

## ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОСТРАНСТВЕННУЮ СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ ТУРА (*CAPRA CAUCASICA*) В КАВКАЗСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

С. А. Трепет, Т. Г. Ескина, К. В. Бибина

Представители рода *Capra*, западнокавказский (*Capra caucasica* Guldenstaedt et Pallas, 1783) и восточнокавказский (*Capra cylindricornis* Blyth, 1841) козлы, или туры, распространены вдоль оси Большого Кавказа от г. Атамажи на северо-западе до г. Бабадаг на юго-востоке и являются типичными представителями высокогорных экосистем; это одни из самых многочисленных копытных Кавказа. Несмотря на длительную историю изучения (более 200 лет), продолжается дискуссия относительно таксономии и некоторых особенностей экологии этих видов (Данилкин, 2005).

Популяция тура, обитающая на территории Кавказского заповедника, изолирована от других географических популяций тура Кавказа и с 1946 г. является постоянным объектом мониторинга экосистем заповедника. Изучению экологии тура в заповеднике посвящены обзорные работы А. А. Насимовича (1949), В. А. Котова (1968), А. В. Ромашина (2001). Наиболее поздние данные о состоянии популяции тура приведены в работе К. В. Бибиной (2008).

Пространственная структура популяции тура в заповеднике включает несколько более или менее изолированных локальных группировок, и поэтому может быть проанализирована на основе представлений метапопуляционной динамики видов (Hansky, Gilpin, 1991). Ранее аналогичный подход нами был использован при анализе динамики популяций оленей (*Cervus elaphus maral*) и серн (*Rupicapra rupicapra caucasica*) (Трепет, Ескина, 2007, 2011, 2012). В настоящей работе предпринята попытка выявить роль некоторых факторов среды в динамике численности, половой и возрастной структуры локальных группировок популяции тура в Кавказском заповеднике.

Как и в случае с другими копытными (Трепет, Ескина, 2011, 2012), анализировалось влияние на динамику популяции тура многоснежных зим, хищничества волка (*Canis lupus*) и браконьерства. Исследователи различных представителей рода *Capra*, и на Кавказе, и в других горных экосистемах Европы и Передней Азии, считают эти факторы важнейшими в динамике популяций козлов.

Влияние условий зимнего периода на пространственную структуру популяций козлов бесспорно. Многочисленные исследования популяций *Capra pyrenaica* и *Capra ibex ibex* в Пиренеях и Альпах показали, что в зимний период значительно сокращается площадь обитания и высотное распространение, а также уменьшается подвижность животных (Escos, Alados, 1991; Perez et al., 1994; Parrini et al., 2003; Grignolio et al., 2003; Grignolio et al., 2004). Многоснежье вынуждает животных держаться на скальных участках, где ограничены запасы корма (Grignolio et al., 2003) или, в других случаях, наоборот, на

небольших участках пологих пастбищ, более доступных для хищников и охотников (Ахмедов, Магомедов, 2000). J. Escos и С. L. Alados (1991) обнаружили высокую отрицательную зависимость между количеством осадков и рождаемостью и выживаемостью сеголетков в двух популяциях *Capra pyrenaica*. Эта зависимость подтверждается аналогичными исследованиями кавказских популяций козлов (Вейнберг, 2002). Как правило, плотностно-зависимый механизм влияния плохих условий зимовки проявляется посредством повышенной перинатальной смертности, и, соответственно, снижением в популяции доли сеголетков. Большое влияние на этих высокогорных животных оказывают лавины: в некоторых популяциях смертность тура в лавинах даже в обычные по снежности зимы достигает 5% (Бобырь, 2002). В общей смертности тура доля этого фактора в различных частях Кавказа достигает 12-31% (Абдурахманов, 1973, Котов, 1968).

Тур на Кавказе является одним из основных объектов охоты волков. Масштаб хищничества волка зависит от соотношения численности хищника и жертвы. Там, где численность волка искусственно снижена, например, в Тебердинском заповеднике, его влияние на популяцию тура незначительно (Бобырь, 2002). В Кавказском заповеднике, где существует устойчивая популяция волка, включающая до 10-11 постоянных семей, влияние волка на популяцию тура существенно: доля смертности тура достигает в среднем 20% (Кудактин, 1975, 1986). Значительное влияние волка на популяции козлов наблюдается и на Восточном Кавказе, где также имеется высокая численность волка (Абдурахманов, 1973; Magomedov., Yarovenko, 2009).

Основные факторы антропогенного воздействия на популяции козлов: выпас скота, промышленное освоение горных районов и браконьерство. При этом охота, по-видимому, является главным фактором негативного антропогенного влияния на различные популяции козлов (Arshald et al., 2002; Genov et al., 2009), в том числе и на Кавказе (Гаспарян, 1974; Вейнберг, 1999, 2002; Ромашин, 2001; Данилкин, 2005; Бибина, 2008; Akhmedov et al., 2009; Diker et al., 2009) в отличие, например, от популяции муфлона (*Ovis orientalis gmelinii*), для которого, помимо охоты, большое значение имеет также выпас домашнего скота (Талыбов и др., 2007). Ситуация с охотой на туров или безоаровых козлов (*Capra aegagrus*) осложняется тем, что она не просто спровоцирована экономической необходимостью местного населения (охота ради мяса) или специфическими обстоятельствами (отстрел животных в зонах военных конфликтов или вблизи расположения горных пограничных подразделений), но является частью традиционного уклада жизни многих народов (Кавказа), а добыча трофеев считается вопросом доблести (Kopaliani, Gurielidze, 2009). Для популяций или группировок с низкой численностью добыча даже единичных особей может представлять серьезную угрозу выживанию.

Антропогенное влияние также сильно сказывается на популяции *Capra aegagrus* в Дагестане. В отличие от туров, которые стараются уйти от антро-

погенного пресса в более труднодоступные места обитания верхних поясов гор, безоаровые козлы в Дагестане не имеет такой возможности и вынуждены приспосабливаться к соседству с человеком: они имеют более высокую рождаемость, предпочитают глухие лесные массивы и избегают открытых пространств (Weinberg, 2001).

Как правило, объектом охоты являются взрослые особи туров. Escos с соавторами (1994) на примере двух популяций *Capra pyrenaica* в Испании показали, что наиболее важно для популяции выживание взрослых особей, а не уровень рождаемости или выживаемости сеголетков. Небольшое увеличение выживаемости взрослых особей (с 87 до 91%) способно было бы остановить процесс сокращения численности козерогов в горах Cazorla (Касорла) и Segura (Сегура), и привести к росту численности не менее 4-5% в год в популяции Сьерра-Невады. Авторы рассчитали оптимальные показатели выживаемости сеголетков и взрослых особей козерогов (41% и 87%, соответственно) в пиренейских популяциях при плотности 127-168 особей/1000 га.

## ОБЪЕКТ, РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования – популяция тура, обитающая на территории Кавказского заповедника (Западный Кавказ). Она включает 14 постоянных относительно изолированных друг от друга локальных группировок, учет численности которых проводится ежегодно по единой методике (Насимович, 1940; Котов, 1960) с конца 1940-х гг.

Туры в заповеднике обитают в высотном диапазоне от 1900 м над ур. м. в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах. Сезонные миграции на большие расстояния для них нехарактерны, передвижения животных ограничиваются несколькими сотнями метров: меняется лишь характер вертикального и стациального распределения группировок туров. Средняя многолетняя плотность туров в локальных группировках показана в таблице 1.

Таблица 1  
Среднемноголетняя плотность локальных группировок туров

Локальная группировка	Плотность, экз./1000 га	Локальная группировка	Плотность, экз./1000 га
Абаго	97	Уруштен	45
Джуга	86	Чугуш	45
Алоус	81	Аишха	38
Тыбга	77	Магишо	37
Джемарук	75	Псеашха	30
Ятыргварта	61	Дамхурц	26
Ассара	52	Цахвоа	16

По среднемноголетним данным, локальные группировки тура на территории заповедника в основном немногочисленны. Отмечается всего пять районов (Абаго, Джуга, Алоус, Тыбга, Джемарук) с относительно высокой плотностью тура ( $> 70$  экз./1000 га). Они расположены в центральных и/или труднодоступных районах заповедника с высокой емкостью среды и вместе составляют половину общей численности популяции; малочисленные группировки расположены в районах, где емкость среды по каким-либо причинам существенно снижена.

Влияние многоснежных зим на динамику популяции туров, а также связь между численностью волков и плотностью тура анализировали с помощью корреляционного и регрессионного анализов. За многоснежные годы приняты годы, для которых нормированное отклонение ( $t$ ) суммы осадков холодного полугодия (ноябрь-апрель) существенно ( $t > 0.5$ ) превышало среднее многолетнее значение (363 мм); наоборот, годы, для которых  $t < 0.5$ , считали малоснежными. Данные по количеству осадков в зимний период взяты из ежегодных отчетов метеостанций «Гузерибль» и «Джуга», работающих на территории заповедника, а данные по численности волка – из Летописи природы Кавказского заповедника.

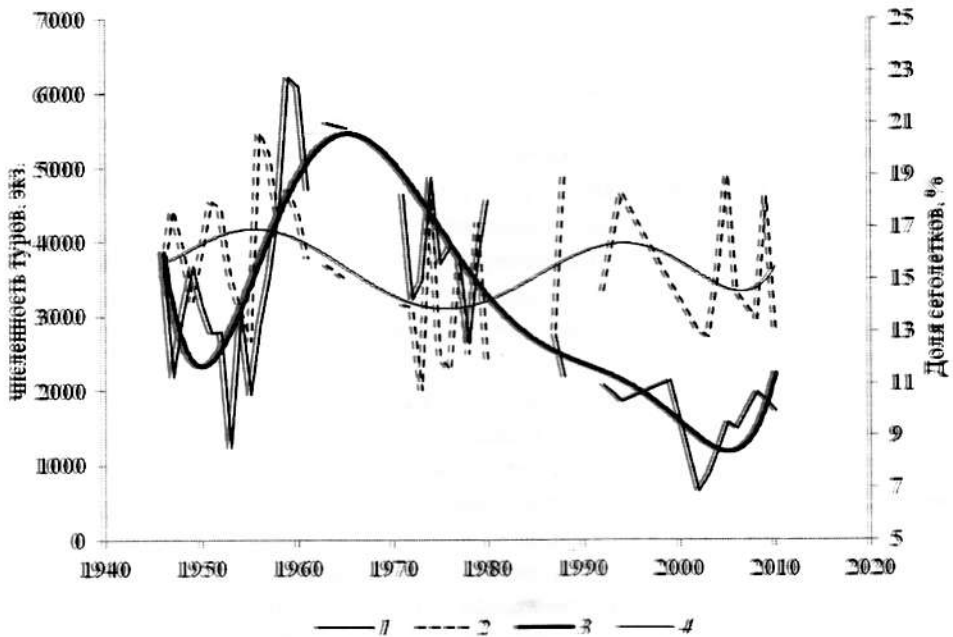
Влияние антропогенного фактора на динамику популяции тура оценивали по отношению размера среднемесячной пенсии населения к прожиточному минимуму в Кавказском регионе ( $A$ ). Этот показатель отражает социальную, политическую и экономическую нестабильность, что, в свою очередь, оказывает непосредственное влияние на уровень браконьерства и качество охраны территории заповедника. Для анализа использовали официальные данные Госкомстата ([www.gks.ru](http://www.gks.ru)) за 1992–2007 гг. – период самой высокой социально-экономической нестабильности. Чем меньше значение  $A$ , тем больше нестабильность и, соответственно, более высокая степень негативного влияния антропогенного фактора. Положительная корреляция между  $A$  и численностью тура свидетельствует о существенном негативном влиянии антропогенного фактора на популяцию тура. Ранее показатель  $A$  был успешно использован нами при анализе динамики популяций благородного оленя (Трепет, Ескина, 2011) и серны (Трепет, Ескина, 2012) на Западном Кавказе.

В работе использованы стандартные методы статистической обработки данных (Лакин, 1980) за период 1948–2010 гг.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Динамика численности, пространственной и половозрастной структуры популяции тура.*

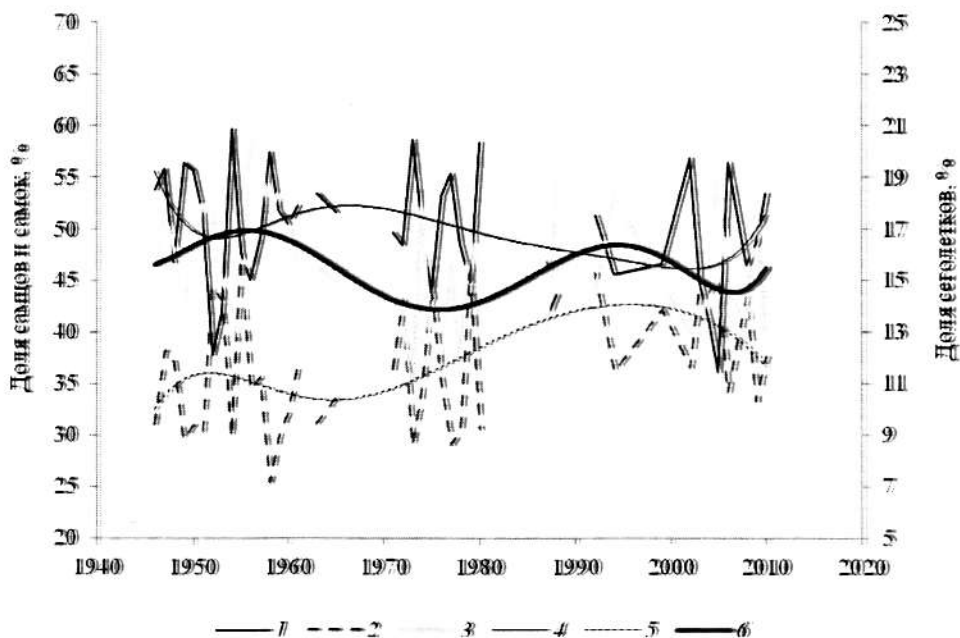
На рис. 1 показана динамика популяции тура в заповеднике с 1948 по 2010 гг.



**Рисунок 1.** Динамика численности тура (1) и доли сеголетков (2) в заповеднике (3 и 4 – линии регрессии)

Этот период разделен на несколько этапов: 1946—1950 гг. – численность стабильна на уровне 2200–3700 экз.; 1951–1956 гг. – численность популяции снижается в среднем до 2500 экз. (минимальное значение – 1250 экз.), плавным образом, из-за сокращения территории заповедника в 1951 г.; 1957–1970 гг. – численность туров увеличивается в среднем по периоду до 5600 экз., максимальное значение – 6900 экз.; 1971–1987 гг. – численность популяции снижается и стабилизируется на уровне 3700 (2600–4800) экз. Этот период нами рассматривается как эталонный для популяции тура в заповеднике: минимальное вмешательство человека здесь сочеталось с высоким качеством охраны территории. 1988—2003 гг. – численность популяции сокращается почти на порядок в результате массового браконьерства: в среднем по периоду численность туров составляла 1600 экз., минимальное значение – 600 экз.; 2004–2010 гг. – численность популяции стабилизируется на уровне 1200–2000 экз.

На рис. 2 показана динамика доли самцов, самок и сеголетков в популяции тура.



**Рисунок 2.** Динамика доли самцов (1), самок (2) и сеголетков (3) в популяции тура (4-6 – линии регрессии)

По данным Котова (1968), соотношение самцов и самок тура в заповеднике близко 1,2:1. Среднегодовой показатель доли самцов и самок в популяции составляет, соответственно, 51 и 36% от числа определенных по полу и возрасту особей, или 1,4♂:1♀. Вероятно, доля самцов несколько завышена из-за особенностей методики учета – визуально легче определяются самцы, а самки нередко попадают в категорию неопределенных особей.

Доли самок и самцов взаимосвязаны в динамике популяции. Достоверная отрицательная связь между ними ( $y = -0.805x + 77.14$ ;  $R^2 = 0.556$ ;  $p < 0.001$ ) обнаруживается на всем временном отрезке 1946-2010 гг.

Достоверной связи между долей сеголетков и долей самок для всего периода наблюдений не обнаружено. Положительная связь между этими параметрами найдена только в 3 случаях (табл. 2), когда наблюдалось либо увеличение численности, либо стабильное состояние популяции. В периоды, когда происходило снижение численности популяции, найдена достоверная отрицательная связь между долей сеголетков и долей самцов. Это может объясняться тем, что в эти периоды не наблюдается реального роста числа самок, и увеличение их доли в поповой структуре связано со снижением числа самцов. Таким образом, в периоды снижения численности популяции динамика была

вызвана преимущественно снижением доли самцов, что вполне укладывается в объяснение этого явления за счет браконьерства.

Дисбаланс в половой структуре популяции всегда приводит к снижению числа сеголетков: наблюдается достоверная отрицательная связь ( $y = -0.141x + 16.332$ ;  $R^2 = 0.476$ ;  $p < 0.01$ ) между разницей в долях самок и самцов и долей сеголетков по всем периодам (табл. 2, рис. 4). В стабильный период 1971—1987 гг. доля сеголетков выше среднего уровня (15%) отмечается при доле самок 40% (что близко к соотношению самцов и самок 1:1) и выше от определенных по полу и возрасту животных ( $y = 0.316x + 2.5298$ ;  $R^2 = 0.4476$ ;  $p < 0.01$ ). Существенное снижение числа сеголетков (до 10%) отмечается при увеличении доли самцов над долей самок свыше 20%.

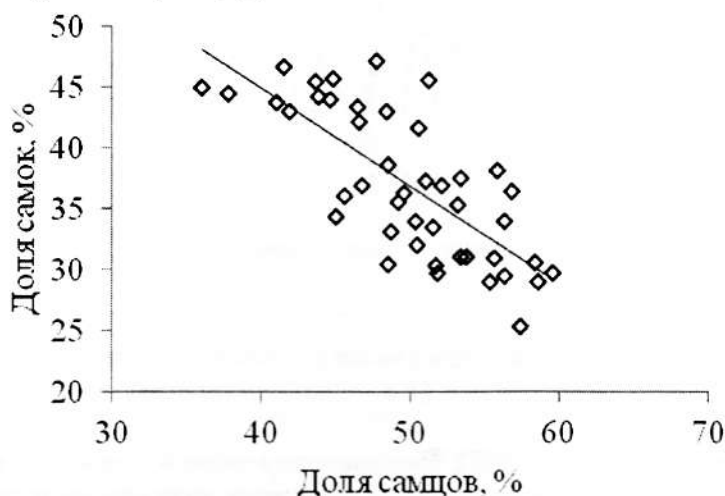


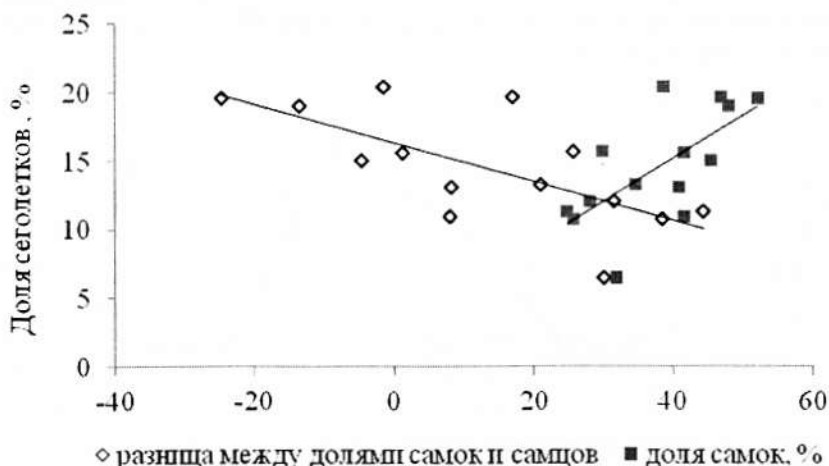
Рисунок 3. Связь между долей самок и самцов за период 1946-2010 гг.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции Пирсона между долями самок, самцов и сеголетков

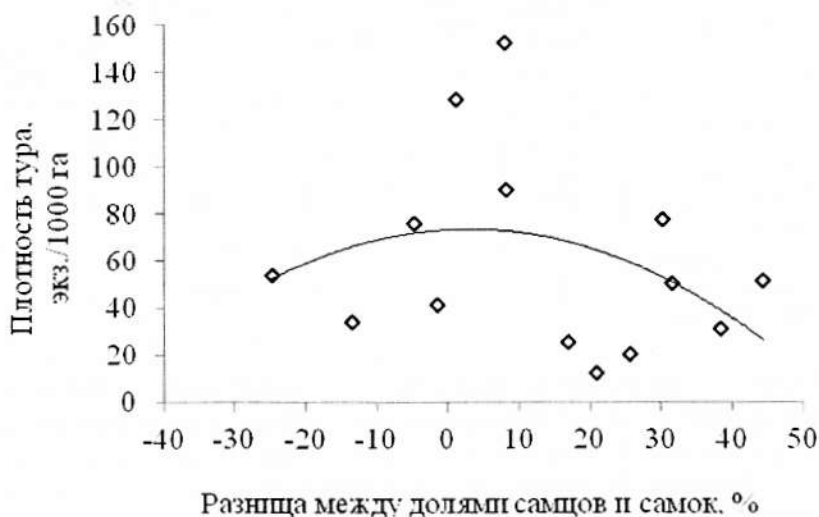
Связь	Годы					
	1946— 1950	1953— 1955	1963— 1968	1971— 1987	2002— 2003	2004— 2010
Между долями самок и сеголетков	0.59**	0.21	0.61**	0.67**	0.08	0.26
Между долями самцов и сеголетков	-0.19	-0.65**	-0.77**	-0.64**	-0.37*	-0.57**
Между разницей в долях самок и самцов и долей сеголетков	-0.40*	-0.51**	-0.71**	-0.69**	-0.23	-0.45*

Примечание. Уровень значимости: \* -  $< 0.05$ ; \*\* -  $< 0.01$



**Рисунок 4.** Зависимость доли сеголетков от доли самок и разницы между долями самцов и самок (по данным 1971-1987 гг.)

Наибольшая плотность тура в локальных группировках (60-80 экз./1000 га) наблюдается в том случае, если разница между долями самцов и самок составляет 0-25% (рис. 5) в пользу самок (по данным стабильного периода 1971-1987 гг.). Максимум плотности приходится на половое соотношение 1:1. Снижение плотности отмечается при увеличении доли самцов над долей самок свыше 20%.



**Рисунок 5.** Связь между плотностью тура и соотношением полов в популяции тура



По сходству тенденций многолетней динамики численности локальные группировки тура объединены в 3 группы (рис. 6). Их основные характеристики представлены в табл. 3.



**Рисунок 6.** Динамика средней плотности трех групп локальных группировок тура

**Таблица 3**  
Характеристика групп локальных группировок тура

№ группы	Локальные группировки	Общая площадь, тыс. га	Доля от общего ареала, %	Средняя численность, экз.		Средняя плотность, экз./1000 га	
				1971-1987 гг.	1948-2010	1971-1987 гг.	1948-2010
1	Алоус, Абаго	8.5	11	1140	723	141	89
2	Джуга, Чугуш, Тыбга, Джемарук, Ассара, Уруштен	25.4	33	1573	1535	64	63
3	Псеашхо, Аишхо, Цахвоа, Дамхурц, Грю, Магишо	42.7	56	1173	1376	29	35

Группа 1 объединяет относительно труднодоступные районы с высокой емкостью среды, не изолированные от соседних высокогорных массивов. Плотность тура здесь в 2-3 раза превосходит плотность в других участках заповедника. Занимая 11% ареала, группа 1 включает почти 1/3 (29%) популяции тура в заповеднике (по данным периода 1971-1987 гг.). Соотношение полов близко 1:1 (46% ♂ и 42% ♀), доля сеголетков – 13%.

Динамика этой группы примечательна тем, что пик роста числен-

ности тура здесь приходится не на 1960-е гг., как для популяции в целом, а на 1970—1980-е гг., т.е. на стабильный период. В периоды снижения численности отмечается снижение доли самок и увеличение доли самцов, особенно в 1990-е гг., что приводит к существенному снижению числа сеголетков (ниже 10% в 2002-2003 гг.). К 2010 г. плотность тура стабилизировалась на уровне 50 экз./1000 га, доля самок и сеголетков увеличивается, доля самцов падает. В ближайшем будущем, вероятно, здесь можно ожидать увеличения численности тура.

Группа 2 объединяет районы, также обладающие достаточно высокой емкостью среды. Плотность тура здесь средняя – 64 экз./1000 га. По площади занимает 33% ареала, по данным стабильного периода 1971-1987 гг. здесь сконцентрировано 40% популяции тура. Соотношение полов смещено в пользу самцов, 52 и 35% (1,5:1), доля сеголетков - 13%.

В 1960-х гг. плотность тура в районах этой группы была в 2 раза выше оптимального уровня. Дисбаланс в половой структуре был настолько велик (62% ♂ и 27% ♀), что процесс снижения численности, начавшийся в конце 1960-х гг., не остановился в 1980-х гг., в дальнейшем он был усугублен действием браконьерства в 1990-х гг. Оптимальное соотношение полов (почти 1:1) отмечается для начала 1950-х и 2000-х гг. В обоих случаях наблюдается последующее увеличение плотности животных. К 2010 г. доли самок и сеголетков в этой группе вновь снижаются, что не позволяет здесь ожидать дальнейшего роста численности тура.

Группа 3 объединяет южные и восточные, преимущественно периферийные, многоснежные районы заповедника с низкой емкостью среды. Некоторые из них легкодоступны для человека. Плотность тура здесь более чем в 4 раза ниже, по сравнению с участками группы 1, и составляет в среднем для стабильного периода 1970-1980-х гг. 29 особей/1000 га (среднемноголетняя – 35 особей/1000 га). Общая площадь районов этой группы занимает более половины всего ареала тура (56%), а число животных здесь составляет лишь 30% от общей численности популяции. Соотношение полов близко к оптимальному: 49% ♂ и 39% ♀ (1,2:1), доля сеголетков несколько выше, чем в других районах – 17%. Возможно, это связано с компенсацией повышенной смертности животных в неблагоприятных условиях.

Дисбаланс в соотношении полов в этой группе отмечается в 1940-1950-х гг. (60% ♂ и 30% ♀), доля сеголетков в этот период падает до 10%, и, несмотря на последующий период искусственного повышения численности копытных в 1960-е гг., в этих районах плотность тура остается прежней (около 50 экз./1000 га). Высокая доля самок (44%) и сеголетков (16%) наблюдается в 1990-е гг., численность животных здесь снижается за счет повышенной смертности взрослых особей (преимущественно, самцов – объектов трофейной охоты). К началу 2000-х гг. плотность тура сократилась до 12 экз./1000 га. К 2010 г. плотность тура несколько увеличилась (21 экз./1000 га), по сравнению с периодом 2002-2003 гг., а половоз-

растная структура (40% ♀, 16% сеголетков) позволяет ожидать в этих районах роста численности тура.

*Влияние многоснежных зим.* Найдены: 1) достоверные отрицательные связи между уровнем снежности зимы и плотностью тура непосредственно после зимы для всей популяции, между уровнем снежности зимы и плотностью тура для 3 группы через год после зимы и отрицательная, но недостоверная связь между уровнем снежности зимы и плотностью тура для 1 группы через два года после зимы; 2) достоверная отрицательная связь между уровнем снежности зимы и долей сеголетков через 2 года после зимы для всей популяции; значения коэффициентов по группам невысокие из-за малого объема выборки, но связь также везде отрицательная; 3) достоверная отрицательная связь между уровнем снежности зимы и долей самцов непосредственно после зимы для 2 группы; 4) отрицательная, но недостоверная связь между уровнем снежности зимы и долей самок через 2 года после зимы для всей популяции и для всех трех групп (табл. 4, рис. 7).

Таблица 4

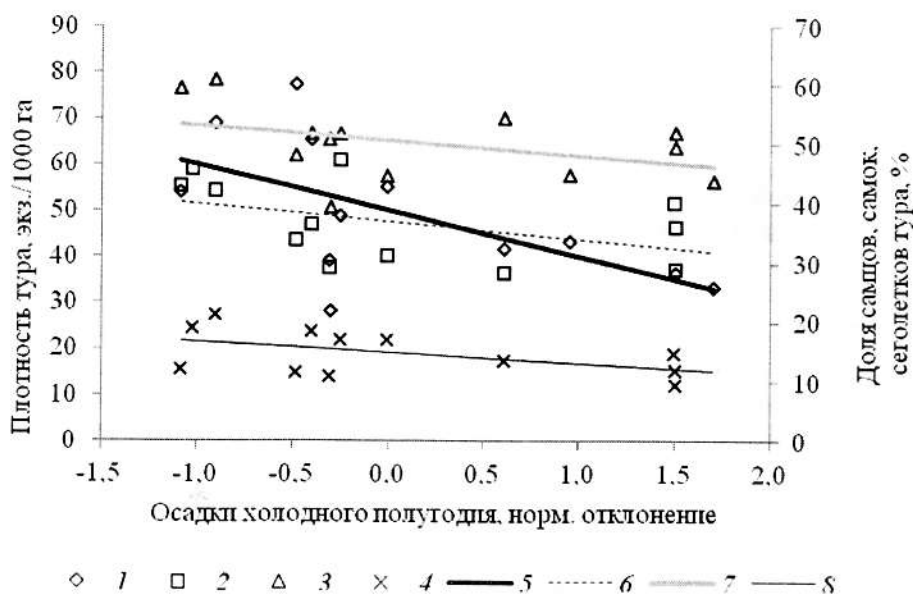
Коэффициенты корреляции Пирсона между плотностью тура, долями сеголетков, самок, самцов и уровнем снежности зимы (по данным 1971—1987 гг.)

Связь	Популяция в целом	Группы		
		1	2	3
Между уровнем снежности и плотностью тура	0.59	0.41**	0.32	0.52*
Между уровнем снежности и долей сеголетков	0.49**	0.35**	0.41**	0.47***
Между уровнем снежности и долей самок	0.44**	0.43**	0.30**	0.25**
Между уровнем снежности и долей самцов	0.40	0.34	0.49	0.05

**Примечания.** \* - через год после зимы, \*\* - через 2 года после зимы, \*\*\* - через 3 года после зимы; уровень значимости выделенных курсивом коэффициентов <0,05.

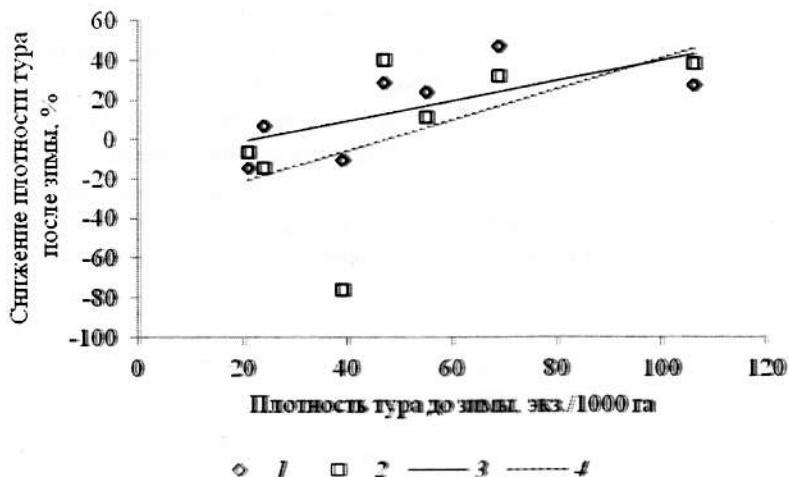
Таким образом, плотность популяции тура падает непосредственно после зимы. Возможно, это происходит преимущественно за счет гибели самцов, которые зимуют в более суровых условиях высокогорья. Для 2 группы связь между уровнем снежности зимы и долей самцов наиболее тесная: повышенная лавиноопасность и высокая снежность для участков этой группы характерна даже в обычные зимы. Многоснежные зимы здесь наносят урон не только самцам, но и сказываются на рождаемости в последующем: доля самок, несмотря на гибель самцов, все равно снижается через 2 года после зимы, через 2 года снижается также и доля сеголетков.

1 группа, по-видимому, слабо реагирует на многоснежные зимы, хотя плотность тура здесь самая высокая: отрицательная недостоверная связь плотности тура с уровнем снежности через 2 года после зимы говорит здесь о том, что негативное влияние зимы проявляется через ослабление самок и снижение числа сеголетков, гибель самцов также возможна, однако коэффициент связи в данном случае невысок. На участках 3 группы плотность тура непосредственно после зимы не изменяется, но снижается через год, доля самок – через 2 года, сеголетков – через 3 года, связь с долей самцов отсутствует вовсе. То есть, влияние зимы на локальные группировки 3 группы также отсроченное.



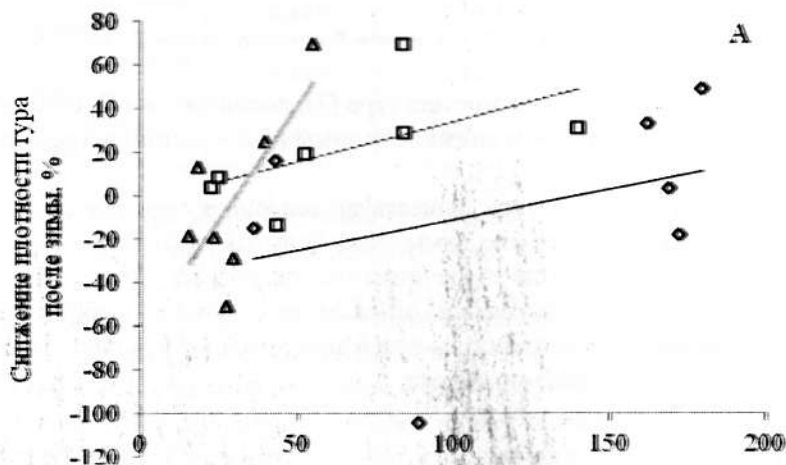
**Рисунок 7.** Связь между плотностью тура (1), долей самок (2), самцов (3) и сеголетков (4) и уровнем снежности зимы (5-8 – линии регрессии)

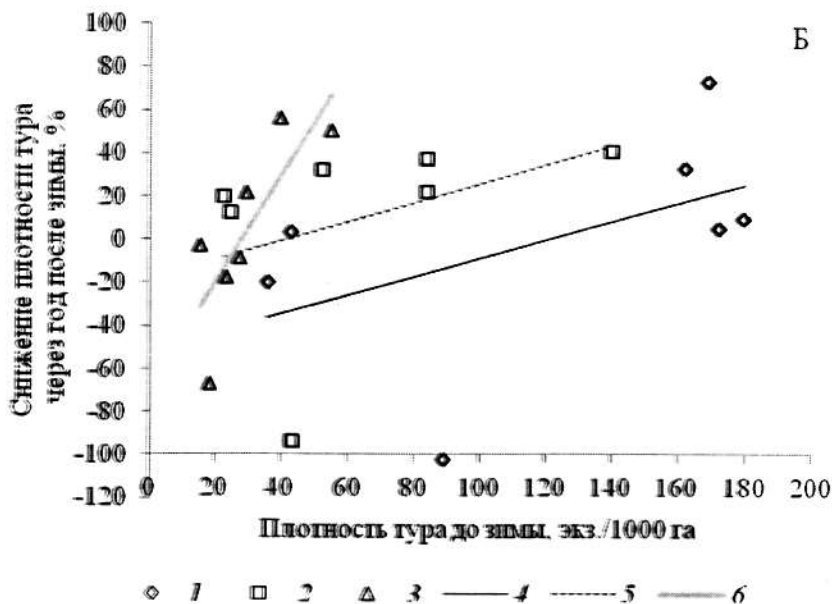
Для всей популяции тура существует тенденция тем большего снижения плотности животных после зимы, чем большая плотность была до нее ( $R^2 = 0.45$ ), причем через год после зимы она ослабевает ( $R^2 = 0.31$ ) (рис. 8). Эта связь недостоверна, возможно, из-за малого объема выборки (7 лет). То есть, негативное действие многоснежной зимы проявляется лишь тогда, когда плотность животных достаточно высока.



**Рисунок 8.** Связь между плотностью популяции тура до зимы с ее плотностью непосредственно после зимы (1) и через год после зимы (2), 3 и 4 – линии регрессии

Обнаружена достоверная связь ( $y = 2.104x - 64.10$ ;  $R^2 = 0.509$ ;  $p < 0.05$ ) между плотностью тура до многоснежной зимы и после нее для 3 группы (рис. 9 А), где наибольший уровень снежности, высокая изолированность хребтов и незначительная емкость среды. Через год после зимы связь здесь даже более тесная (рис. 9 Б), чем непосредственно после зимы ( $y = 2.472x - 69.25$ ;  $R^2 = 0.627$ ;  $p < 0.05$ ).





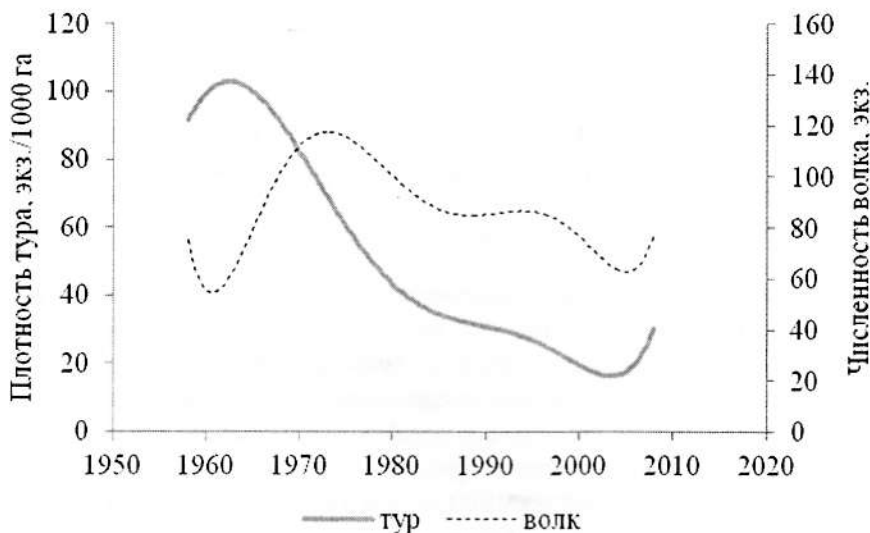
**Рисунок 9.** Связь между плотностью тура для групп участков (1-3) до многоснежной зимы и после нее: А – непосредственно после зимы, Б – через год после зимы (4-6 – линии регрессии)

Из рис. 9 видно, что максимальная локальная плотность животных, после достижения которой происходит неизбежное снижение численности тура после многоснежной зимы, для 1 группы участков составляет 160-180 экз./1000 га, для 2 группы – 50-80 экз./1000 га, для 3 группы – 30-40 экз./1000 га, для популяции в целом – 45-50 экз./1000 га.

**Хищничество волка.** Как видно из рис. 10, графики динамики численности волка и плотности тура сопряжены на всем протяжении периода наблюдений. Дисбаланс в системе хищник-жертва наблюдался лишь в 1960-е гг. Несмотря на то, что волк в тот период истреблялся в заповеднике, его численность росла вместе с совокупной численностью его жертв.

Смещая временные ряды данных по плотности популяций тура и численности волка в заповеднике за период 1948–2010 гг. ( $n$  – год наблюдения;  $n - 1, -2, -3$  – численность популяции волка анализировалась соответственно на 1, 2, 3 года позже, чем тура;  $n + 1, +2, +3$  – с опозданием анализировалась, наоборот, плотность популяции тура), мы выявили отрицательную связь ( $n = 8$ ;  $y = -0.5618x + 132.46$ ;  $R^2 = 0.79$ ;  $p < 0.01$ ) между этими параметрами (табл. 5) с максимально высокими значениями коэффициентов корреляции через 2 года (с опозданием бралась плотность тура) в 1960-е гг. Это может говорить о том, что волки из-за высокой численности, возможно, стали охотиться на туров также активно, как и на оленей – своих основных жертв. Однако для 1 группы участков, характеризующихся максимальной плотностью тура, эта

связь достоверная положительная ( $n = 8$ ;  $y = 0.821x + 32.03$ ;  $R^2 = 0.72$ ;  $p < 0.01$ ). То есть, снижение плотности тура на фоне увеличения численности волка наблюдалось лишь на участках с низкой емкостью среды. Весь последующий временной отрезок с 1973 по 2010 гг. связь между плотностью тура и численностью волка в заповеднике положительная, с максимумом связи численности волка спустя 3 года (табл. 5). Тесная положительная связь вновь обнаружена для 1 группы участков, где плотность тура максимальная. Таким образом, как в случае с оленем и серной (Трепет, Ескина, 2011, 2012), можно говорить лишь о зависимости волка от своих жертв, за исключением ситуации, когда равновесие между ними было нарушено человеком (в 1960-х гг.).



**Рисунок 10.** Динамика численности волка и плотности тура

**Таблица 5**  
Коэффициенты корреляции Пирсона между численностью волка и плотностью тура

	n-3	n-2	n-1	n	n+1	n+2	n+3
Вся популяция	0.41**	0.19	0.25	-0.08	0.16	0.13	0.14
1 группа	0.62*	0.73*	0.54*	0.62*	0.68*	0.76*	0.72*
2 группа	0.41**	0.29	0.36**	0.11	0.28	0.25	0.17
3 группа	-0.15	0.19	-0.04	-0.19	-0.01	0.02	0.14

**Примечания.** n – год наблюдения; уровень значимости: \* –  $< 0.01$ ; \*\* –  $0.05$ .

Между численностью волка и долей сеголетков тура обнаружена отрицательная связь, статистически достоверная в год наблюдений (табл. 6). Однако эта связь отсутствует для 3 группы участков с низкой емкостью среды. Так как при

этом не наблюдается негативного влияния хищничества волка на общую численность популяции тура, можно говорить о том, что изъятие волком сеголетков тура полностью компенсируется высокой рождаемостью популяции жертвы.

Таблица 6  
Кoeffициенты корреляции Пирсона между долей сеголетков и численностью волка

	n-3	n-2	n-1	n	n+1	n+2	n+3
Вся популяция	-0.36**	-0.36**	-0.14	-0.35**	0.04	-0.30	-0.07
1 группа	-0.26	-0.15	-0.27	-0.31	-0.32	-0.18	0.02
2 группа	-0.25	-0.35**	-0.07	-0.29	0.16	-0.23	-0.03
3 группа	-0.22	-0.10	-0.07	-0.08	-0.03	-0.01	0.00

**Примечания.** n – год наблюдения; уровень значимости: \* – <0.01; \*\* – 0.05.

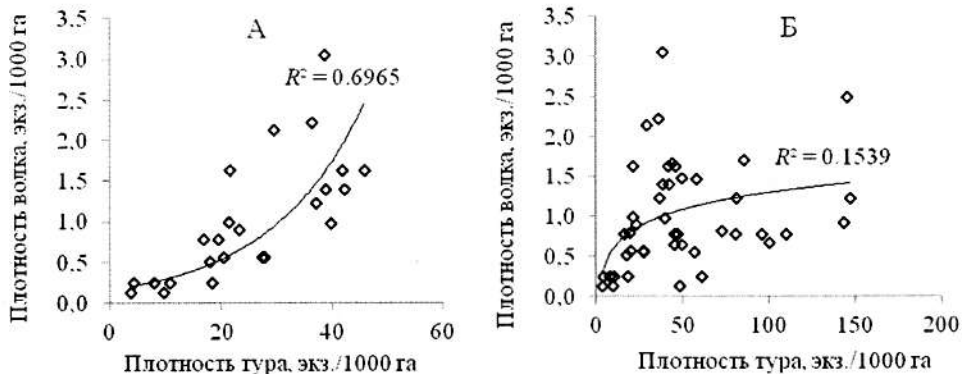
Связь между долей самок тура и численностью волка на территории заповедника в целом отсутствует. Лишь для 1 группы участков можно говорить о тенденции снижения доли самок и, соответственно, увеличения доли самцов ( $R^2 = 0.37$ ;  $p < 0.05$ ) через год, а для 2 группы участков — в год наблюдений. Это может свидетельствовать об избирательной добыче волком самок, как более доступной жертвы.

Рис. 11 иллюстрирует зависимость роли хищника в популяционной динамике тура от плотности последних. Из него видно, что при низкой плотности тура (до 50 экз./1000 га) плотность волка остается низкой (рис. 11 А). При дальнейшем увеличении плотности жертвы плотность волка изменяется независимо от плотности тура (рис. 11 Б).

В популяции оленя связь между плотностью оленя и плотностью волка была найдена в диапазоне плотности оленя от 30 до 60 экз./1000 га (Jedrzejewska et al., 2002; Трепет, Ескина, 2011), в популяции серны – при плотности серны до 20 экз./1000 га (Трепет, Ескина, 2012). Найденные зависимости плотности волка от плотности популяций его жертв могут свидетельствовать о том, что, когда низка плотность оленя – основного объекта охоты волка, повышается влияние волка на тура и серну – второстепенных объектов охоты, что подтверждает высокую экологическую пластичность этого хищника. Такое «переключение» может играть даже положительную роль, уравновешивая дисбаланс в сообществе копытных. При высокой плотности копытных ни для кого из них хищничество волка не является ограничивающим фактором.

*Влияние антропогенных факторов.* Статистически достоверная связь между показателем антропогенного влияния (А) и численностью туров в период снижения численности популяции 1990-х гг. найдена лишь для трех участков (табл. 7): Ятыргварта, Цахвоа, Алоус. Это подтверждает внутренний характер браконьерства в заповеднике и его масштабность в тот период.





**Рисунок 11.** Связь между плотностью волка и плотностью тура

Как и в случае с оленем, в большей степени страдают от браконьерства участки с высокой плотностью животных, более 20 экз./1000 га ( $y = 0.5419\ln(x) - 1.4694$ ;  $R^2 = 0.27$ ;  $p < 0.05$ ).

Таблица 7

Коэффициент корреляции Пирсона между уровнем антропогенного влияния (А) и численностью тура

Район	г	Район	г
Цахвоа	0.85**	Аишхо	0.30
Алоус	0.84**	Псеашхо	0.15
Трю	0.80*	Чугуш	0.06
Абаго	0.61	Магишо	-0.10
Ассара	0.44	Джемарук	-0.26
Джуга	0.38	Тыбга	-0.45
Дамхури	0.34		

**Примечание.** Уровень значимости: \*\* –  $p < 0.01$ ; \* –  $p < 0.05$

В целом туры в заповеднике оказываются относительно мало доступны для браконьеров, и поэтому роль антропогенного фактора в динамике их численности не так важна, как, например, для оленей.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По сходству многолетней динамики численности 14 локальных группировок западно-кавказского тура на территории Кавказского заповедника объединены в 3 группы. 1 группа объединяет относительно труднодоступные

участки с высокой емкостью среды, не изолированные от соседних высокогорных массивов. Плотность тура здесь составляет в среднем для стабильного периода 1970-1980-х гг. 141 экз./1000 га, среднемноголетняя – 89 экз./1000 га. Участки 2 группы также обладают достаточно высокой емкостью среды. Плотность тура здесь средняя – 64 экз./1000 га. 3 группа объединяет южные и восточные, преимущественно периферийные, многоснежные районы заповедника с низкой емкостью среды. Некоторые из них легкодоступны для человека. Плотность тура здесь составляет в среднем для стабильного периода 1970-1980-х гг. 29 экз./1000 га, среднемноголетняя – 35 экз./1000 га.

Среднемноголетняя доля самцов и самок в популяции тура составляет, соответственно, 51 и 36% от числа определенных особей во время учета, или 1.4♂:1♀. Вероятно, доля самцов несколько завышена из-за особенностей методики учета – визуально легче определяются самцы, а самки зачастую попадают в категорию неопределенных особей. По данным стабильного периода 1971-1987 гг. доля сеголетков в среднем составляет 15% и увеличивается при доле самок выше 40%. Наибольшая плотность тура в локальных группировках (60-80 экз./1000 га) наблюдается в том случае, если разница между долями самцов и самок составляет 0-25% в пользу самок. Максимальная плотность тура наблюдается при соотношении полов 1:1. Снижение плотности отмечается в случае, когда увеличение доли самцов над долей самок достигает 20-45%.

Выявлено негативное влияние на популяцию тура зимы, которая по уровню снежности отклоняется от среднемноголетней. Для 2 группы участков связь между уровнем снежности зимы и долей самцов наиболее тесная: повышенная лавиноопасность и высокая снежность для участков этой группы характерна даже в обычные зимы. Многоснежные зимы здесь наносят урон не только самцам, но и сказываются на рождаемости в последующем: доля самок, несмотря на гибель самцов, все равно снижается через два года после зимы, также как и доля сеголетков. 1 группа, по-видимому, слабо реагирует на многоснежные зимы, хотя плотность тура здесь самая высокая.

Для популяции тура выявлена тенденция тем большего снижения плотности животных после зимы, чем большая плотность была до нее, причем через год после зимы она ослабевает. То есть, негативное действие многоснежной зимы проявляется лишь тогда, когда плотность животных достаточно высока. Достоверная связь между плотностью тура до и после зимы обнаружена для 3 группы участков, где наибольший уровень снежности, высокая изолированность хребтов и незначительная емкость среды. Максимальная плотность животных, после достижения которой происходит неизбежное снижение численности тура после многоснежной зимы, для 1 группы участков составляет 160-180 экз./1000 га, для 2 группы – 50-80 экз./1000 га, для 3 группы – 30-40 экз./1000 га.

В период с 1973 по 2010 гг. обнаружена положительная связь между плотностью тура и численностью волка с максимумом связи с численностью волка

спустя 3 года. Таким образом, как в случае с оленем и серной, можно говорить лишь о зависимости волка от своих жертв, за исключением периода 1960-х гг., когда равновесие между ними было нарушено человеком. Между численностью волка и долей сеголетков тура найдена отрицательная связь, однако, так как при этом не наблюдается негативного влияния хищничества волка на общую численность тура, можно говорить о том, что изъятие волком сеголетков тура полностью компенсируется высокой рождаемостью популяции тура.

Максимальная связь между плотностью тура и плотностью волка была найдена при плотности тура до 50 экз./1000 га. При дальнейшем увеличении плотности жертвы плотность волка изменяется независимо от плотности тура. Связь между плотностью тура и плотностью волка для разных участков различна: на участках 1 группы после снижения плотности тура наступает незамедлительное уменьшение плотности волка. Во 2 группе при низкой плотности тура плотность волка остается высокой. В такой ситуации хищник может ощутимо воздействовать на популяцию жертвы. В 3 группе плотность и волка, и тура низкая; скорее всего, волк не играет здесь существенной ограничивающей роли. Аналогичные результаты были получены нами при анализе влияния хищничества волка на популяцию оленя в заповеднике.

Статистически достоверная связь между показателем антропогенного влияния (А) и численностью тура в период снижения численности популяции 1990-х гг. найдена лишь для трех участков: Ятыргварта, Цахвоа, Алоус. Это подтверждает внутренний характер браконьерства в заповеднике и его масштабность в тот период. В целом туры в заповеднике оказываются относительно мало доступны для браконьеров, и поэтому роль антропогенного фактора в динамике их численности не так важна, как, например, для оленя.

Несмотря на это, в настоящее время численность тура в заповеднике (около 1800 экз.) остается ниже уровня природной емкости его территории (около 4000 экз.). Существенное ее увеличение невозможно без ограничения деятельности человека на периферийных участках заповедника: Магишо, Ятыргварта, Тыбга, Аишха, Псеша, Чугуш.

#### ЛИТЕРАТУРА:

Абдурахманов М.Г., 1973. Экология, охрана и использование туров Дагестана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала. 24 с.

Ахмедов Э.Г., Магомедов М.-Р.Д., 2000. Закономерности формирования демографической структуры популяции дагестанского тура (*Capra cylindricornis*) // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 4. С. 461-470.

Бибина К.В., 2008. Состояние популяций тура (*Capra caucasica*) и серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Выпуск 18. Майкоп: ООО «Качество». С. 129-135.

Бобырь К.Г., 2002. Экологические особенности и охрана западнокавказского тура (*Capra caucasica* *Güldenstaedt et Pallas*, 1783) Тебердинского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ставропольская государственная сельскохозяйственная академия. Ставрополь, 2002. 21с.

Вейнберг П.И., 1999. О состоянии популяции и особенностях биологии безоарового козла (*Capra aegagrus Erxleben*) в Дагестане // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 104. Вып. 4. С. 12-20. – 2002. Многолетняя динамика численности, половой и возрастной структуры популяции дагестанского тура (*Capra cylindricornis Blyth, 1841*) в Северо-Осетинском заповеднике // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 107. Вып. 2. С. 14-22.

Гаспарян А.М., 1974. Экология безоарового козла // Зоологический сборник Академии наук Армянской ССР. Вып. 14. С. 78-106.

Гиляров А.М., 1990. Популяционная экология: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ. 191 с.

Данилкин А.А., 2005. Полорогие (Bovidae). М.: Т-во научных изданий КМК. 550 с.

Котов В.А., 1960. Количественный учет туров в Кавказском заповеднике и некоторые вопросы их экологии // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 6. М. С. 165-183. – 1968. Кубанский тур, его экология и хозяйственное значение // Труды Кавказского государственного заповедника. М. Вып. X. С. 201-293.

Кудактин А.Н., 1975. Соотношение численности копытные-волк в Кавказском заповеднике // Копытные фауны СССР: Экология, морфология, использование и охрана. М. С.199-201. – 1986. Влияние волка на копытных в Кавказском заповеднике. Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников // Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 21-35.

Насимович А.А., 1940. К методике количественного учета поголовья туров // Науч.-метод. зап. Главн. упр. по заповедникам, зоопаркам и зоосадам. Вып. 7. М. С. 23-28. – 1949. Очерк экологии западнокавказского тура // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 3. М. С. 5-38.

Ромашин А.В., 2001. Эколого-популяционный анализ высокогорных копытных животных Западного Кавказа и их рациональное использование. Сочи. 184 с.

Талыбов Т.Г., Вейнберг П.И., Мамедов И.Б., Мамедов Э.Н., Талыбов С.Т., 2007. Стратегия сохранения азиатского муфлона (*Ovis [orientalis] gmelini Blyth*) и безоарового козла (*Capra aegagrus Erxleben*) в Азербайджане. Нахчыван, Аджамы. 72 с.

Трепет С.А., Ескина Т.Г., 2007. К вопросу о механизме изменения численности популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) на Северо-Западном Кавказе // Экология. № 4. С. 283-292. – 2011. Влияние средовых факторов на динамику численности и пространственную структуру популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) в Кавказском заповеднике // Зоол. журн. Т. 90. № 6. С. 1-13. – 2012. Влияние факторов среды на динамику численности и пространственную структуру популяции серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Зоол. журн. Т. 91. № 9. С. 1-10.

Akhmedov E.G., Yarovenko Y.A., Nasrullaev N.I., Babaev E.A., Akhmedov S.G., 2009. Conservation of the Bezoar Goat in the Eastern Caucasus // Status and protection of globally threatened species in the Caucasus / Edited by N. Zazanashvili and D. Mallon. Tbilisi: CEPF, WWF. P. 26-31.

Arshald M., Garson R. J., Ahmad A., 2002. Sustainable trophy hunting and the conservation of alpine ungulates in Pakistan // Pirineos. Vol 157. P. 151-168.

Diker H., Diker E., Özalp M., Avcioglu B., Kalem S., 2009. The Status of Bezoar Goat (*Capra aegagrus*) in the Kaçkar Mountains, Turkey // Status and protection of globally threatened species in the Caucasus / Edited by N. Zazanashvili and D. Mallon. Tbilisi: CEPF, WWF. P. 32-36.

Escos J., Alados C.L., 1991. Influence of weather and population characteristics of free-ranging Spanish ibex in the Sierra de Cazorla y Segura and in the eastern Sierra Nevada // Mammalia. Vol. 55. Issue 1. P. 67-78.

Escos J., Alados C. L., Emlen J.M. 1994. Application of the stage-projection model with density-dependent fecundity to the population dynamics of Spanish ibex // Canadian Journal of Zoology. 72:(4). P. 731-737.

Genov P., Georgiev G., Georgiev V., 2009. Persian wild goat (*Capra aegagrus Erxleben*) – biology, ecology and possibilities for its re-introduction in Bulgaria // Biotechnol. & Biotechnol. Eq. 23. P. 341-342.

Grignolio S., Rossi I., Bassano B., Parrini F., Apollonio M., 2004. Seasonal variations of spatial behaviour in female Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) in relation to climatic conditions and age // *Ethology, Ecology & Evolution*. Vol. 16. Issue 3. P. 255-264.

Grignolio S., Parrini F., Bassano B., Luccarini S., Apollonio M., 2003. Habitat selection in adult males of Alpine ibex, *Capra ibex ibex* // *Folia Zool.* 52(2). P. 113-120.

Hansky I., Gilpin M., 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain // *Biol. J. Linnean Soc.* V. 42. P. 3-16.

Kopaliani N., Gurielidze Z., 2009. Status of Turs in Georgia and Conservation Action Plan // *Status and protection of globally threatened species in the Caucasus* / Edited by N. Zazanashvili and D. Mallon. Tbilisi: CEPF, WWF. P. 61-68.

Magomedov M.-R.D., Yarovenko Y.A., 2009. Current Status of Daghestan Tur (*Capra cylindricornis*) in the Eastern Caucasus (Daghestan) // *Status and protection of globally threatened species in the Caucasus* / Edited by N. Zazanashvili and D. Mallon. Tbilisi: CEPF, WWF. P. 69-73.

Parrini F., Grignolio S., Luccarini S., Bassano B., Apollonio M., 2003. Spatial behaviour of adult male Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) in the Gran Paradiso National Park, Italy // *Acta Theriologica*. Vol. 48. № 3. P. 411-423.

Perez J.M., Granados J.E., Soriguer R.C., 1994. Population dynamic of the Spanish ibex (*Capra pyrenaica*) in Sierra Nevada Natural Park (Southern Spain) // *Acta Theriologica*. 39 (3). P. 289-294.

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.