

СРАВНИТЕЛЬНАЯ КРАНИОМЕТРИЯ ГОРНЫХ ЗУБРОВ *BISON BONASUS MONTANUS* (BOVIDAE, ARTIODACTYLA)

Г. С. Раутиан, [А. С. Немцев], А. Ю. Пузаченко

В историческое время Европу населяли, по крайней мере, три подвида зубров: номинативный *Bison bonasus bonasus* L., 1758, кавказский *B. b. caucasicus* Satunin, 1904 и трансильванский *B. b. hungarorum* Kretzoi, 1946. На протяжении последнего тысячелетия их ареалы неуклонно сокращались вплоть до полного истребления вида в природе. Трансильванские зубры исчезли приблизительно в 1790 г. и известны лишь по фрагментарным костным остаткам и наскальным рисункам древнего человека (Флеров, 1979). Последний кавказский зубр был убит в 1927 г. и в музейных коллекциях сохранилось лишь небольшое количество черепов и поскраниальных скелетов, большей частью неполных, из Кубанской охоты (территория современного Кавказского государственного природного биосферного заповедника) и черепа из дзуаров (святилищ) Северной Осетии (Бурчак-Абрамович, Наниев, 1954). По беловежским зубрам имеется обширный материал из природных популяций XIX и начала XX века, сосредоточенный преимущественно в коллекциях Зоологического института РАН (ЗИН). Впрочем, этот материал крайне слабо изучен: анализ возрастной, половой, индивидуальной и географической изменчивости проводился лишь в ограниченном объеме, и выводы, полученные разными авторами, нередко противоречивы. Так, по данным К. К. Флерова (1932, 1965, 1979), цитируемым в большинстве обзорных работ по зубру (Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; Заблочкий, 1968), беловежский подвид заметно превосходит кавказский как по размеру и весу тела, так и по промерам черепа. И. И. Соколов (1971), напротив, отмечает, что по длине позвоночного столба, основной длине черепа и ряду других промеров кавказские зубры не уступают беловежским. Оба автора солидарны в том, что по перечисленным параметрам зубры обоего пола уступают степным бизонам. Между тем Аллен (Allen, 1876), исследовавший шесть скелетов бизонов и три зубра, пришел к выводу о большей величине черепа и всего скелета у *B. bonasus*.

Указанные противоречия, вероятно, возникают в связи с небольшими объемами материала и его происхождением, в одних случаях – от животных из природных популяций, а в других – из питомников и зоопарков. При этом авторы, как правило, указывают лишь количество и места хранения использованных экземпляров, но не источники их поступления. Последнее, вероятно, объясняется априорным допущением того, что звери, живущие в полудомашнем состоянии, лишь несущественно отличаются от вольных. Однако, предварительные исследования показали, что беловежские и кавказско-беловежские зубры из зубропитомников Приокско-

Террасного и Окского заповедников значительно отличаются от животных из природных популяций (Пузаченко и др., 1999; Раутиан и др., 2000а), в частности, большими средними значениями по многим промерам черепа. В этой связи, для изучения изменчивости вида, проведения внутривидовых и межвидовых сравнений и выяснения тенденций преобразования тех или иных форм необходимо знать, из каких популяций происходит материал, и в каких условиях (в первую очередь, в неволе или в природе) протекало развитие изучаемых животных. Только в этом случае можно выявить соотношения между разными формами изменчивости и отделить таксономические различия от возникших в результате разных условий существования.

После истребления зубра в природе, в некоторых частных парках и зоологических садах Европы сохранилось лишь несколько десятков особей беловежского подвида, гибриды между кавказским и беловежским подвидами и межвидовые гибриды беловежских зубров и степных бизонов.

В процессе последующего восстановления вида эти формы дали начало трем линиям разведения: беловежской, кавказско-беловежской и горной. Беловежская линия происходит от пяти беловежских зубров. Кавказско-беловежская – от одного зубра кавказского подвида (Кавказ, ЕВРВ, N 100) и 11 особей беловежского подвида, включая всех родоначальников беловежской линии (Slatis, 1960). Предками горной линии являются все основатели кавказско-беловежской, кроме одного (ЕВРВ, N 46), еще три зубра беловежского подвида (ЕВРВ, N 50, 51 и 65) и три степных бизона (Архив КГБПЗ, папка 187).

Отличительной особенностью горной линии является не только происхождение от зубробизонов и наибольшего числа зубров-основателей (т. е. наиболее гетерогенный исходный генетический пул), но и принципиально отличающаяся система содержания животных во время формирования этой формы. В 1940 г. в Кавказский государственный заповедник завезли пять зубробизонов I–II поколения возвратного скрещивания на зубра. До 1949 г. их разводили «в себе», а затем самок начали скрещивать с кавказско-беловежскими самцами при полном отстранении от размножения самцов формируемой линии. В результате примесь бизона в генофонде популяции была снижена до 6% (рассчитано на основе полной родословной, Архив КГБПЗ, папки 187, 188, а также Заблоцкий, 1939). Как и в случае беловежской и кавказско-беловежской линий, на ранних этапах восстановления горных зубров держали в загоне под опекой человека в части кормления, содержания, предоставления защиты от неблагоприятных метеорологических условий и т. п. (Калугин, 1968). Однако, почти половина беловежских и кавказско-беловежских зубров до сих пор разводится в неволе, а вольные стада немногочисленны и регулярно получают подкормку (ЕВРВ, 1945–1995), тогда как горных зубров уже в 1942 г. перевели на загошно-выпасную систему содержания, в 1946 – на подкормочно-выпасную (240–300

дней в году зубры получали только минеральную подкормку в виде поваренной соли), в 1954 – на полувольную (круглогодичная подкормка поваренной солью, к которой зимой добавляли сено, объем которого каждый год сокращался) и, наконец, в 1960 подкормка грубыми кормами была прекращена полностью, и начался этап вольного обитания зубров на территории Кавказского заповедника (Калутин, 1968).

Таким образом, горная линия прошла этап селекции, снизивший генетический вклад бизонов, и после выпуска в природу менялась под воздействием естественных факторов по пути приспособления к условиям горнолесного пояса Северо-Западного Кавказа. Этот процесс протекал в условиях периодических колебаний численности (Калутин, 1968; Немцев, 1985), что, как известно, повышает скорость формирования адаптаций. Вероятно, именно это определило облик современных горных зубров и привело к развитию признаков, отличающих горных зубров от каждой из их предковых форм. Одним из проявлений формирования адаптаций является стабилизация ряда существенных признаков, например, сокращение продолжительности гона и сроков появления новорожденных по сравнению с этими показателями на ранних этапах восстановления горных зубров (Калутин, 1968; Немцев, 1988). По совокупности видоспецифичных особенностей, современные зубры Северо-Западного Кавказа были недавно выделены в отдельный подвид *Bison bonasus montanus* Rautian, Kalabuschkin, Nemtsev, 2000, представляющий собой продукт заводского искусства (на этапе формирования горной линии), получивший дальнейшее развитие в условиях свободной жизни в природе (Раутиан и др., 2000б).

В настоящей работе рассматриваются краниометрические признаки горных зубров в сравнении с кавказским и беловежским подвидами, а также другими формами рода бизонов (*Bison*).

Материалы и методы

Основу материала настоящей работы составляют черепа взрослых зубров беловежского, кавказского, горного и ископаемого большого подвидов (*B. bonasus bonasus*, *B. b. caucasicus*, *B. b. montanus* и *B. b. major*) из природных популяций, хранящиеся в ЗИН РАН, ПИН РАН, Зоомузее МГУ, в Беловежской пушце (Беларусь), Кавказском государственном природном биосферном заповеднике и Национальном музее Республики Адыгея. Кроме того, для сравнения разных форм рода *Bison* использованы черепа зубров кавказско-беловежской линии из коллекций Окского и Северо-Осетинского заповедников, степного бизона (*B. b. bison*) и первобытного бизона (*B. priscus*) из тех же коллекций, а также литературные данные по перечисленным формам (Флеров, 1932, 1965, 1979, Flerow, 1969; Громова, 1935; Наниев, 1956; Бурчак-Абрамович, 1957; Skinner, Kaisen, 1947). Общий объем материала составил (1) 57 самцов и 50 самок зубров из популяции Беловежской пушцы

(*Bison bonasus bonasus*), (2) 32 самца и 23 самки кавказского подвида (*B. b. caucasicus*), (3) 15 самцов и 19 самок горного подвида (*B. b. montanus*) и (4) 9 самцов и 2 самки раннеголоценового подвида (*B. b. major*), а также (5) 14 самцов и 15 самок из вольного стада кавказско-беловежских зубров Северо-Осетинского заповедника, (6) 9 самцов и 10 самок из питомника Окского заповедника, (7) 6 самок и 16 самцов степных бизонов (*B. bison bison*) из зоопарков и питомников России; (8) 44 самца степного бизона из вольных американских популяций, (9) 8 самцов лесного бизона (*B. bison athabascaae*) и (10) 42 самца и 46 самок первобытного бизона *B. priscus*.

На черепах измеряли 61 промер, включая признаки, предложенные В. И. Громовой (1935), и ряд дополнительных промеров, использованных в предыдущих работах (Раутиан и др., 1998; Пузаченко, Раутиан, 2000). Прodelать полный набор промеров для всех черепов было невозможно из-за неполной сохранности материала, поэтому объемы выборок по разным промерам различаются. По каждому промеру рассчитывали средние значения для каждого пола каждой формы. Для беловежского, кавказского и горного подвида зубра оценивали достоверность межвыборочных различий с помощью *t*-критерия. Промеры, с наибольшей надежностью ($p < 0,001$) различающие подвиды были обработаны методом дискриминантного анализа, для расчетов использован пакет компьютерных программ *STADIA 5* (Кулаичев, 1995).

Для интегральной оценки положения разных форм зубров среди представителей рода *Bison* использованы средние значения по следующим 11 промерам черепа у перечисленных выше форм: (G3) срединная длина лба; (G11), наименьшая ширина лба; (G12) наибольшая ширина лба; (G18) наибольшая ширина затылка; (G19) наибольшая высота затылка; (G22) обхват основания стержня; (G23) лобный поперечник основания стержня; (G24) перпендикулярный к нему поперечник; (G25) прямая длина стержня; (G26) длина стержня вдоль большой кривизны; и (G27) расстояние между вершинами стержней. Этот набор признаков был выбран потому, что по нему есть данные для всех сравниваемых форм зубров и бизонов. На основе стандартизованных средневыборочных значений промеров была получена матрица попарных евклидовых дистанций между самцами и самками всех изученных форм и обработана методом многомерного шкалирования (Kruskal, 1964).

Результаты и обсуждение

Отношения между подвидами зубров по краниометрическим признакам

Средние значения промеров у беловежских, кавказских и горных зубров представлены в табл. 1 и 2. Наши данные в основном подтверждают вывод К. К. Флерова (1932, 1965, 1979) о меньших размерах и более легкой конст-

рукции черепа кавказского подвида по сравнению с беловежским. Это проявляется в меньших средних значениях промеров мозгового черепа и ряда поперечных промеров лицевого. Так, и самцы и самки кавказского подвида несколько меньше по основной и передней длине черепа (промеры G49 и G50), ширине и длине лба (G11–G16, A1, G3–G5), ширине и высоте затылка (G17–G20), длине глазниц (G6), ширине неба в задней части (B, G46), диагональной длине неба (B4), ширине в щечных буграх (G40). Однако по продольным промерам лицевой части черепа они не уступают беловежцам, а по некоторым из них средневыборочные значения достоверно больше, чем у номинативного подвида. Это относится к промерам диастемы (B8 и B13), боковой длине каудальной части носовой кости (A10) у зубров каждого из полов, а также морфологической лицевой оси (G36), орбитальной длине лицевого отдела (G37), длине носовых и межчелюстных костей (G38 и G47) у самцов. У самок кавказского подвида средневыборочные значения последних четырех промеров также несколько больше, чем у беловежских зубриц, но различия не достигают достоверных значений. Отметим, что носовые кости различаются по пропорциям: передняя часть у кавказских зубров обоего пола существенно короче (A13), а задняя – длиннее (A10). По большинству промеров неба и зубных рядов (B1, B3, B6, B10, B11, G41, G43, G45) различия между подвидами невелики и обычно недостоверны у обоих полов. Средние значения промеров роговых стержней (G21–G27, G31) несколько различаются, но в связи с широким размахом индивидуальной изменчивости большинство различий недостоверно статистически. Исключения составляют у самцов длина стержней вдоль большой кривизны (G26) и длина стебелька стержня по нижнему краю (G31), а у самок – расстояние между концами роговых стержней (G27). Последний признак (сильная сближенность концов роговых стержней у кавказских зубриц) был отмечен ранее как отличительная особенность данного подвида (Флеров, 1965, 1979). Другое отличие кавказских зубров – меньшее расстояние между носовой костью и носовым отростком межчелюстной кости, меньшее, чем длина M¹ (Флеров, 1979). По нашим данным различие подвидов по данному промеру (A16) высоко достоверно, как у самцов, так и у самок кавказских зубров средние значения этого промера примерно втрое меньше, чем у беловежского подвида.

Таблица 1. Промеры черепа у самцов зубров разных подвидов и степных бизонов из зоопарков и питомников России

Промер*	Кавказский зубр (<i>B. b. caucasicus</i>)		Горный зубр (<i>B. b. montanus</i>)		Беловежский зубр (<i>B. b. bonasus</i>)		Вероятность ошибки вывода о значимости различий (p)			<i>Bison bonasus major</i>		Бизон (<i>Bison bison</i>)	
	1		2		3		1–2	1–3	2–3	n	X	n	X
	n	X	n	X	n	X							
G1	13	220,4	15	220,3	27	226,3	0,977	0,109	0,087	4	238,8	4	257

G2	13	252,2	13	253,7	27	255,9	0,804	0,393	0,645	4	274,8	3	269,3
G3	22	231,2	15	242,7	27	249,2	0,002	0,000	0,130	5	263,4	3	274,3
G4	21	189,0	15	194,3	27	201,0	0,255	0,004	0,141	5	217,8	3	246,3
G6	34	70,1	15	73,8	57	72,3	0,002	0,027	0,249	3	73,0	8	61,0
G5	22	144,4	15	149,8	27	152,8	0,095	0,014	0,460	5	169,6	3	176,7
G7	20	71,7	15	69,5	28	71,9	0,291	0,868	0,052	2	71,0	3	68,7
G8	19	175,6	15	182,3	27	176,2	0,022	0,735	0,014	3	193,0	3	199,3
G9	17	16,1	15	19,8	27	17,5	0,045	0,315	0,079	3	16,9	3	13,8
G10	17	43,0	15	44,8	26	42,1	0,321	0,506	0,029	3	48,0	3	32,7
G11	34	296,9	15	307,1	54	310,1	0,073	0,002	0,628	5	329,8	8	347,5
G12	35	247,6	15	250,0	54	248,4	0,506	0,740	0,543	5	272,2	8	281,9
G13	22	236,4	15	241,4	53	241,3	0,248	0,244	0,988	2	266,5	8	273,9
G14	20	256,7	15	295,9	27	283,2	0,000	0,000	0,028	5	318,8	4	351,5
G15	20	228,2	15	264,9	26	253,4	0,000	0,000	0,031	4	285,5	4	293
G16	22	68,0	14	66,9	27	78,6	0,693	0,000	0,000	4	75,3	4	99,5
G17	27	137,2	15	161,1	52	166,7	0,000	0,000	0,224	5	177,4	8	182,5
G18	19	223,2	15	236,8	52	234,9	0,003	0,002	0,640	4	252,0	8	254,1
G19	12	126,3	13	137,1	27	135,2	0,001	0,001	0,433	4	142,8	4	159
G20	12	91,0	15	96,1	27	96,4	0,056	0,034	0,863	3	101,7	4	129
G21	32	229,0	15	209,1	55	226,1	0,002	0,562	0,005	9	261,1	16	239,5
G22	21	230,3	14	210,9	21	219,0	0,016	0,081	0,228	8	271,3	4	255
G23	32	76,9	15	69,1	55	74,3	0,003	0,148	0,013	7	89,4	4	81,5
G24	21	69,2	15	63,5	25	68,4	0,039	0,726	0,052	7	81,7	4	80,5
G25	9	169,1	14	176,4	19	178,3	0,494	0,182	0,822	8	216,0	4	140
G26	8	246,0	14	254,1	19	277,3	0,543	0,003	0,025	7	318,6	4	208,5
G27	8	558,6	14	608,4	21	578,9	0,045	0,214	0,098	5	711,4	4	560
G31	21	32,9	15	39,7	27	43,9	0,008	0,000	0,044	5	49,0	4	60
G35	9	348,3	13	353,4	25	342,3	0,384	0,237	0,018			4	360
G36	9	302,9	13	306,1	25	293,8	0,593	0,046	0,008			4	343,5
G37	9	295,4	13	295,9	25	287,3	0,922	0,045	0,032			4	315
G38	5	194,7	9	203,2	26	185,8	0,206	0,043	0,000			4	204,5
G39	9	93,2	9	94,0	53	95,2	0,788	0,502	0,709	2	92,5	7	103,3
G40	16	165,1	15	169,5	28	177,2	0,211	0,001	0,049	2	178,0	4	211,5
G41	15	155,1	14	155,6	28	155,6	0,868	0,831	1,00	1	165,0	4	177
G42	9	290,1	13	284,5	25	286,0	0,239	0,283	0,687			4	312
G43	24	141,9	15	141,9	54	143,3	0,980	0,244	0,379	1	153,0	8	152,1
G44	9	143,9	13	140,8	25	139,6	0,329	0,094	0,614			4	148
G45	26	78,3	15	78,7	54	78,7	0,824	0,797	0,981	2	77,5	4	95,5
G46	15	90,9	15	97,0	28	94,7	0,003	0,030	0,254	2	92,0	4	108,5
G47	9	179,1	13	158,8	25	155,7	0,000	0,000	0,290			4	177,5
G48	9	106,9	14	110,2	26	102,5	0,217	0,106	0,002	1	112,0	4	119
G49	9	463,0	13	473,6	24	470,5	0,136	0,225	0,589			4	513
G50	19	501,1	12	523,9	52	521,0	0,007	0,000	0,641	1	50,0	4	586
A1	21	151,5	15	168,3	53	166,9	0,000	0,000	0,595	1	168,0	8	173,9
A3	23	201,1	15	216,2	52	202,6	0,000	0,529	0,000	3	219,7	8	215,8
A4	23	97,8	15	90,5	51	98,8	0,000	0,535	0,000	1	112,0	8	107,8
A6	22	57,7	15	62,5	53	64,0	0,046	0,018	0,650	1	60,0	8	70
A10	8	83,0	9	68,4	52	68,9	0,006	0,000	0,875			7	81,4
A13	8	97,9	9	125,9	50	106,1	0,000	0,032	0,000			7	119,4
A15	9	39,6	9	38,4	50	39,1	0,607	0,798	0,705			7	45,9
A16	16	12,1	14	29,7	39	34,0	0,000	0,000	0,177			4	33
B	19	66,7	15	73,0	53	72,9	0,000	0,000	0,964			8	80,6

B1	20	137,3	15	136,9	53	139,4	0,796	0,175	0,162	8	156,5
B3	26	92,6	15	91,8	54	93,5	0,657	0,919	0,301	8	97,9
B4	19	158,7	15	157,7	53	162,4	0,652	0,038	0,026	8	178,1
B6	18	163,3	14	164,4	52	161,9	0,736	0,507	0,302	8	176,0
B8	16	113,4	12	112,5	50	107,8	0,603	0,000	0,003	8	108,9
B10	16	42,4	11	40,7	50	41,5	0,254	0,283	0,504	8	42,3
B11	16	85,2	12	84,8	50	86,2	0,866	0,489	0,444	8	89,6
B13	16	147,0	12	145,6	50	140,0	0,481	0,000	0,008	8	143,9

*G1 – анатомическая мозговая ось, G2 – морфологическая мозговая ось, G3 – срединная длина лба, G4 – заглазничная длина лба, G5 – боковая длина лба, G6 и G7 – горизонтальный и вертикальный поперечники орбиты, G8–G10 – длина, ширина и глубина височной ямки, G11 – наибольшая ширина лба (по задним краям орбит), G12 – наименьшая ширина лба (по заглазничному сужению), G13 – предглазничная ширина лба, G14 – ширина лба между стержнями в середине их лобной поверхности, G15 – ширина лба между границами шероховатых колец в основании роговых стержней, G16 – длина темени, G17 – ширина темени (между вершин височных ямок), G18 – наибольшая ширина затылка (на гребне), G19 – наибольшая высота затылка, G20 – наименьшая высота затылка, G21 – обхват стebelька стержня, G22 – обхват основания стержня, G23 – лобный поперечник основания стержня, G24 – перпендикулярный к пему поперечник, G25 – прямая длина стержня, G26 – длина стержня вдоль большой кривизны, G27 – расстояние между вершинами стержней, G31 – длина стebelька по ширкей стороне, G35 – анатомическая лицевая ось, G36 – морфологическая лицевая ось, G37 – орбитальная длина лицевого отдела, G38 – длина носовых костей, G39 – наибольшая ширина носовых костей, G40 – ширина в щечных буграх, G41 – ширина верхней челюсти у альвеолярного края, G42 – длина твердого неба, G43 – альвеолярная длина зубного ряда, G44 – длина диастемы, G45 – ширина неба между передними краями P2, G46 – ширина неба между задними краями M3, G47 – длина межчелюстных костей, G48 – наибольшая ширина межчелюстных костей, G49 – основная длина черепа, G50 – передняя длина черепа от переднего края межчелюстных костей до верхнего края затылка; A1 – косая длина лба, A3 – длина затылочного гребня, A4 – расстояние между концами затылочного гребня и заглазничным сужением, A6 – расстояние между заглазничным сужением и задним краем орбиты, A10 – косая длина каудальной части носовой кости, A13 – боковая длина средней части носовых костей, A15 – ширина дистальной части носовых костей между задними краями вырезки, A16 – расстояние между носовым отростком межчелюстной кости и носовой костью, B – расстояние между боковыми выемками заднего края костного неба, B1 – косая длина неба (между зубными рядами), B3 – ширина неба между передними краями альвеол P2, B4 – диагональная длина неба (между зубными рядами), B6 – косая длина неба от заднего края небных отростков межчелюстной кости до заднего края костного неба, B8 боковая длина диастемы от переднего края альвеолы P2 до переднего края небной щели (fissura palatina), B10 – расстояние между передними краями небных щелей, B11 – расстояние от переднего края небных щелей до заднего края небных отростков межчелюстной кости, B13 – боковая длина диастемы от переднего края альвеол P2 до переднего края межчелюстной кости.

Таблица 2. Промеры черепа у самок зубров разных подвидов и степных бизонов из зоопарков и питомников России

Промер*	Кавказский зубр (<i>B. b. caucasicus</i>)		Горный зубр (<i>B. b. montanus</i>)		Беловежский зубр (<i>B. b. bonasus</i>)		Вероятность ошибки вывода о значимости различий (p)			<i>Bison bonasus major</i>		Бизон (<i>Bison bison</i>)	
	1		2		3		1–2	1–3	2–3	n	X	n	X
	n	X	n	X	n	X							
G1	5	188,0	18	195,6	25	206,4	0,064	0,000	0,000	2	204,5	4	220
G2	5	227,4	18	228,4	25	233,4	0,828	0,176	0,084	2	242,5	4	244

G3	13	215,5	19	216,6	25	224,5	0,767	0,003	0,002	2	230,0	4	229
G4	13	164,8	19	170,4	25	177,2	0,062	0,000	0,008	2	162,5	4	192
G5	15	119,4	19	132,1	25	134,0	0,000	0,000	0,338	2	153,5	4	141
G6	22	65,4	18	70,0	50	69,2	0,018	0,011	0,500	2	80,3	4	60,5
G7	15	63,5	19	63,7	25	63,1	0,850	0,674	0,448	1	67,0	4	61
G8	15	155,9	19	166,6	25	164,6	0,000	0,000	0,212	2	173,5	4	175
G9	15	22,3	19	21,7	25	20,6	0,627	0,205	0,303	2	25,3	4	14
G10	15	31,9	19	36,9	25	37,6	0,000	0,000	0,426	2	39,8	4	42
G11	21	243,2	19	257,9	47	263,7	0,001	0,000	0,083	2	278,0	4	281,3
G12	20	198,9	19	202,5	47	212,8	0,253	0,000	0,000	2	221,5	4	222,0
G13	9	197,1	19	201,3	47	208,1	0,484	0,009	0,054	2	230,0	4	225,0
G14	15	211,1	17	235,9	25	241,1	0,000	0,000	0,271	2	263,5	4	261
G15	13	189,4	17	214,2	24	220,3	0,000	0,000	0,193	2	240,5	4	228
G16	13	66,7	18	59,4	24	69,5	0,003	0,156	0,000	2	68,0	4	72
G17	18	112,0	19	133,9	47	140,5	0,000	0,000	0,027	2	131,0	4	140,8
G18	7	184,0	18	200,7	47	201,7	0,000	0,000	0,654	2	226,5	4	215,8
G19	4	110,0	16	121,6	25	123,1	0,000	0,000	0,408	2	139,0	4	136
G20	4	79,4	18	86,3	25	85,5	0,030	0,021	0,621	2	105,0	4	98
G21	23	161,0	15	159,5	51	164,2	0,698	0,340	0,272	4	195,0	6	156,2
G22	14	157,1	16	155,1	23	159,0	0,683	0,637	0,280	2	192,5	4	173
G23	23	49,9	16	48,4	51	50,5	0,159	0,524	0,106	2	63,5	4	50
G24	15	48,2	16	47,2	24	49,2	0,417	0,373	0,097	2	59,0	4	47
G25	9	122,3	12	123,4	23	122,3	0,392	0,991	0,846	4	187,8	4	106
G26	9	191,2	12	166,5	22	156,5	0,220	0,157	0,538	2	219,0	4	131
G27	5	367,4	11	438,0	23	440,7	0,001	0,000	0,831	2	525,5	4	451
G31	15	35,8	18	34,3	24	38,2	0,608	0,188	0,061	2	41,5	4	34
G35	5	334,2	15	342,0	24	332,5	0,133	0,737	0,005	1	414,0	2	350
G36	8	281,6	15	294,9	24	282,2	0,006	0,868	0,000	1	333,0	2	314
G37	8	278,0	15	286,3	24	276,5	0,050	0,679	0,001	1	327,0	2	292
G38	4	181,0	10	193,6	23	181,0	0,047	0,991	0,001			2	202
G39	8	75,3	12	75,6	46	78,9	0,935	0,104	0,107			4	83,0
G40	14	146,6	18	157,1	25	165,7	0,001	0,000	0,002	1	165,0	4	170
G41	14	140,9	18	146,5	25	151,6	0,045	0,000	0,016	1	146,0	4	161
G42	8	271,3	15	279,3	24	279,1	0,027	0,027	0,921	1	330,0	4	288
G43	20	140,1	19	137,2	48	137,3	0,048	0,063	0,977	1	149,0	4	149,8
G44	8	136,6	15	135,6	24	132,3	0,665	0,089	0,052	1	163,0	4	130
G45	19	73,8	19	74,1	48	76,8	0,884	0,079	0,081	1	81,0	4	90
G46	15	83,3	18	89,4	25	92,8	0,001	0,000	0,046	1	95,0	4	99
G47	8	155,9	15	151,5	24	149,2	0,240	0,120	0,460			2	177
G48	9	91,3	16	97,8	24	93,1	0,017	0,430	0,003			4	98
G49	4	434,8	15	451,4	24	450,1	0,031	0,033	0,759	1	499,0	2	464
G50	11	478,6	15	489,2	49	488,8	0,080	0,046	0,914	1	552,0	2	517
A1	9	141,4	19	153,9	46	155,3	0,000	0,000	0,528			4	153,5
A3	10	177,3	19	195,3	47	182,1	0,000	0,083	0,000	2	195,0	4	192,0
A4	10	75,1	19	70,9	47	79,5	0,041	0,031	0,000	1	173,0	4	81,3
A6	10	57,3	19	62,6	48	61,0	0,025	0,147	0,406	1	78,0	6	71
A10	5	67,8	12	60,8	46	59,5	0,075	0,009	0,519			3	72,3
A13	4	91,1	10	117,6	44	102,9	0,000	0,040	0,000			4	113,5
A15	4	35,9	10	35,3	44	34,9	0,754	0,649	0,805			3	39,3
A16	9	9,8	16	28,9	51	35,1	0,000	0,000	0,042				
B	9	62,7	19	67,5	47	71,1	0,042	0,000	0,025			3	78,3
B1	9	129,7	19	132,2	47	136,7	0,202	0,000	0,001			3	150,3

B3	19	88,1	19	86,5	48	90,9	0,442	0,103	0,008	4	95,8
B4	9	150,7	19	151,6	47	159,5	0,725	0,000	0,000	4	174,0
B6	9	155,7	19	160,4	47	159,8	0,144	0,055	0,734	4	173,8
B8	7	112,8	15	107,0	47	104,8	0,007	0,000	0,150	4	109,0
B10	6	37,3	14	36,8	46	37,0	0,688	0,728	0,776	4	38,8
B11	7	84,6	15	79,0	47	81,2	0,062	0,243	0,287	3	84,3
B13	7	141,9	15	137,5	47	135,3	0,108	0,010	0,197	4	142,8

Таким образом, меньшие размеры и более грацильная конструкция черепа кавказских зубров по сравнению с беловежскими выражена главным образом в мозговой части черепа, и в особенности в поперечных промерах, тогда как продольные промеры лицевой части и роговые стержни не уступают таковым у беловежских зубров.

Обратимся к отношениям между рассмотренными подвидами и горными зубрами (*B. bonasus montanus*). Последние обитают в условиях, типичных для кавказского подвида, но в момент перевода на вольное содержание генофонд популяции примерно на 9/10 происходил от беловежских зубров. Как видно из табл. 1 и 2, по промерам черепа горные зубры в целом близки к кавказским и беловежским, и по 11-ти промерам средневыборочные значения для каждого из полов всех трех форм отличаются статистически недостоверно. В них входит ряд промеров твердого неба и зубных рядов (G43, G44, G45, B6, B10, B11), максимальная и минимальная ширина носовых костей (G39, A15), вертикальный диаметр глазницы (G7), морфологическая мозговая ось (G2) и прямая длина роговых стержней (G25). Средние значения многих промеров горных зубров (31 у самок и 19 у самцов) промежуточны между таковыми у кавказских и беловежских, но более трети отличаются от средних значений у двух последних подвидов. Так, достоверные отличия от беловежских зубров выявлены для 21 промера самцов и 22 самок, а от кавказских зубров – для 25 и 31, соответственно. Отметим, что достоверные различия между кавказским и беловежским подвидами выявлены по 30 промерам самцов и 33 самок. Таким образом, горные зубры отличаются от каждого из них не больше (и даже несколько меньше), чем они друг от друга.

Горные зубры обоего пола близки к беловежским и отличаются от кавказских по передней длине черепа (промер G50), ширине и боковой длине лба (G11, G14, G15, A1, A6, G5), ширине и высоте затылка (G17–G20), ширине неба в задней части (B, G46), длине глазниц (G6), расстоянию между вершинами стержней (G27), боковой длине каудальной части носовых костей (A10). Достоверное отличие от беловежского подвида при незначимых отличиях от кавказского обнаружено у горных зубров обоего пола только по средним значениям диагональной длины неба (B4) и ширине в щечных буграх (G40). Кроме того, у самцов то же наблюдается по продольным промерам лицевой части черепа (B8, B13, G35–G37) и по длине рогового стерж-

ня вдоль большой кривизны (у самок средние значения этих промеров промежуточны между таковыми у кавказских и беловежских зубриц), а у самок – по минимальной и предглазничной ширине лба (G12, G13), средней и заглазничной длине лба (G3, G4) и анатомической мозговой оси (G1).

Горные зубры обоего пола отличаются и от беловежских и от кавказских значительно удлиненными носовыми костями (G38, A13) и затылочным гребнем (A3) и меньшей длиной участка лба в области оснований рогов (A4). Кроме того, самцы отличаются более тонкими роговыми стержнями (G21–G24), что связано с последним признаком, Большими размерами височных ям (G8–G10) и Большим расстоянием между концами роговых стержней (G27); а самки – меньшей длиной теменной кости (G16), которая у самцов меньше, чем у беловежцев, но незначимо отличается от таковой у кавказских зубров.

Перечисленные отличительные особенности горных зубров нельзя отнести на счет примеси бизонов. Действительно, для бизонов характерны большие средние значения данных промеров, но и большие общие размеры черепа (Громова, 1935; Skinner, Kaisen, 1947), поэтому относительные величины этих промеров у бизонов даже несколько меньше. Единственное исключение составляет расстояние между концами роговых стержней (G27), увеличение которого может объясняться примесью бизонов, для которых характерны более прямые и направленные в стороны стержни. Это предположение подтверждается несколько меньшей степенью загиба роговых стержней (отношение G25/G26).

Примесь бизона практически не проявлялась в экстерьерных признаках, шерстном покрове и окраске (Немцев, 1988); эти параметры ближе всего к признакам беловежских (как, например, неровно-выпуклая с вдавлениями лобная поверхность и волнистый или слабо извитой шерстный покров) или кавказских зубров (относительно темная окраска шерсти и короткие волосы бороды, не превышающие в длину 25 см и др.)

Таким образом, несмотря на то, что у исходной популяции, выпущенной в свое время в природу, примесь американского бизона и кавказского подвида зубра были примерно одинаковы (рассчитано по данным Архива КГПБЗ, папки 187, 188), современные горные зубры несомненно проявляют сходство с последним и практически не сохранили следов участия бизонов. Это указывает на то, что признаки кавказского зубра были не только унаследованы от основателей линии, но получили развитие в процессе приспособления к среде обитания, типичной для этого подвида. Кроме того, это является косвенным подтверждением конспецифичности кавказского и беловежского подвигов зубра и их видовой самостоятельности по отношению к бизону. Можно предположить также, что в процессе дальнейшей адаптации к условиям Кавказа сходство с кавказским подвидом будет возрастать. Так, известно, что еще в XVIII веке в Трансильвании существо-

вал подвид *B. b. hungarorum* Kretzoi, 1946. В процессе адаптации к горным условиям он, вероятно, независимо приобрел признаки, аналогичные наблюдаемым у кавказского подвида, включая мелкие размеры, более легкую конструкцию, плоскую лобную поверхность, короткий и курчавый волосяной покров, кисть на конце хвоста и др. (Флеров, 1979). Таким образом, характерный комплекс признаков горных зубров был развит по крайней мере дважды – у *B. b. caucasicus* и *B. b. hungarorum*, т. е. мы вправе ожидать, что близкий набор особенностей может развиваться в полной мере в третий раз – у *B. bonasus montanus*.

Начальный этап этого процесса, вероятно, уже прошел, поскольку, как отмечено выше, современные горные зубры уже отличаются от беловежцев, причем многие отличия сближают их с исконными жителями Кавказа. Особенности горных зубров могут быть интерпретированы как результат начального этапа адаптации равнинных животных к условиям гор. По аналогии с кавказским подвидом, можно предположить, что в отношении общей конструкции головы решаются задачи облегчения черепа и удлинения его лицевого отдела. Интересно, что у самцов промеры мозговой коробки (лба и затылка) практически не изменились по сравнению с беловежским подвидом, а у самок уменьшились лишь некоторых из них. Вероятно, это отражает наличие запрета на быстрое (в течение нескольких поколений) уменьшение такой важной структуры как мозговой череп. Голова горных зубров облегчена за счет уменьшения толщины и длины роговых стержней (G21–G24, G26) и связанных с ними признаков (A4, G16) до размеров не известных ни у одной из их предковых форм. Лицевой отдел, напротив, за это время успел измениться в сторону кавказского подвида. Это выражено в удлинении ряда продольных промеров и уменьшении диагональной длины неба и ширины в щечных буграх. Из этого можно заключить, что на параметры лицевого отдела не распространяется жесткий запрет на быстрые изменения. Удлинение затылочного гребня (A3) в сравнении с беловежскими и кавказскими зубрами (абсолютные различия между последними двумя подвидами не достоверны статистически, т. е. у *B. b. caucasicus* этот промер относительно больше в сравнении с более маленьким мозговым черепом) можно объяснить развитием мускулатуры, поднимающей более тяжелую чем у кавказских зубров голову.

Таким образом, если из всей совокупности промеров черепа (61) отобрать признаки, с наибольшей надежностью ($p < 0.001$) отличающие горных зубров от других форм, то диагноз этого подвида можно представить в следующей форме.

Диагноз *Bison bonasus montanus* Rautian, Kalabuschkin, Nemtsev, 2000. Затылочный гребень удлиннен, составляя в среднем у самцов 216 ± 9 , а у самок – 195 ± 6 (здесь и далее размеры даны в мм). Длина носовых костей и длина их средней части большая, у самцов 203 ± 11 и 125 ± 7 , у самок – 193 ± 9 . 0 и

117±6, соответственно. Длина лба между заглазничным сужением и латеральными краями затылочного гребня маленькая, у самцов – 90±3, у самок – 71±4. Основания роговых стержней самцов тонкие, 209±18 в обхвате. Длина теменной кости небольшая, у самцов 67±8, у самок – 59±6. Ширина лба между роговыми стержнями, наименьшая ширина и наименьшая высота затылка в среднем равны таковым у беловежских зубров и значительно превосходят таковые у кавказских, у самцов 295±19, 161±17 и 137±7, а у самок – 236±20, 134±7 и 121±4, соответственно. Расстояние от носового отростка межчелюстной кости до носовой кости меньше, чем у беловежских зубров и значительно больше, чем у кавказских, у самцов 30±11 и у самок 29±9.

Для получения интегральной характеристики отношений между горными, кавказскими и беловежскими зубрами мы использовали метод дискриминантного анализа. Данные по самцам и самкам были обработаны независимо для экземпляров, у которых известны значения всех промеров, вошедших в диагноз горных зубров (рис. 1). Как видно из рисунка, и у самцов, и у самок распределение экземпляров каждой формы образует относительно компактные группы, обособленные от групп двух других форм. Таким образом, использованный набор диагностических признаков позволяет отличить подвиды друг от друга и определить подвидовую принадлежность каждой особи. Отметим, что картины отношений между формами, полученные для самцов и самок очень похожи между собой. К сожалению, мы не имели возможности сравнить горных зубров с трансильванским подвидом, поскольку для него не известен необходимый набор промеров. Однако последний близок к кавказскому подвиду, от которого отличается еще более мелкими размерами (Флеров, 1979), что позволяет предположить его существенные отличия от более крупных современных подвидов, *Bison bonasus bonasus* и *B. b. montanus*.

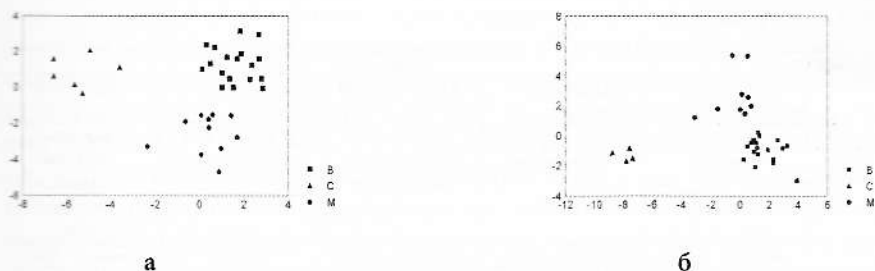


Рис. 1. Распределение горных (М), кавказских (С) и беловежских (В) зубров, полученное по совокупности промеров методом дискриминантного анализа: а – самцы и б – самки;

В – беловежский, С – кавказский, М – горный подвиды.

Положение зубров среди форм рода *Bison* по краниометрическим признакам

Для получения представления о положении зубров среди родственных им форм использованы данные об 11 промерах черепа у современных и исчезнувших представителей рода *Bison* (табл. 1–3). Три поздних подвида зубра сравнительно слабо отличаются друг от друга по рассматриваемым параметрам, но существенно мельче, чем доисторический *B. b. major*. Вольно живущие кавказско-беловежские зубры Цейского заказника удивительно близки к животным беловежского подвида. Вместе с тем, зубры из питомника Окского заповедника отличаются от всех вольно живущих значительно более крупными средними значениями практически по всем промерам, за исключением высоты затылка (G19). Вероятно, эти отличия являются следствием длительного существования популяции в условиях питомника, обеспечивающих дополнительную подкормку в период пренатального и постнатального роста, а возможно, также бессознательный (и сознательный – см. Юргенсон, 1956; Корочкина, 1958) отбор наиболее крупных производителей. Аналогичные различия наблюдаются между степными бизонами (*B. bison bison*), происходящими из вольной популяции и из питомников и зоопарков – зоопарковские животные значительно крупнее по большинству исследованных промеров, за исключением длины рогов (G25–G27). Таким образом, при содержании в неволе морфологические характеристики зубров и бизонов (и, вероятно, многих других видов) значительно меняются в сторону увеличения размеров. Поэтому характеристика видов, подвидов и т. д. должна основываться только на животных, происходящих из природных популяций, а материал из питомников и зоопарков можно использовать как дополнительный с непременно проверкой всех получаемых выводов на материале из природы.

Таблица 3. Средние значения промеров черепа у некоторых представителей рода *Bison*

Промер	Форма									
	Зубр (<i>Bison bonasus</i>) кавказско-беловежский линии				Американский бизон (<i>Bison bison</i>)				Прабизон	
	Цейский заказник		Окский заповедник		<i>B. b. bison</i> (питомники и зоопарки России)		<i>B. b. bison</i>	<i>B. b. athabascae</i>	В. <i>priscus</i> (по Пузаченко, Раутиан, 2000)	
	(вольная популяция)		(питомник)				(по Skinner, Kaisen, 1947)			
самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы		самцы	самки	
n	13–14	12–14	8–9	9–10	7–16	2–6	29–44	4–8	15–42	26–46
G3	256	229	273	241	274,3	229	241	286	302	286
G11	309	268	334	284	347,5	281,3	317	355	376	354
G12	250	210	265	219	281,9	222,0	264	288	322	301
G18	235	204	254	208	254,1	215,8	248	263	301	284

G19	132	121	134	113	159	136	150	149	169	160
G22	227	162	253	171	255	173	235	271	380	329
G23	73	49	82	60	82	50	78	92	128	110
G24	68	48	81	58	80,5	47	74	85	110	101
G25	179	122	246	156	140	106	168	189	441	347
G26	250	156	318	196	208,5	131	233	255	607	451
G27	611	458	705	536	560	451	581	665	1157	995

Интегральная оценка краниометрических дистанций между разными формами зубров и бизонов была получена на основе совокупности 11 указанных выше промеров черепа (табл. 1–3). Для стандартизованных средневыборочных значений промеров у самцов и самок всех изученных форм были рассчитаны попарные евклидовы дистанции и обработаны методом многомерного шкалирования (рис. 2).

Наибольшим своеобразием отличаются самцы и самки прабизона (*Bison priscus*), занимающие крайнее положение по первой координатной оси. Они резко противопоставлены всем более поздним формам, тогда как последние образуют три группы, дистанции между которыми значительно меньше, чем от каждой из них до первобытных бизонов.

Группа, наиболее удаленная от *B. priscus* по первой координатной оси и наиболее близкая по второй, включает самок всех рассматриваемых форм кроме прабизонов. В частности, стешные бизонки из питомников и зоопарков России (данных о других самках бизонов, к сожалению, нет) и зубрицы *B. b. major* входят не в группу самцов своих форм, а в общую группу зубриц. Это отражает ведущую роль половых различий в изменчивости представителей рода *Bison*, которая по ряду параметров превосходит не только географическую и временную внутривидовую изменчивость в пределах каждого из полов, но и межвидовые различия. Наиболее близки друг другу самки беловежского подвида и кавказско-беловежские зубрицы из вольного стада Цейского заказника (на рис. 2 точки, соответствующие этим формам сливаются вместе). Самки горного подвида располагаются между кавказскими и беловежскими, несколько ближе к последним. Бизонки близки к перечисленным формам зубриц из вольных стад и занимают промежуточное положение между ними и самками из питомника. Зубрицы из вольных стад ближе к бизонкам, чем к зубрицам из питомника. Иными словами, в питомниках происходит существенное изменение краниометрических характеристик. Самые крупные самки зубров, относящиеся к ископаемому подвиду *B. b. major*, наиболее своеобразны и занимают промежуточное положение между рассмотренной группой самок и соседней (второй) группой, включающей самцов поздних зубров (18–20 вв.) из вольных стад.

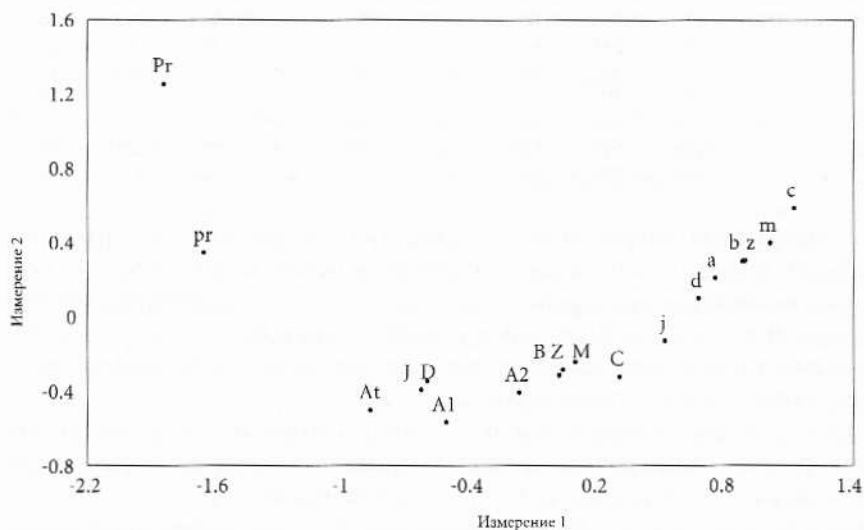


Рис. 2. Взаимное положение форм рода *Bison* в пространстве двух главных координатных осей многомерного шкалирования матрицы евклидовых дистанций по 11 промерам черепа: (М) самцы и (m) самки горных зубров, (D) самцы и (d) самки зубров из питомника Окского государственного заповедника; (Z) самцы и (z) самки кавказско-беловежской линии зубров из вольной популяции Цейского заказника; (B) самцы и (b) самки *B. b. bonasus* из Беловежской пуши, (C) самцы и (c) самки *B. b. caucasicus*, (J) самцы и (j) самки *B. b. major*, (A1) самцы и (a) самки *B. bison* из зоопарков и питомников России; (A2) самцы *B. bison* из вольной популяции; (Pr) самцы и (pr) самки *B. priscus*, (At) самцы *B. bison athabasca* из вольной популяции.

Вторая группа состоит из самцов поздних форм зубров (*Bison bonasus caucasicus*, *B. b. bonasus*, *B. b. montanus* и кавказско-беловежской линии из Цейского заказника), а также вольно живущих степных бизонов. Она в значительной степени подобна группе самок, т. е. входящие в нее формы находятся приблизительно в таком же положении по отношению друг к другу как те же формы самок в пределах первой группы. Действительно, наименьшая дистанция разделяет самцов из Цейского заказника и Беловежской пуши. Между ними и самцами кавказского подвида располагаются самцы горного. Как и у самок, наибольшим своеобразием среди этих четырех форм отличаются кавказские зубры. Достаточно близко находятся степные бизоны из вольной популяции. Кавказско-беловежские самцы из зубропитомника и самцы *B. bonasus major* близки друг к другу (как и самки этих форм) и значительно удалены от самцов вольных зубров и степных бизонов, так что попадают в третью группу.

Помимо самцов зубров из питомника и *B. b. major* третья группа включа-

ет самцов вольно живущих лесных бизонов (*B. bison athabascae*) и степных бизонов из зоопарков и питомников России. Таким образом, бизоны, живущие в неволе, как и зубры, демонстрируют существенные изменения размеров черепа; в обоих случаях животные из природных популяций характеризуются значительно меньшими средними величинами большинства промеров (см. табл. 1–3).

Отмеченное увеличение размеров у животных из питомников, по крайней мере отчасти, объясняет противоречия между результатами сравнительного анализа, проведенного разными авторами. Так, судя по средним значениям и диапазону изменчивости промеров, К. К. Флеров (1979) измерял черепа беловежских зубров из питомников (ср. с данными для вольных зубров, табл. 1), а кавказских – из природных популяций, что объясняет завышенную оценку различий между подвидами. В действительности, как отмечено выше, у вольных кавказских зубров череп уже и немного короче за счет промеров мозговой коробки, тогда как лицевой отдел не уступает, а по некоторым промерам превосходит таковой беловежских зубров. Указание Аллена (Allen, 1876) на более крупные размеры зубров по сравнению со степными бизонами, очевидно, объясняется тем, что исследованный им скелетный материал по бизонам происходил из природных популяций, а по зубрам – из зоопарка. В действительности, как отмечали европейские авторы (например, Флеров, 1965, 1979; Соколов, 1971) и как видно из табл. 3, череп вольного степного бизона по большинству промеров крупнее черепа вольного зубра (за исключением длины роговых стержней), и такое же соотношение характеризует бизонов и зубров из питомников.

После выпуска на волю нормальные видовые характеристики, по-видимому, могут восстанавливаться. Это видно на примере зубров Цейского заказника, происходящих от животных из питомников, но сближающихся по промерам черепа с беловежцами вольных популяций. Иными словами, изменения, происходящие с животными питомников обратимы (или, по крайней мере, были обратимы до недавнего времени – времени создания современных вольных стад).

Особого внимания заслуживает положение современных зубров Кавказского заповедника по отношению к вымершему аборигенному подвиду. В плоскости главных координатных осей многомерного шкалирования, как самцы, так и самки *B. b. montanus* являются наиболее близкими формами к самцам и самкам кавказского подвида. Как ранее отмечал А. С. Немцев (1988), современные горные зубры не только обитают на той же территории, что и исчезнувший кавказский подвид, но и наиболее близки к нему морфологически. Этот вывод чрезвычайно важен, поскольку при формировании горной линии зубров – непосредственных предшественников горного подвида – кроме чистокровных зубров были использованы также животные с примесью крови степного бизона. В этой связи, неоднократно зву-

чали скептические высказывания относительно перспектив развития популяции горных зубров на Кавказе и были даже выдвинуты предложения об их полном уничтожении, хотя и не основанные на каких-либо исследованиях современного состояния этих животных и их взаимоотношений с другими формами рода *Bison* (Заблоцкий, Заблоцкая, 1987; Заблоцкий и др., 1999). Однако изложенные в настоящей работе результаты краниометрических исследований, так же как и генетические данные (Раутиан, Сипко, 1997; Раутиан и др., 2000а), показывают, что горный подвид находит свое место среди зубров беловежского и кавказского подвидов и не проявляет никакого специфического сходства с бизонами, не являясь даже наиболее близкой к последнему формой зубров. Более того, можно уверенно сказать, что задача, поставленная изначально при создании горной линии зубров, а именно – получение животных в типе горного зубра, устойчиво передающих свои признаки потомству и обладающих морфо-функциональными свойствами полностью истребленного кавказского подвида (Заблоцкий, 1960), к настоящему моменту выполнена. Действительно, *B. bonasus montanus* наиболее близок к кавказскому подвиду, тогда как беловежский (генетический вклад которого в популяции всех современных зубров, включая горного, составляет не менее 90%) удален от него существенно больше. Интересно, что вольно живущие кавказско-беловежские зубры из Пейского заказника, выущенные на волю несколько позднее, чем горные зубры близки к беловежским и горным и не проявляют последствий изменений, происходящих в условиях питомников.

Заключение

Сравнительное краниометрическое исследование зубров позволило конкретизировать различия между внутривидовыми формами и их положение среди представителей рода *Bison*. Показано, что меньшие размеры и более грациальная конструкция черепа кавказского подвида по сравнению с беловежским выражены главным образом в мозговой части черепа и в поперечных промерах, тогда как среднвыборочные значения продольных промеров лицевой части и роговые стержни не уступают или даже превосходят таковые у номинативного подвида.

Горные зубры в целом близки к кавказским и беловежским и лишены специфических черт бизонов; они представляют собой своеобразную форму, которую можно уверенно отнести к виду зубр. Этот вывод находится в согласии с ранее полученными данными по генетической дифференциации зубров и других форм быков (Сипко и др., 1995). Отличительные особенности горных зубров могут быть интерпретированы как результат адаптации равнинных зубров к условиям сильно пересеченной местности. Преобразования включают общее облегчение черепа и удлинение лицевого отдела. У самцов промеры мозговой коробки (лба и затылка) практически не

изменились по сравнению с беловежскими зубрами, а у самок уменьшились лишь некоторые из них. Это, по-видимому, отражает наличие запрета на быстрое (в течение нескольких поколений) уменьшение мозгового черепа. Голова облегчена за счет уменьшения толщины и длины роговых стержней и связанных с ними признаков до размеров не известных ни у одной другой формы рода *Bison*. Лицевой отдел черепа изменился в сторону кавказского подвида, т. е. для него и для размеров роговых стержней нет жесткого запрета на быстрые изменения. Удлинение затылочного гребня горных зубров по сравнению с предковыми формами можно объяснить развитием мускулатуры, поднимающей более тяжелую чем у кавказских зубров голову. Можно предположить, что в процессе дальнейшей адаптации к условиям Северного Кавказа сходство с кавказским подвидом будет возрастать.

Быстрому обособлению горной популяции в природных условиях Северо-Западного Кавказа, очевидно, способствовала дестабилизация адаптивной нормы у ее немногих основателей, вызванная гибридизацией и последующим подбором пар при племенной работе.

Показано, что у зубров, родившихся и выросших в условиях питомников и зоопарков происходит значительное изменение краниометрических параметров, сводящееся в основном к увеличению размеров. В результате возникают отличия, существенно превосходящие различия между подвидами зубров исторического времени (*B. bonasus bonasus*, *B. b. caucasicus* и *B. b. montanus*). Аналогичные различия отмечены для степных бизонов из природных популяций и из питомников. Увеличение размеров у животных из питомников позволяет объяснить ряд противоречий между результатами разных авторов, проводивших сравнительный анализ представителей рода *Bison* – они могли возникнуть вследствие того, что одни сравниваемые формы были представлены дикими животными, а другие – выросшими под контролем человека. Адекватные характеристики видов, подвидов и т. д. могут быть получены только на основе данных о животных, происходящих из природных популяций. Использование материалов по полудомашним животным приводит к ошибочным оценкам средних значений параметров и существенному преувеличению диапазона изменчивости.

Насколько позволяют судить наши данные, происходящие в питомнике изменения могут быть обратимы. Об этом свидетельствует сходство современных вольных беловежских, кавказско-беловежских и горных зубров как между собой, так и с животными, жившими до I мировой войны. Однако нам не известны ни механизмы, приводящие к морфологическим изменениям в питомниках, ни механизмы, позволившие ныне вольным животным вернуться к исходному предковому типу. Следовательно, мы не можем прогнозировать, в течение каких временных интервалов и те и другие механизмы будут продолжать работать. Единственное, что, по-видимому,

можно утверждать с уверенностью – это факт сохранения видовых характеристик зубра у животных из природных популяций. Именно они характеризуются видоспецифическими признаками и представляют собой страховой фонд вида, утрата сколь-нибудь существенной части которого, действительно стала бы невосполнимой потерей.

В заключении авторы хотят высказать искреннюю признательность сотрудникам заповедников и музеев, на базе которых проводились исследования материала, в особенности Г. Ф. Барышникову, А. Н. Буневичу, П. И. Вейнбергу, Е. Г. Киселевой и И. Я. Павлинову, а также В. Р. Мироненко и Т. П. Сипко за помощь при работе с материалом.

Настоящая работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований, проекты № 98-05-64687 и 99-04-48636.

Литература

Бурчак-Абрамович Н. И. Ископаемые быки Старого Света // Тр. Естеств.-Истор. Муз. им. Г. Зарлаби АН Азерб. ССР (Баку). 1957. Т. 1. Вып. 9. 260 с.

Бурчак-Абрамович Н. И., Наниев В. И. Зубры в Северной Осетии // Тр. Естественно-историч. муз. АН Аз. ССР 1954. С. 78–187.

Видина А. А. Практические занятия по ландшафтоведению. Вып. 1. М.: Изд-во МГУ, 1974. 83 с.

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1: Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высш. школа, 1961. 776 с.

Громова В. И. Первобытный зубр (*Bison prisus* Vojanus) в СССР // Тр. Зоол. Инст. АН СССР. 1935. Т. 2. Вып. 2–3. С. 77–202.

Заблоцкий М. А. Опыт использования межвидовых гибридов зубр х бизон и межвидовых гибридов бизон х крупный рогатый скот для выведения чистопородных зубров // Отдаленная гибридизация растений и животных. М.: МСХ СССР. 1960. С. 369–390.

Заблоцкий М. А. Зубр и его восстановление в СССР и за границей // Автореф.... к. б. н. Серпухов, 1968. 42 с.

Заблоцкий М. А., Заблоцкая М. М. Реакклиматизация зубра на Кавказе и ее насущные проблемы // Экология и охрана горных видов млекопитающих. М.: Наука, 1987. С. 64–66.

Заболоцкий М. А., Заболоцкая М. М., Заболоцкая Л. В. Перспективы и стратегия восстановления зубра в России в современных условиях (1999 год) // VI съезд Териологического общества: Тезисы докладов. М., 1999. С. 95.

Калугин С. Г. Восстановление зубра на северо-западном Кавказе // Тр. Кавказского заповедника. М.: Лесная промышленность, 1968. Вып. X. С. 3–94.

Корочкина Л. Н. Показатели размножения зубров Беловежской пушчи // Беловеж. пушча. Минск: Урожай, 1971. Вып. 4. С. 176–184.

- Кулаичев А. П. Анализ данных и представление результатов в системе STADIA 5. 0. Руководство пользователя // НПО Информатика и компьютеры. М. 1995. 165 с.
- Наниев В. И. Кавказский зубр – домбай // Труды СОГПИ, Орджоникидзе, 1956. Вып. 20. С. 9–71.
- Немцев А. С. Краниометрия и фенетика чистокровных и гибридных зубров // Фенетика популяций. М., 1985. С. 256–268.
- Немцев А. С. Особенности биологии, охрана и пути использования популяции горных зубров Северо-Западного Кавказа // Дисс.... к. б. н. М. 1988. 261 с.
- Пузаченко А. Ю., Раутиан Г. С. Половой диморфизм черепа у представителей рода *Bison* (Bovidae, Artiodactyla) и определение пола у *Bison priscus* // Палеонтол. журн. 2000. № 6 (в печати).
- Пузаченко А. Ю., Раутиан Г. С., Сипко Т. П., Киселева. Е. Г. Дифференциация современных и вымерших форм рода *Bison* по признакам черепа // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных стран: Тр. конф. териологического общества. М.: ИПЭЭ. 1999. С. 330–338.
- Раутиан, Г. С., Агаджанян А. К., Мироненко И. В. Дифференциация трибы быков и буйолов (*Bovini*) по морфологическим и генетическим признакам // Палеонтол. журн. 2000а. N 5. С. 95–104.
- Раутиан Г. С., Калабушкин Б. А., Немцев А. С. Новый подвид зубра *Bison bonasus montanus* ssp. nov. (Bovidae, Artiodactyla) // Докл. РАН, 2000б, т. 375, N 4, с. 97–111.
- Раутиан Г. С., Пузаченко А. Ю., Сипко Т. П. Асимметрия черепа современных и субрецентных зубров *Bison bonasus* (Bovidae, Artiodactyla) // Зоол. журн. 1998. Т. 77. N 12. С. 1403–1413.
- Раутиан Г. С., Сипко Т. П. Генетическое разнообразие зубра в популяциях с разным уровнем антропогенного пресса // Динамика биоразнообразия животного мира, М., 1997. С. 124–129.
- Сипко Т. П., Раутиан Г. С., Удина И. Г., Уханов С. В., Берендяева З. И. Изучение полиморфизма групп крови у зубров (*Bison bonasus*) // Генетика. 1995. Т. 31. № 1. С. 93–100.
- Соколов И. И. Посткраниальный скелет представителей рода *Bison* // Морфология и экология позвоночных (Тр. ЗИН РАН. Т. XLVIII). М. –Л.: Наука, 1953. С. 198–219.
- Соколов И. И. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 3. М. –Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 640 с.
- Флеров К. К. Обзор диагностических признаков беловежского и кавказского зубров // Изв. АН СССР. Сер. 7. Отд. Матем. и естеств. наук. 1932. Т. 10. С. 1579–1590.
- Флеров К. К. Сравнительная краниология современных представителей рода Бизонов // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1965. Вып. 1. С. 40–54.

Флеров К. К. Систематика и эволюция // Зубр. Морфология, систематика, эволюция, экология. М. : Наука, 1979. С. 9–111.

Юргенсон П. Б. Восстановление зубров в СССР // Государственная племенная книга зубров и бизонов (чистокровных, чистопородных и гибридных). М. : Изд-во Мин. Сель. Хоз. СССР, 1956. Т. 1. С. 5–16.

Allen J. A. The American bison living and extinct // Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. 1876. Vol. 4. № 10. 206 p.

ЕБПВ. 1947–1995. European Bison Pedigree Book, 1965–1996; (далее) Pedigree Book of European Bison, 1947–1965. Warszawa: PWN– Polish Sci. Publ.; 1977–1996: Warszawa: State Publ. for Agric. and Forestry.

Flerow K. K. Die Bison-Reste aus den Kiesen von Sussenborn bei Weimar // Paläontol. Abh., 1969. Abteil. A, Bd. 3, № 3/4, S. 489–520.

Kruskal J. B. Nonmetric Multidimensional Scaling: A Numerical Method // Psychometrika. 1964. Vol. 29. № 2. P. 115–129.

Skinner M. F., Kaisen O. C. The fossil bison of Alaska and preliminary revision of the genus // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1947. Vol. 89. Art. 3. 256 p.

Slatis H. M. An analysis of inbreeding in the European bison // Genetics. 1960. V. 45. P. 275–287.