

УДК 599.735.2:502.72

СООТНОШЕНИЕ КОПЫТНЫХ И ВОЛКА В КАВКАЗСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

© 2018 г. С. А. Трепет¹, Т. Г. Ескина²

¹Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова Кабардино-Балкарского научного центра РАН,
Нальчик 360051, Россия

²Кавказский государственный природный биосферный заповедник им. Х.Г. Шапошникова,
Сочи 354340, Россия
e-mail: trepet71@mail.ru

Поступила в редакцию 28. 02. 2017 г.

Исследовано соотношение копытных и волка для разных районов Кавказского заповедника: Северного, Восточного и Южного. Показано, что оптимальное соотношение копытных и волка было нарушено в стабильный период 1980-х гг. для ряда периферийных участков заповедника общей площадью около 50 тыс. га. После кризиса 1990-х гг. в число этих участков вошли не только все периферийные, но и некоторые центральные районы заповедника. С точки зрения равновесия в системе “волк–копытные” в настоящее время функционирование экосистем близко к естественному не более чем на 1/3 его территории. Одной из основных причин этого является усиление хозяйственной деятельности человека различного характера непосредственно у границ заповедника и неизбежное влияние этой деятельности на охраняемые экосистемы.

Ключевые слова: Кавказский заповедник, волк, *Canis lupus cubanensis*, копытные, система “хищник–жертва”, биомасса

DOI: 10.7868/S0044513418020137

Волк (*Canis lupus cubanensis* Ognev 1922) – один из наиболее широко распространенных хищников на Кавказе. Наиболее многочисленные локальные группировки волка обитают в Дагестане и Краснодарском крае (Кудактин, Плакса, 2007; Кудактин, 2011; Дзюев и др., 2013). Однако если в Дагестане многочисленность волка связана в первую очередь с развитым традиционным отгонным животноводством, то на северо-западе Кавказа – с наличием крупных жизнеспособных популяций диких копытных, обитающих преимущественно на территории Кавказского заповедника и его окрестностей.

Кавказский заповедник, будучи наиболее крупным среди заповедников Кавказа и европейской части России, традиционно считается и наиболее благополучным в отношении управления природными комплексами, их сохранности и изучения. Здесь обитают крупнейшая в мире популяция зубра (*Bison bonasus montanus* Rautian et al. 2000), наиболее многочисленные на Кавказе популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral* Ogilbi 1840) и кавказской серны (*Rupicapra rupicapra caucasica* Lydekker 1910), а также крупная популяция западнокавказского тура (*Capra caucasica* Guldenstaedt et Pallas 1783).

Однако в 1990-е гг. в результате социально-экономического кризиса численность популяций копытных животных в регионе, в том числе в пределах заповедника, была снижена на 70–80% (Трепет, 2006, 2014; Бибина, 2008). С начала 2000-х гг. в заповеднике начался процесс восстановления численности и структуры популяций копытных. Тем не менее до сих пор численность ни одной из популяций не достигла докризисного уровня (Трепет, Ескина, 2012, 2017; Трепет и др., 2013, 2017). Несмотря на общую положительную динамику численности, часть периферийных локальных группировок копытных в заповеднике продолжает разрушаться и даже полностью исчезает. Это может быть связано с уменьшением емкости среды и ареала и не может не отразиться на благополучии заповедной экосистемы в целом. В качестве индикатора происходящих процессов может выступить соотношение в системе “волк–копытные”.

В заповеднике волк традиционно считался вредным хищником. Его истребляли и в дозаповедный период Кубанской охоты (1888–1909 гг.), и практически на протяжении всей истории Кавказского заповедника. Плановое уничтожение

волка прекратилось в середине 1980-х гг., когда стали очевидными негативные последствия для лесов перенаселения копытных (Голгофская, Криковцова, 1975) в конце 1960-х и начале 1970-х гг. В свою очередь Кудактин (1975, 1978, 1979) показал неэффективность изъятия хищника с целью ограничения его лимитирующего влияния на популяции копытных. Тем не менее петельный промысел волка продолжался, хотя и был ограничен окрестностями некоторых кордонов, и полностью прекратился в 2016 г. в связи с выпуском в заповеднике трех особей переднеазиатского леопарда.

Как показывают наши исследования (Трепет, Ескина, 2011, 2012; Трепет и др., 2013), в заповеднике между численностью популяции волка и численностью популяций его основных объектов охоты существует положительная связь, и это можно считать свидетельством равновесия в системе (Северцов, 1941; Гиляров, 1990; Jędrzejewski et al., 2002). Но такой эффект нами обнаружен не во всех районах и не всегда. Отсутствие зависимости волка от своих жертв или отрицательная связь между ними наблюдались в случае, когда это равновесие было нарушено человеком. Множество факторов, влияющих на связь между хищником и его жертвами, особенности этой связи в отношении каждого вида жертвы, которые еще более усложняются различным пространственным распределением объектов охоты по территории заповедника, не позволяют оценить масштаб возможного воздействия антропогенных факторов на природные системы в целом посредством линейных связей. Например, для одних и тех же районов нами были обнаружены нарушения в системе “волк–жертва” в отношении оленей и отсутствие таковых в отношении тура или серны. Учитывая пищевую специализацию различных семей волка в разных районах заповедника, можно предположить, что при недостатке одних объектов охоты в том или ином районе его основным объектом охоты может являться другой вид (подобные отношения между волком и его жертвами описаны, например, в Воронежском заповеднике (Никольский, Лихацкий, 2002)). Поэтому в настоящей работе нами предпринята попытка выявить особенности системы “волк–копытные” и ее возможные нарушения через общую биомассу сообщества копытных – жертв волка, приходящихся на одного хищника.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили собственные и архивные данные Летописей природы заповедника по численности популяций четырех видов копытных – объектов охоты волка: кабана (*Sus scrofa attila* Thomas 1912), оленя, серны, тура, а также волка в различных районах Кавказского

заповедника. Так как не во всех случаях существуют полные ряды данных по численности видов, для уменьшения учетных ошибок и роли субъективного фактора в наблюдениях за животными мы использовали усредненные данные как по временным интервалам, так и в некоторых случаях по районам.

Проанализированы два периода: 1980–1989 (1980-е) гг. и 2000–2008 (2000-е) гг. Данные 1980-х гг. нами рассматривались как эталонные для экосистем заповедника: в эти годы были прекращены биотехнические работы (плановый отлов волка, закладка искусственных солонцов), практически отсутствовала нелегальная охота, и численность большинства локальных группировок копытных и волка была близка к емкости среды. Конец 1990-х гг. характеризовался максимальным разрушением популяций копытных, весь период 1990-х – нерегулярностью и фрагментарностью учетных работ по численности рассматриваемых видов. Сбор материала был в достаточной мере возобновлен с 2000 г., при этом учет волков проводился эпизодически и вновь был прекращен с 2008 г. Этим фактором обусловлен выбор второго периода для анализа – 2000–2008 г., когда начали восстанавливаться популяции копытных животных в заповеднике. Кроме того, мы посчитали необходимым показать современное (2016 г.) распределение доли каждого вида – жертв волка в общей биомассе сообщества копытных для разных районов заповедника.

Для анализа выделены три района, Южный, Северный и Восточный, различающиеся природными условиями и соотношением численности разных копытных (Трепет, Ескина, 2011). Южный район включает южный макросклон заповедника, бассейны рек Шахе, Сочи, Мзымта, Северный – бассейн реки Белая, Восточный – бассейн реки Малая Лаба (рис. 1). Использовались данные по численности только тех локальных группировок копытных, в ареале которых было определено число волков (табл. 1).

В районах, выделенных для анализа, на основе численности копытных рассчитана средняя биомасса их группировок. Биомассу рассчитывали по формуле:

$$M = m \cdot (N + \Delta N)$$

где m – средняя масса животного, N – численность популяции, ΔN – средний годовой прирост численности популяции. Данные по средней массе и приросту численности популяций копытных приведены в табл. 2 (Александров, 1968; Котов, 1968; Дубень, 1985; Дуров, 1987; Кудактин, 1994). Показатель прироста численности популяции введен в формулу в связи с тем, что к моменту проведения учетов копытных значительная часть

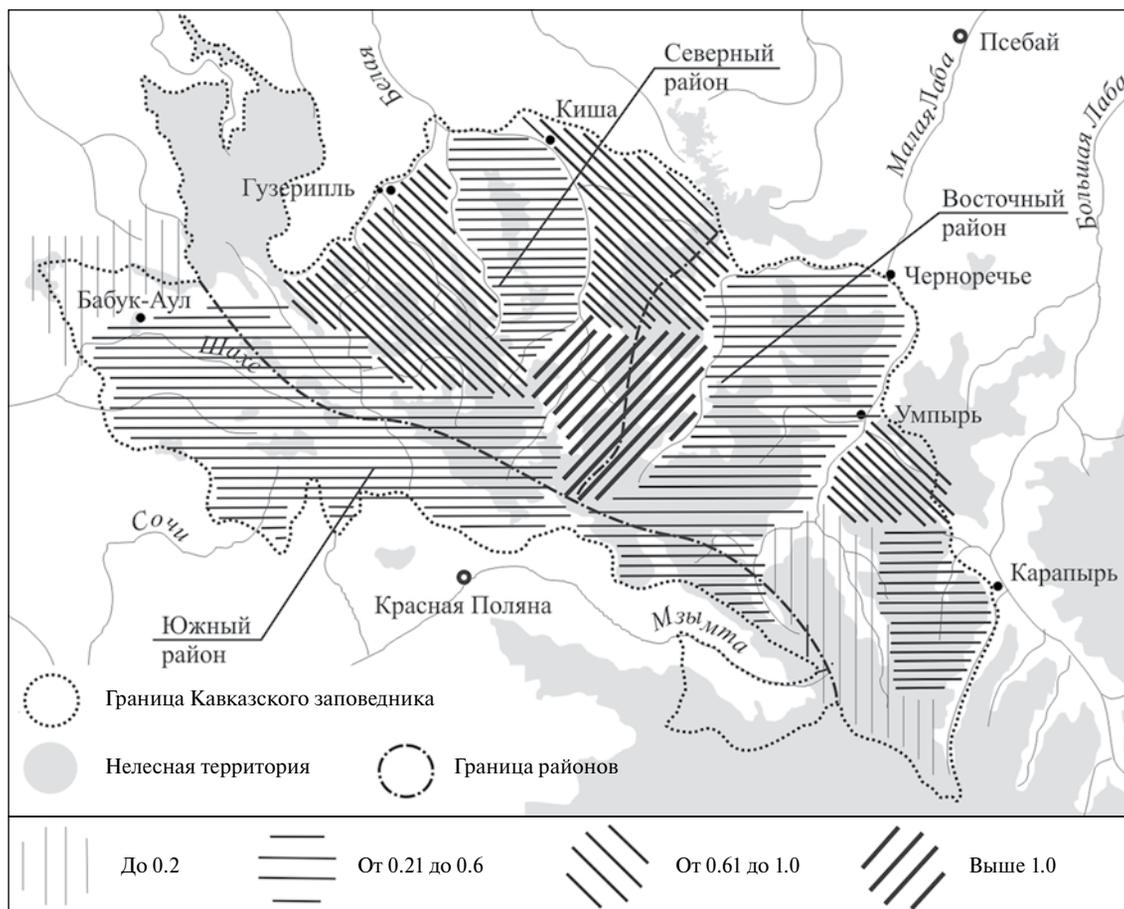


Рис. 1. Плотность популяции волка в Кавказском заповеднике в 1980-е гг. (особей/1000 га).

Таблица 1. Численность копытных (особей) в разных районах заповедника в рассматриваемые периоды

Вид	Южный	Северный	Восточный	Вид	Южный	Северный	Восточный
1980–1989 гг.				1980–1989 гг.			
Кабан	634 ± 22.6	659 ± 103.1	425 ± 21.2	Серна	648 ± 118.9	121 ± 13.1	869 ± 112.6
Тур	942 ± 110.1	291 ± 101.6	1807 ± 391.2	Олень	393 ± 33.9	424 ± 19.5	1745 ± 98.6
2000–2008 гг.				2000–2008 гг.			
Кабан	132 ± 11.3	150 ± 8.2	65 ± 8.5	Серна	309 ± 30.7	100 ± 13.1	442 ± 62.8
Тур	562 ± 103.8	47 ± 10.2	849 ± 91.5	Олень	296 ± 33.9	164 ± 25.0	520 ± 48.4
2016 г.				2016 г.			
Кабан	50	100	100	Серна	180	178	288
Тур	170	296	1104	Олень	144	302	670
Уровень значимости различий средних по периодам 1980-х и 2000-х гг.				Уровень значимости различий средних по периодам 1980-х и 2000-х гг.			
Кабан	$p \leq 0.05$	$p \leq 0.05$	$p \leq 0.05$	Серна	$p \leq 0.05$	–	$p \leq 0.05$
Тур	$p \leq 0.05$	$p \leq 0.05$	$p \leq 0.05$	Олень	$p \leq 0.05$	$p \leq 0.001$	$p \leq 0.001$

Примечание. Для численности приведены среднее арифметическое ± стандартная ошибка среднего (Microsoft Excel).

Таблица 2. Средняя масса тела и годовой прирост копытных животных

Показатель	Кабан	Олень	Тур	Серна
Средняя масса тела (m), кг	80	125	74	25
Годовой прирост (ΔN), %	85	20	25	25

сеголетков погибает от хищников, а во время учетных работ происходит их недоучет.

Оптимальное для экосистем заповедника численное соотношение волка и его жертв рассчитано Кудактиным (1994). По его многолетним данным, в сбалансированной системе “волк – копытные” для центральных районов заповедника (горный массив Джуга) на одного волка в разные месяцы беснежного сезона приходилось 29–65 особей тура, 13–27 особей серны, 52–110 особей оленя, 6–14 особей кабана. В пересчете на биомассу – от 110 до 218 ц на одного волка. Минимальные значения наблюдались в мае и сентябре, максимальные – в июне. Если говорить о средних значениях, то на одного волка приходилось 35 особей тура, 15 особей серны, 60 особей оленя, 9 особей кабана. Всего около 110–120 особей копытных или, в пересчете на биомассу, около 150 ц на 1 волка. Заметим, что эти показатели определены для горного массива, где обитала волчья семья, состоящая из 6–9 особей, и отсутствовали нетерриториальные волки. Здесь не производились отлов волка и охота на копытных, поэтому взаимоотношения в системе “волк–копытные” можно считать естественными.

Кудактиным показано (1978, 1994), что для других районов заповедника соотношение численности разных видов копытных, приходящихся на одного волка, может существенно отличаться, однако суммарная биомасса жертв в равновесной системе “волк–копытные” относительно постоянна. При анализе соотношения биомассы копытных, приходящейся на 1 волка, равновесной мы считали ее минимальное значение – 110 ц на 1 волка. Это вполне согласуется с показателями, рассчитанными для волка и чернохвостого оленя (Pimlott, 1967) и волка и лося (Mech, 1966) в Северной Америке. Однако указанные авторы рассматривали взаимоотношения волка с одним видом жертвы и по соотношению биомассы оценивали регулируемую роль волка. Равновесные отношения между волком и этими видами жертв наблюдались в случае, если на одного волка приходилось не менее 100 ц (в случае с чернохвостым оленем) и 109 ц (в случае с лосем) биомассы жертвы.

В условиях Кавказского заповедника жертвами волка являются несколько видов копытных: благородный олень, кабан, западнокавказский тур и серна. Это делает более стабильным и надежным существование не только популяции самого хищника, но и популяций копытных, так как периодически ослабевает пресс волка на популяцию одного из видов, состояние которой в силу каких-то обстоятельств ухудшилось, но усиливается на популяцию другого, более многочисленного вида.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Локальное число волков в Кавказском заповеднике по рассматриваемым периодам показано в табл. 3, плотность популяции волка в разных районах в 1980-е гг. – на рис. 1. На большей части территории заповедника она варьировала в пределах 0,2–0,6 особей/1000 га и лишь в некоторых районах была близка к значению 1 особь/1000 га. Самая высокая плотность популяции отмечалась в центральной части заповедника – в среднем течении Киши и Уруштена на хребтах Аспидный и Бурьянистый.

Такое распределение плотности популяции волка по территории заповедника в целом повторяло распределение копытных. Наиболее многочисленные локальные группировки копытных обитали в центральных районах заповедника севернее оси Главного Кавказского хребта. В Южном районе и в некоторых, в основном периферийных, участках Северного и Восточного районов условия обитания менее благоприятны, и локальные группировки копытных здесь в основном малочисленны.

В 2000-е гг., несмотря на снижение численности популяций копытных, численность популяции волка практически не изменилась. Количество волчьих семей, обитающих на территории заповедника, осталось прежним – 10–11 (Кудактин, 1998). Однако произошло территориальное перераспределение хищников. Можно говорить о снижении среднего числа волков в семье для районов, где функционирование экосистем всегда было близко к естественному. Это центральные, труднодоступные и мало посещаемые человеком районы заповедника в Южном и Восточном районах: массив Алоус, Цахвоа, верховья рек Малая Лаба, Грустная, Аспидная. В других районах численность волков даже несколько увеличилась: долины рек Ачипсе, Сочи, Шахе (Южный район), Закан и нижнее течение реки Уруштен (Восточный район). Этот феномен можно объяснить следующим образом. Во-первых, эти районы расположены по периферии заповедника и частично входят в охотничий участок волчьих семей (5–6), обитающих за пределами заповедника (Кудактин, 1998). Во-вторых, в начале 2000-х гг. здесь была возобновлена закладка искусственных солонцов для предотвращения

Таблица 3. Число волков и биомасса копытных, приходящаяся на одного волка

Районы заповедника	Число волков, особей		<i>p</i>	Биомасса на 1 волка, ц	
	1980-е	2000-е		1980-е	2000-е
Южный район					
Гора Закан, р. Имеретинка, хр. Дамхурц	3 ± 0.9	6 ± 0.3	≤0.05	77	43
Массив Цахвоа, г. Юха	1 ± 0.2	1 ± 0.6	–	267	125
Верховья рек Малая Лаба, Безымянная	4 ± 1.0	3 ± 0.9	–	112	68
Гора Чугуш, хребты Иегош, Ассара	6 ± 0.6	8 ± 1.0	–	137	58
Долина р. Сочи, г. Большая Чура	4 ± 0.8	6 ± 0.3	≤0.05	54	12
Долины р. Шахе, Бзыч, г. Малая Чура	3 ± 0.7	9 ± 1.8	≤0.05	87	16
Хребет Хуко, долины рек Бушуйка, Ажу	2 ± 0.6	4 ± 0.6	–	127	21
Всего по району	24 ± 2.9	36 ± 5.3	≤0.05		
Среднее по району				109 ± 28.5	37 ± 16.2
Северный район					
Хр. Пастбище Абаго, г. Тыбга	8 ± 0.6	8 ± 2.0	–	63	25
Хр. Пшекиш, г. Гефо	6 ± 0.2	5 ± 0.6	–	78	19
Хр. Сосняки, хр. Солонцовый	10 ± 1.1	12 ± 1.8	–	56	19
Всего по району	24 ± 1.3	24 ± 1.4	–		
Среднее по району				64 ± 7.9	21 ± 2.5
Восточный район					
Хр. Аспидный, г. Уруштен, г. Джемарук	9 ± 1.3	8 ± 2.2	–	75	38
Г. Джуга, хр. Бурьянистый	5 ± 0.3	5 ± 0.9	–	120	59
Долина р. Синяя, верховья р. Уруштен	5 ± 0.3	5 ± 0.9	–	117	40
Хр. Алоус, г. Хаджибей, хр. Мастакан	6 ± 0.4	3 ± 1.5	–	118	130
Г. Трю, Ятыргварта, хр. Ахцархва	6 ± 0.6	9 ± 1.0	–	88	28
Г. Ачипста, Кочерга	5 ± 0.8	6 ± 0.3	–	165	25
Долина р. Умпырка, хр. Луган	7 ± 0.6	6 ± 1.0	–	131	52
Всего по району	38 ± 2.2	37 ± 3.5	–		
Среднее по району				129 ± 11.9	52 ± 14.7

p – уровень значимости различий по периодам (Microsoft Excel), прочерк – различия не достоверны.

кочевков копытных в весенний период в сопредельные предгорные охотничьи угодья. В-третьих, по границе заповедника в этих районах расположены кордоны, где не только содержался домашний скот, но и возобновился массовый отлов волка с целью снижения пресса хищников на диких копытных. По данным Кудактина (1998), освобождение территориальной ниши волчьей семьи приводит лишь к появлению нетерриториальных волков и волко-собачьих гибридов и, следовательно, увеличению локальной численности хищников.

Распределение биомассы копытных – жертв волка в разных районах заповедника в рассматриваемые периоды – показано на рис. 2.

Кабан в 1980-х гг. наиболее высокую долю в общей биомассе потенциальных жертв имел в Северном (51%) и Южном (36%) районах. Это был обычный и довольно многочисленный вид широколиственных лесов, произрастающих в этих районах. Здесь кабан имеет возможность мигрировать за пределы заповедника в многоснежные или неурожайные годы. В Восточном районе доля кабана от общей биомассы копытных – жертв волка – была значительно ниже и составляла 12%. Зимовки кабана ограничены по площади, а миграции невозможны. Ведущая роль в Восточном районе принадлежала оленю: здесь было сосредоточено более 60% всей популяции оленя в заповеднике (Трепет,

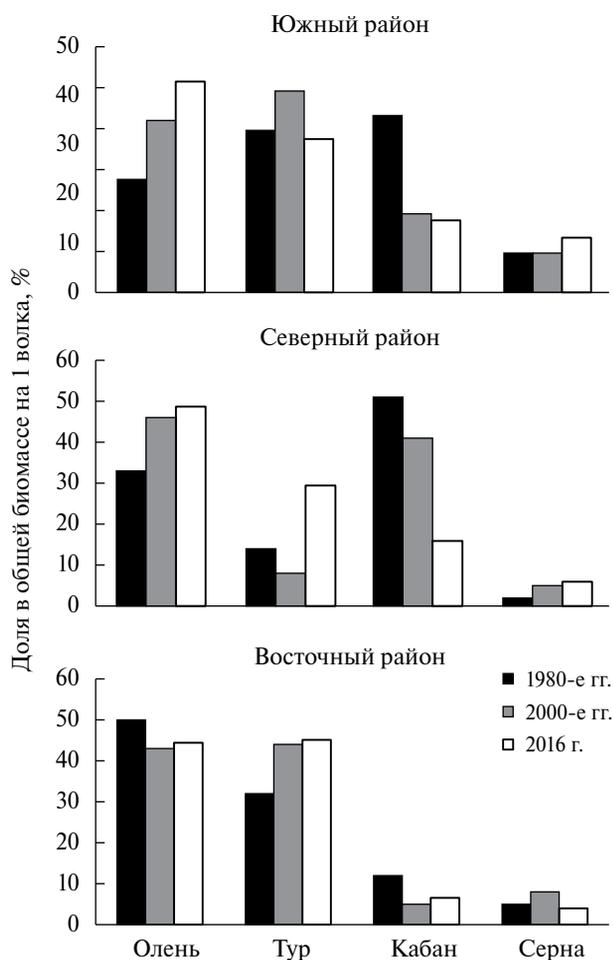


Рис. 2. Доля разных видов в общей биомассе копытных в разных районах заповедника.

Ескина, 2011), и он составлял половину всей биомассы копытных – жертв волка. Относительно высокую (33%) долю в общей биомассе олень имел и в Северном районе со сходными природными условиями, но со значительным влиянием антропогенных факторов. Самую низкую долю (23%) олень имел в Южном районе, где условия обитания для него менее благоприятны. Треть всей биомассы потенциальных жертв волка в Восточном и Южном районах составлял тур. В Северном районе доля этого вида была существенно меньше (14%). Серна во всех районах имела наименьшие показатели в общей биомассе среди копытных, но в Южном районе ее доля все же достигала 8%.

К 2000-х г. распределение соотношения биомассы копытных – жертв волка изменилось. В 1990-е гг. произошло существенное сокращение численности популяции кабана в Южном и Северном районах заповедника. Кабан является сезонным мигрантом, значительная часть популяции в этих районах покидает территорию заповедника в осенне-зимний период. За пределами охраняемой территории он

является охотничьим видом и больше остальных видов копытных пострадал от неконтролируемой охоты в эти годы. В Южном районе в 2000-е гг. произошло увеличение доли оленей (35%) и туров (41%) в биомассе копытных – жертв волка, а в Северном – только оленей (46%). В Восточном районе из-за меньшей роли кабана в питании волка и сравнительно небольших масштабов разрушения популяций копытных человеком в 1990-е гг. существенных изменений в распределении биомассы жертв волка не произошло, хотя и несколько увеличилась доля туров.

К 2016 г. в результате распространения эпизоотии африканской чумы свиней в Северном районе заповедника доля кабанов в биомассе жертв волка уменьшилась до 16% от первоначальной нормы 1980-х гг. (51%). В 2012–2014 гг. доля кабана на территории заповедника на самом деле снизилась почти до нуля. По мере постепенного восстановления популяции к 2016 г. высокая плодовитость вида позволила достаточно быстро увеличить его долю в общей биомассе копытных: в Южном и Северном районах до 16%, в Восточном – до 6%.

В табл. 3 показана общая биомасса копытных – жертв волка, приходящаяся на одного хищника для разных районов заповедника в рассматриваемые периоды, а на рис. 3 – участки заповедника, для которых равновесие в этой системе существенно нарушено (общая биомасса копытных, приходящаяся на 1 волка, в 1.5 и более раз меньше нормы в 110 ц).

В 1980-х гг., несмотря на то, что в целом по заповеднику соотношение копытных и волка было оптимальным, на некоторых участках оно уже было нарушено. На массиве Цахвоа и горе Кочерга биомасса копытных в 1.5–2.6 раза превышала норму. На некоторых периферийных участках заповедника – горы Закан, Большой и Малый Бамбак, хребты Магишо, Пастбище Абаго, Солонцовый, долина рек Шахе и Мзымта – биомасса копытных, приходящаяся на 1 волка, была в 1.3–1.8 раза ниже нормы.

В 2000-е гг. биомасса копытных, приходящаяся на 1 волка, в этих районах стала в 2.3–8.7 раза ниже нормы. К районам с нарушенным равновесием “волк–копытные” добавились гора Чугуш, хребет Пшекиш, долины рек Белая, Уруштен, Синяя, Ачипста и Умпырка, верховья реки Малая Лаба. Здесь биомасса копытных, приходящаяся на 1 волка, стала в 1.5–3.5 раза ниже нормы. На фоне современного восстановления численности популяций копытных в заповеднике продолжается разрушение периферийных локальных группировок оленя в верховьях рек Шахе, Малая Лаба, Уруштен (Трепет, Ескина, 2017).

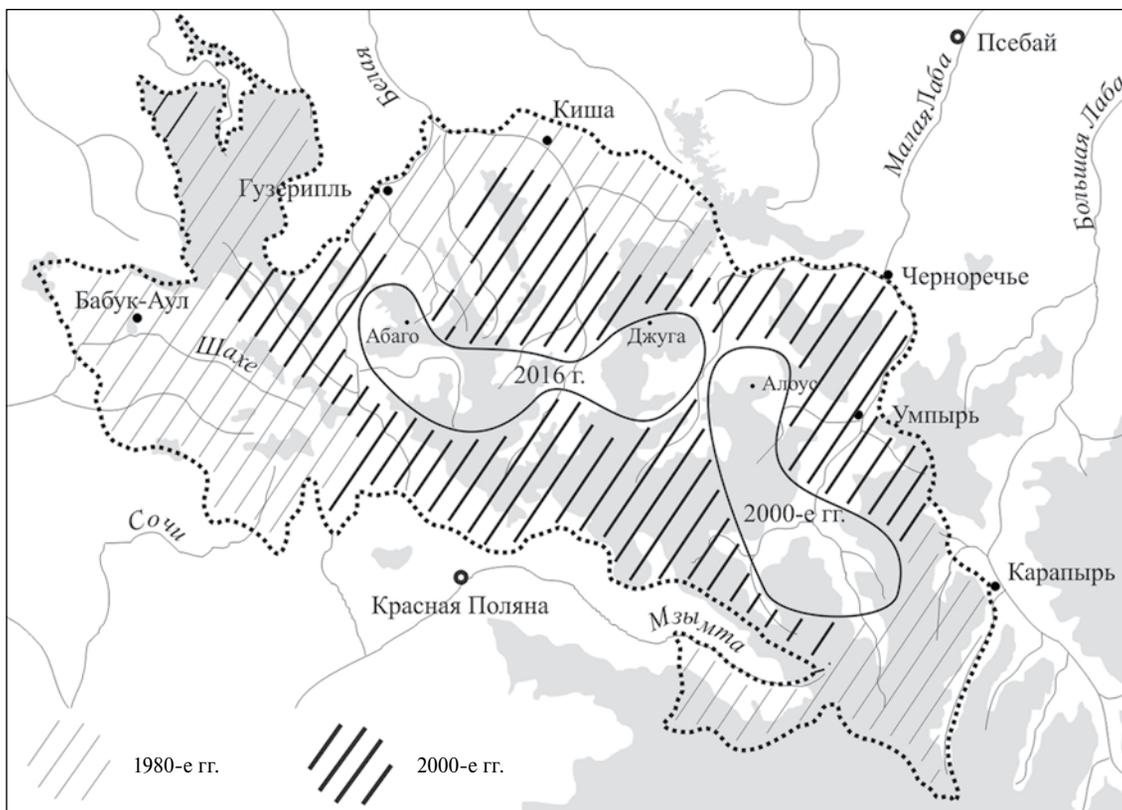


Рис. 3. Районы заповедника с нарушенным равновесием в системе “волк–копытные”.

Оптимальное соотношение копытных и волка в 2000-х гг. отмечено лишь на двух участках заповедника, расположенных в его труднодоступной центральной части и, следовательно, испытывающих минимальное антропогенное влияние: хребет Алоус и его окрестности, а также массив Шахвоа. Хотя мы не располагаем данными по локальной численности популяции волка в заповеднике после 2008 г., на основе динамики численности копытных (табл. 2) можно предположить, что в настоящее время близкими к исследуемому равновесному состоянию могут быть некоторые участки Северного и Восточного районов заповедника: Гора Джуга, Бурьянистый хребет, Аспидный хребет, гора Уруштен, долины рек Грустная и Аспидная, массив Абаго-Атамажи, долина реки Чессу, горы Чугуш (северные склоны), Тыбга, Джемарук (рис. 3).

Учитывая сопряженную динамику между численностью популяции волка и копытных для районов с высокой плотностью жертв (Трепет, Ескина, 2011, 2012), наблюдаемое в настоящее время восстановление группировок копытных в этих районах повлечет за собой увеличение локальной численности популяции волка. В свою очередь, в районах с низкой плотностью жертв нами были обнаружены затухающие колебания системы “волк–олень”, и ожидать увеличения численности популяции

волка здесь не приходится. Для подтверждения этой гипотезы необходимы современные исследования по численности популяции волка в заповеднике.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, с точки зрения равновесия в системе “волк–копытные” в Кавказском заповеднике функционирование экосистем в настоящее время близко к естественному не более чем на 1/3 его территории. Даже в период относительного благополучия 1980-х гг. нами обнаружено нарушение соотношения между биомассой копытных – жертв волка – и локальной численностью популяции волка на некоторых периферийных участках общей площадью около 50 тыс. га. После кризиса 1990-х гг. в число этих участков вошли не только все периферийные, но и некоторые центральные районы заповедника. В настоящее время на фоне восстановления локальных группировок копытных – жертв волка – в центральных районах заповедника продолжается разрушение некоторых локальных группировок на периферии. Это свидетельствует о невозможности существования равновесных природных систем даже на такой крупной (более 280 тыс. га) особо охраняемой природной территории в современных условиях. В случае с оленем такая тенденция уже привела к уменьшению его ареала на

оужных границах в пределах Северо-Западного Кавказа (Трепет, Ескина, 2017).

Кавказский заповедник еще совсем недавно по всему периметру имел экологически родственное окружение, которое выполняет буферные функции. В настоящее время он превратился в изолят, где постепенно проявляются кратковременные и долговременные эффекты инсуляризации (Уилкоккс, 1983). У границ заповедника продолжаются масштабное промышленное и дорожное строительство и рубки лесов, а на территории заповедника с каждым годом усиливается собственно туристическая активность. Все это, безусловно, ставит под угрозу существование жизнеспособных популяций копытных и крупных хищников. Особую тревогу это вызывает в связи с начавшейся в 2016 г. реализацией на территории заповедника проекта по восстановлению переднеазиатского леопарда, успех которого напрямую зависит от силы влияния комплекса антропогенных факторов в заповеднике и за его пределами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров В. Н., 1968. Экология Кавказского оленя // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 10. М. С. 95–200.
- Бибина К. В., 2008. Состояние популяций тура (*Capra caucasica*) и серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 18. Майкоп: ООО «Качество». С. 129–135.
- Гиляров А. М., 1990. Популяционная экология. Учебное пособие. М.: Изд-во МГУ. 191 с.
- Голгофская К. Ю., Криковцова Л. Ф., 1975. Зоогенные изменения лесной растительности в Кавказском заповеднике // Роль животных в функционировании экосистем: Материалы совещания. М.: Наука. С. 115–116.
- Дзуев Р. И., Сухомесова М. В., Канукова В. Н., 2013. Хромосомный набор и распространение волка (*Canis lupus L.*) на Северном Кавказе // Юг России: экология, развитие. № 1. С. 57–62.
- Дубень А. В., 1985. Численность и структура популяции серн во взаимосвязи с некоторыми экологическими факторами // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов н/Д: Изд-во Ростовского ун-та. С. 31–49.
- Дуров В. В., 1987. Кабан Западного Кавказа: (биология, охрана, хозяйственное использование). Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. ВНИИ охраны природы и заповедного дела. М. 19 с.
- Котов В. А., 1968. Кубанский тур, его экология и хозяйственное значение // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 10. М. С. 201–293.
- Кудактин А. Н., 1975. Соотношение численности копытных—волк в Кавказском заповеднике // Копытные фауны СССР: Экология, морфология, использование и охрана. М. С. 199–201.
- Кудактин А. Н., 1978. Об избирательности охоты волка на копытных в Кавказском заповеднике // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 83(3). С. 19–28.
- Кудактин А. Н., 1979. Территориальное размещение и структура популяции волка в Кавказском заповеднике // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 84(2). М. С. 56–65.
- Кудактин А. Н., 1994. Семья — ячейка популяции // Заповеданная пирамида. Исследование динамики и структуры биогеоценозов Кавказского заповедника. Сочи. С. 152–191.
- Кудактин А. Н., 1998. Крупные хищники Кавказского заповедника и сопредельных территорий: Экология, охрана, управление популяциями. Дис. ... докт. биол. наук: 11.00.11. М. 260 с.
- Кудактин А. Н., 2011. Современное распространение и численность волка на территории южного федерального округа // Вестник охотоведения. Т. 8. № 1. С. 26–34.
- Кудактин А. Н., Плакса С. А., 2007. Влияние охоты на популяции волка в горах Кавказа // Млекопитающие горных территорий. Материалы междунар. конф. 13–18 августа 2007 г. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 172–177.
- Никольский А. А., Лихацкий Ю. П., 2002. Влияние волка на конкурентные отношения между копытными Воронежского заповедника // Доклады РАН. Т. 387. № 1. С. 128–130.
- Северцов С. А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л.: Изд. АН СССР. 315 с.
- Трепет С. А., 2006. Состояние популяции оленя (*Cervus elaphus maral*) в Кавказском заповеднике: итоги социально-экономического кризиса 1990-х годов // Известия вузов Сев.-Кавк. регион. Естеств. науки. № 2. С. 98–103.
- Трепет С. А., 2014. Копытные Северо-Западного Кавказа: современное состояние и механизмы устойчивости популяций. Краснодар: Кубанское книжное издательство. 152 с.
- Трепет С. А., Ескина Т. Г., 2011. Влияние средовых факторов на динамику численности и пространственную структуру популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) в Кавказском заповеднике // Зоологический журнал. Т. 90. № 6. С. 1–13.
- Трепет С. А., Ескина Т. Г., 2012. Влияние факторов среды на динамику численности и пространственную структуру популяции серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Зоологический журнал. Т. 91. № 9. С. 1–10.
- Трепет С. А., Ескина Т. Г., 2017. Особенности современной динамики популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) в Кавказском заповеднике // Зоологический журнал. Т. 96. № 1. С. 1–7.

- Трепет С.А., Ескина Т.Г., Бибина К.В., 2013. Влияние факторов среды на динамику численности и пространственную структуру популяции тура (*Capra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Зоологический журнал. Т. 91. № 9. С. 1–10.
- Трепет С.А., Ескина Т.Г., Бибина К.В., 2017. Антропогенная трансформация и перспективы сохранения популяции серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) на северо-западном Кавказе // Зоологический журнал. Т. 96. № 4. С. 485–492.
- Уилкокс Б.А., 1983. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М. С. 117–142.
- Jędrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J. et al., 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża primeval forest (Poland) // Ecology. V. 83. № 5. P. 1341–1356.
- Mech L. D., 1966. The wolves of Isle Royale // Fauna of the National Parks of the United States. Fauna Series 7. 210 p.
- Pimlott D. H., 1967. Wolf predation and ungulate population // American zoologist. V. 7. P. 267–278.

THE UNGULATES TO WOLVES RATIO IN THE CAUCASIAN NATURE RESERVE

S. A. Trepets¹, T. G. Eskina²

¹*Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories, Kabardino-Balkarian Scientific Centre,
Russian Academy of Sciences, Nalchik 360051, Russia*

²*ShaposhnikovCaucasian State Nature Biosphere Reserve, Sochi 354340, Russia
e-mail: trepet71@mail.ru*

The ratio between ungulate biomass as potential victims and the wolf as the main predator was studied in different parts of the Caucasian Nature Reserve: northern, eastern and southern. An optimal ratio of ungulates to wolves is shown to have been biased during a stable period in the 1980's for a number of peripheral areas of the nature reserve totaling about 50 thousand hectares in area. Following a crisis of the 1990's, these areas were joined not only by all peripheral, but also some of the central parts of the nature reserve. From the point of view of an equilibrium in the "wolf-ungulates" system, at present the functioning of the ecosystem is close to natural at best only over one-third of the territory. One of the main reasons for this lies in man's intensified economic activities of various kinds just at the borders of the nature reserve and their inevitable impacts rendered on the protected ecosystems.

Keywords: Caucasian Nature Reserve, wolf, *Canis lupus cubanensis*, ungulates, predator-prey system, biomass