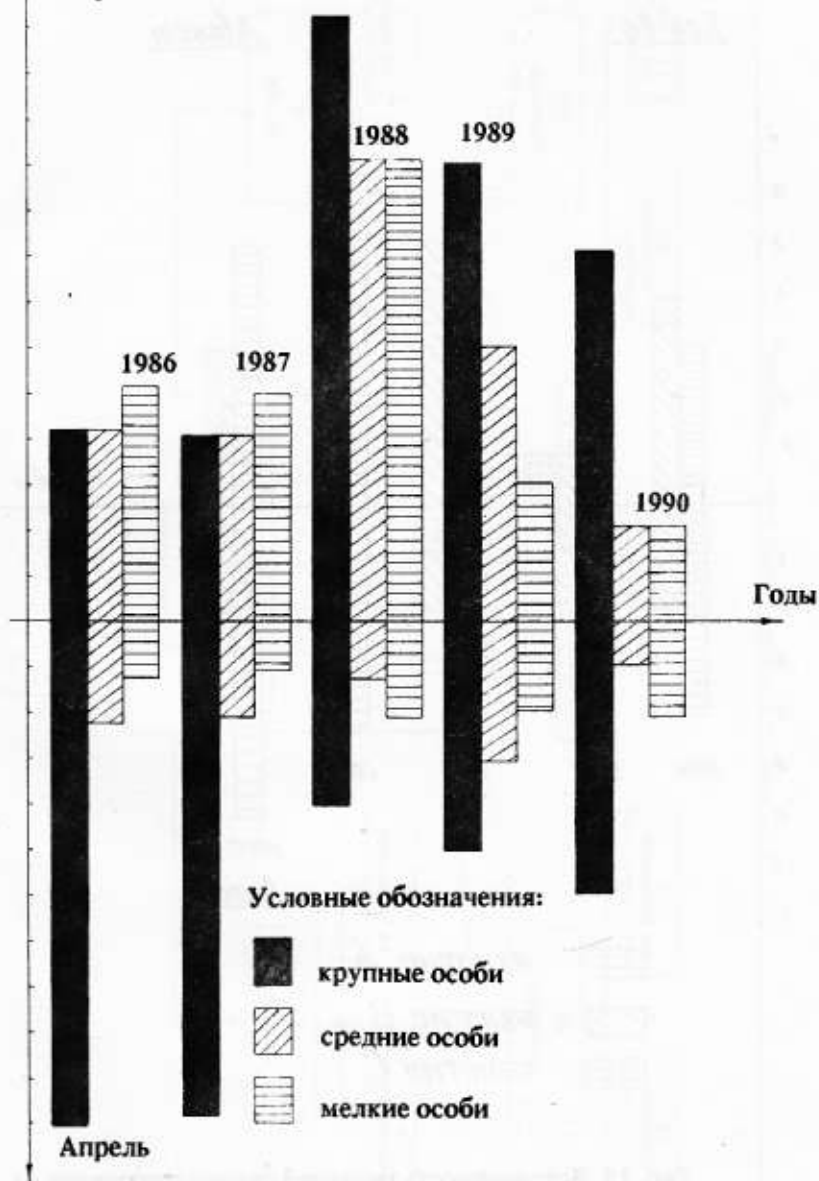


Рис. 14. Состав популяции медведей на стационаре.

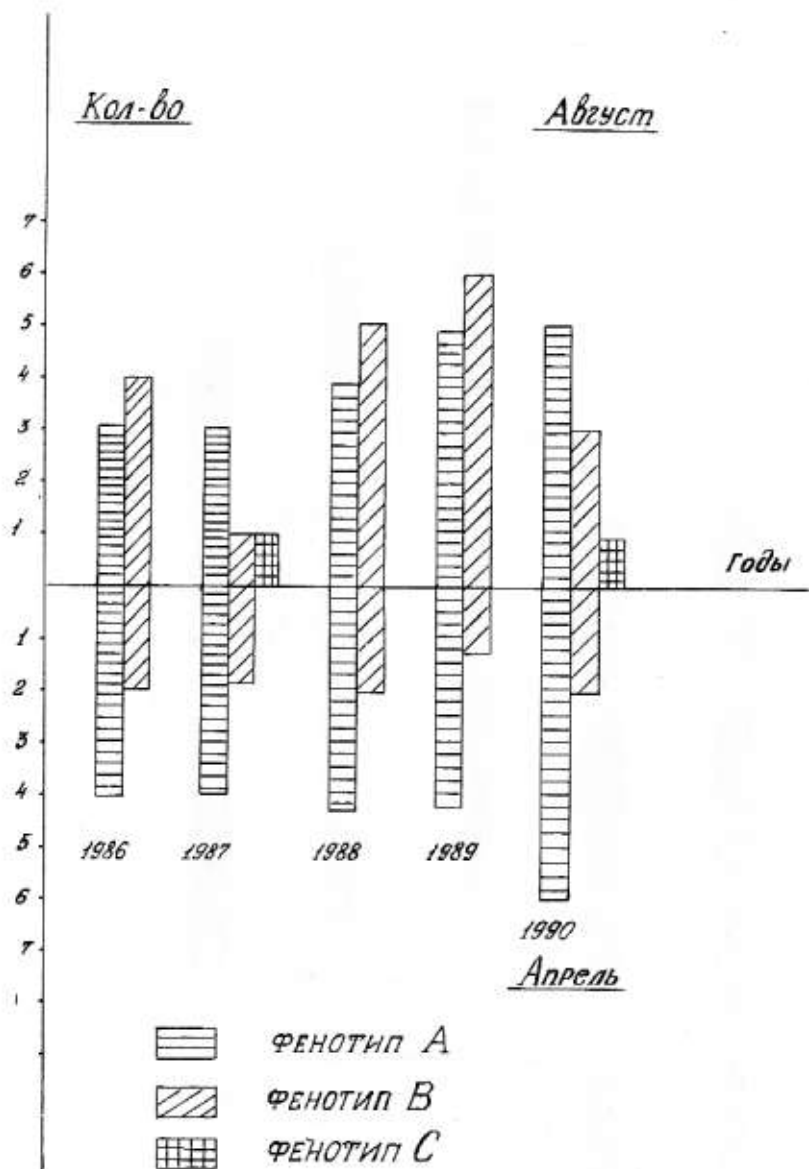


Рис. 15. Встречаемость медведей разных фенотипов на стационаре.

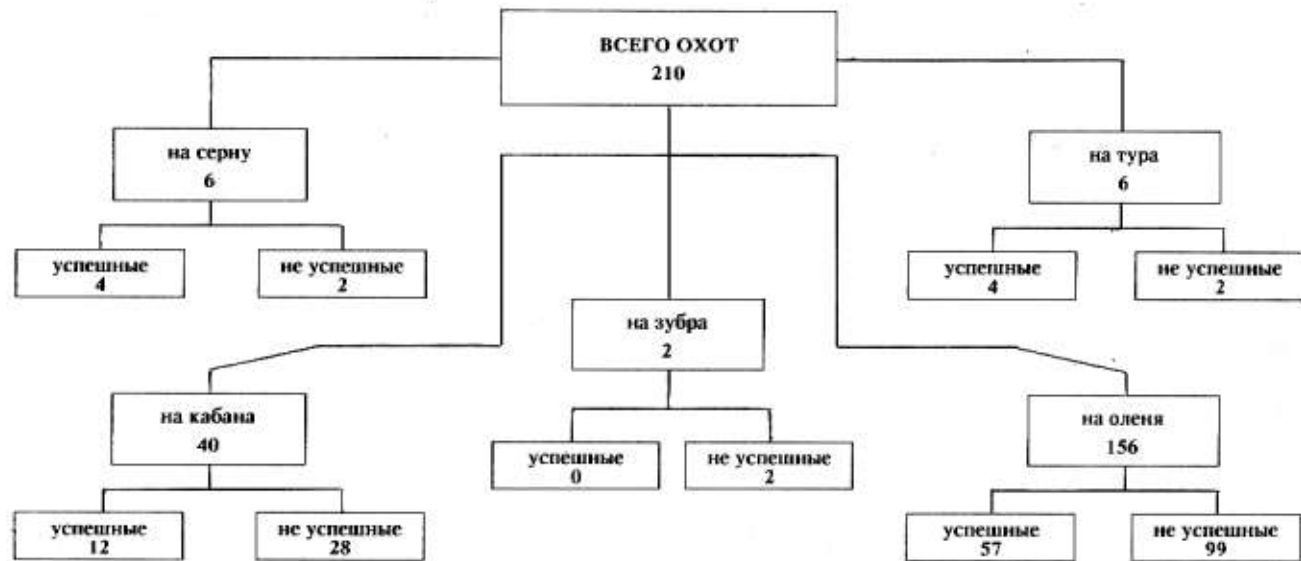


Рис. 16. Успешность охоты волка на копытных.