

ВОССТАНОВЛЕНИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ЗУБРА В КАВКАЗСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

На протяжении двух веков до начала XX в. зубр в природе обитал только на территории России. Однако в период Первой мировой войны и последующих революции и Гражданской войны погибли все вольноживущие зубры. Известно, что 40 особей зубра (Заблоцкий, 1956) было вывезено за пределы России. К 1927 г. в зоопарках и питомниках Европы сохранились 48 особей зубра, а к 1944 г. мировая популяция зубров достигла 146 особей (Зубр на Кавказе, 2003). В годы Второй мировой войны численность зубров вновь снизилась до 84 особей, но в дальнейшем работы по разведению зубров позволили значительно увеличить численность и перейти к созданию вольных популяций.

Основателями современных популяций зубра в мире стали всего 12 особей. Для разведения зубра большое значение играла международная координация действий всех обладателей зубров и планирование схемы скрещивания между животными, для того чтобы снизить инбридинг получаемого потомства. В процессе восстановления вида под контролем человека сформировались несколько форм, называемых линиями разведения.

Зоопарковская линия. Это группа зубров, разводимая в зоопарках Германии, ее изолированное разведение было прекращено к середине XX в.

Плесская линия. Была представлена животными, в середине XIX в. вывезенными из зверинца Беловежской Пуши в охотничий парк князя Плесса, расположенный в Силезии. В начале XX в. из этих зубров сохранились только 2 особи, и через несколько десятилетий ее изолированное разведение было свернуто из-за высокого инбридинга.

Беловежская линия. Потомки 5 особей беловежских зубров, которых стали содержать и разводить в питомнике в Беловежской Пуше на территории Польши. Эта линия характеризуется высоким уровнем инбридинга, составляющим, в среднем, 43,98% (Olech, 1987). По мнению генетиков (Сипко, 2013), продолжать поддерживать ее изоляцию не перспективно. В России ее изолированное разведение прекращено с 1998 г.

Кавказско-беловежская линия. Это потомки 12 основателей, включая тех, которые являются основателями и беловежской линии. Основное ее отличие составляет присутствие «крови» быка, вывезенного с Кавказа, № 100 международной родословной книги зубров (ЕВРВ).

Горная линия. Эта линия создана искусственно для замещения истребленного зубра на Кавказе. В основе ее присутствуют предки современных зубров, американские бизоны, а также зубры, сохранившиеся к началу XX в. в зверинце Аскания-Нова. Пропорции вклада основателей в эту линию разведения (Сипко, 2013) показаны в табл. 1. Зубров горной линии было предложено рассматривать как новый подвид *B. b. montanus* (Раутиан и др., 2002). Но другие исследователи считают, что это в настоящее время преждевременно (Данилкин, 2005).

Таблица 1

«Доля крови» основателей в популяциях зубра на Кавказе, %

Группировка	Зубры (номера по ЕВРВ)									Бизон
	45, 42	89, 87	15, 16	123, 122	100	96, 95	32, 33	46	50, 51, 65	
Кавказский заповедник	31,40	17,63	18,58	1,86	5,29	10,42	1,81	0	6,61	6,40
Цейский заказник	62,79	18,34	9,42	0,19	2,25	6,76	0	0	0	0
Тебердинский заповедник	61,25	18,91	9,92	0	2,48	7,44	0	0	0	0

Из таб. 1 видно, что в генофонде горных зубров имеется небольшая примесь крови американского бизона. Это обстоятельство до настоящего времени вызывает дискуссии о таксономическом статусе горных зубров.

Работы по восстановлению зубра горной линии разведения начались в 1940 г. на территории Кавказского заповедника: из Аскании-Нова на Кавказ прибыла первая партия из пяти зубробизонов (одного самца и четырех самок) разной кровности по зубру. Самец унаследовал 12,5% своего генотипа от аборигенного кавказского зубра, самки имели в среднем 8,33% примеси зубра Кавказа (№ 100 ЕВРВ). Привезенные животные несли генетический материал всех неродственных друг другу зубров, когда-либо живших в Аскании-Нова и оставивших жизнеспособное потомство, что обеспечило исходное генетическое разнообразие формируемой популяции (Зубр на Кавказе, 2003).

Животных разводили «в себе» до 1949 г., когда появилась возможность завезти в Кавказский заповедник самцов зубров кавказско-беловежской линии разведения. Гибридные самцы от размножения были отстранены, а самок стали скрещивать с привезенными чистокровными зубрами. Племенная работа по вытеснению крови бизона протекала успешно, и уже к началу 1960-х гг. в процессе размножения, смены поколений и целенаправленного поглотительного скрещивания примесь бизона удалось снизить до 6,4% (Зубр на Кавказе, 2003).

До 1955 г. практиковалась загонно-выпасная система содержания зубров, сочетавшая вольный выпас на естественных пастбищах с подкормкой на территории двух зубропарков, расположенных на территории Кавказского заповедника – Кишинском и Умпырском. В Умпырском районе зубры появились позже: в 1953 г. сюда перегнали 18 зубров из Кишинского района разведения. В 1955 г. животным была предоставлена полная свобода передвижения, и они начали самостоятельно последовательно осваивать вначале прилегающие, затем более удаленные участки горных лесов. В 1960 г. была полностью прекращена подкормка животных в зимний период. В этом же году были прекращены племенные записи.

Таким образом, результатом колоссальных человеческих усилий и материальных затрат стало создание в верховьях рек Белой и Малой Лабы репродуктивно независимой популяции горных зубров (*Bison bonasus montanus* Rautian, Kalabushkin, Nemtsev 2000), наиболее близких к аборигенным *Bison bonasus caucasicus* Satunin 1904 по всем показателям, в том числе и их экосистемной роли. В настоящее время ареал горных зубров включает в себя часть Кавказского заповедника и сопредельные уголья на северном макросклоне Главного Кавказского хребта, расположенные на территории Республики Адыгея, Краснодарского края и, незначительно, Карачаево-Черкесской Республики. Это самая крупная популяция современных зубров, имеющая сложную пространственную структуру и существующая на протяжении десятилетий без какой-либо опеки со стороны человека.

Ниже представлены результаты исследования популяции горных зубров: этапы формирования и динамика ареала, особенности зимнего распределения, процессов миграций и динамики численности. По возможности, мы пытались представить информацию и об аналогичных популяционных характеристиках аборигенных зубров Кавказа.

1. Динамика ареала

1.1. Механизм расселения зубров

Расселение зубров в период 1942–1965 гг. подробно описано Калугиным (1958, 1968), а после 1965 г. – Немцевым (1985, 1988, Зубр на Кавказе, 2003). Калугин обращает внимание на то, что племенная работа с зубрами и хозяйственная деятельность человека в районах разведения не препятствовали расселению восстанавливаемых животных и освоению ими новых местообитаний.

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

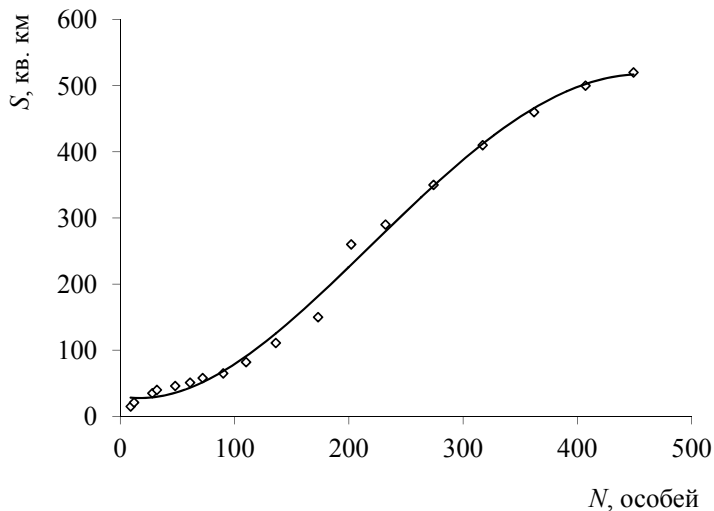


Рис. 1. Зависимость между численностью группировок зубров (N) и площадью освоенных ими местообитаний (S) в Кавказском заповеднике

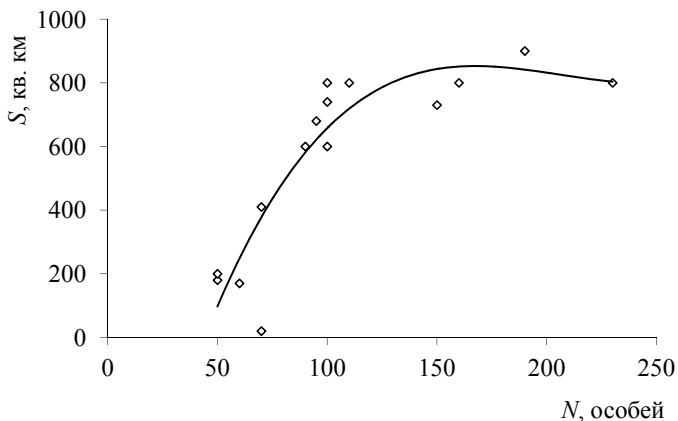


Рис. 2. Зависимость между численностью группировок зубров (N) и площадью освоенных ими местообитаний (S) за пределами Кавказского заповедника.

На рис. 2 показана тенденция изменения площади освоенной территории и численности зубров за пределами границ Кавказского заповедника. Полиномиальная аппрок-

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

S-образный характер кривой на рис. 1 можно объяснить при помощи анализа динамики численности, плотности и ареала зубров (рис. 3). В период 1945–1955 гг. удельный прирост площади освоенных территорий ($\Delta S/S$) был невысок и относительно постоянен (в пределах 11–15%), соответственно, процесс освоения новых местообитаний происходил медленно. Удельный прирост численности группировок зубров ($\Delta N/N$) в этот период достигал 50% в год (рис. 3 а), несмотря на высокую смертность зубрят (Калугин, 1968). Высокое значение $\Delta N/N$ связано с тем, что до полной натурализации у зубриц был снижен возраст первого отела и период между отелами, а средняя плодовитость составляла 83,9% (Калугин, Немцев, 1976; Калугин, 1968). Плотность (P) группировок зубров непрерывно росла (рис. 3 б) и к 1955 г. составила в среднем 13,8 экз./1000 га. Отметим, что по данным Немцева с соавторами (Зубр на Кавказе, 2003), максимальная допустимая плотность населения зубров составляет 9,8 экз./1000 га. Этот показатель авторы рассматривают как параметр потенциальной емкости среды для популяции зубра на Северо-Западном Кавказе.

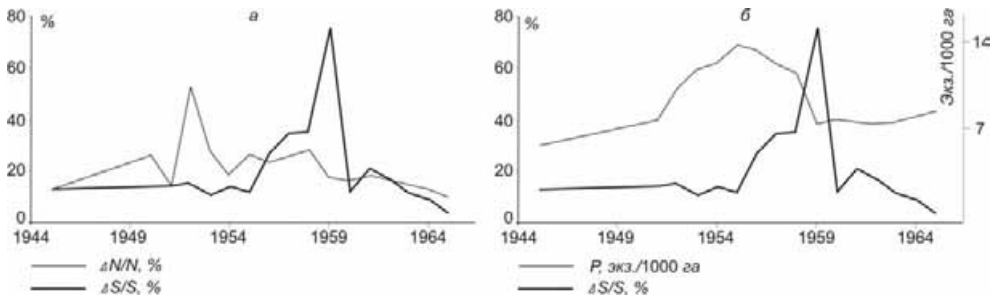


Рис. 3. Динамика удельного прироста численности ($\Delta N/N$) (а), плотности популяции зубров (P) (б) и удельного прироста площади освоенной территории ($\Delta S/S$) в период 1945–1965 гг. в Кавказском заповеднике

В течение последующих лет (1955–1958 гг.) значение $\Delta S/S$ стало возрастать и постепенно достигло 35%. Плотность группировок зубров стала снижаться, но оставалась на довольно высоком уровне (в 1958 г. она составляла 11,6 экз./1000 га), при этом значение $\Delta N/N$ оставалось примерно одинаковым. В 1959 г. удельный прирост освоенной площади скачкообразно увеличился до 73%. В этот год как кишинская, так и умпырская группировки зубров, несмотря на разную длительность существования, почти вдвое расширили свои пастбищные пространства. Резко упала плотность группировок зубров, стал снижаться и удельный прирост численности. С 1960 г. значения P и $\Delta N/N$ варьируют незначительно, $\Delta S/S$ постепенно падает до 4%.

Как видно из рис. 4, вне границ Кавказского заповедника скачкообразное расширение ареала произошло в 1969–1970 гг. вслед за первой в жизни зубров многоснежной зимой 1967–1968 гг. Удельный прирост площади освоенных территорий ($\Delta S/S$) в 1969 г. составил 105%. Плотность группировки зубров в Кишинском районе разведения в эту зиму достигла

критической величины (13–15 экз./1000 га), и за пределы заповедника откочевало одновременно сразу несколько десятков животных. Плотность группировки зубров на смежной с заповедником территории при этом сократилась вдвое (с 3,1 до 1,5 экз./1000 га), несмотря на то, что удельный прирост численности ($\Delta N/N$) за счет мигрантов увеличился до 40%. Этот факт говорит о масштабах расселения зубров в новых местообитаниях. После 1972 г. значение $\Delta S/S$ было близко к 10% и лишь в 1976 г. составило 22%. В 1976 г. наблюдалось и резкое увеличение (с 5 до 67%) удельного прироста численности зубров, что также связано с влиянием многоснежной зимы 1975–76 гг., вызвавшей откочевку зубров из Кишинского района заповедника в предгорье. Увеличение плотности группировки зубров за пределами заповедника (с 1,4 до 2 экз./1000 га) в 1976 г. связано с тем, что к этому году процесс расселения животных в новые местообитания был близок к завершению.

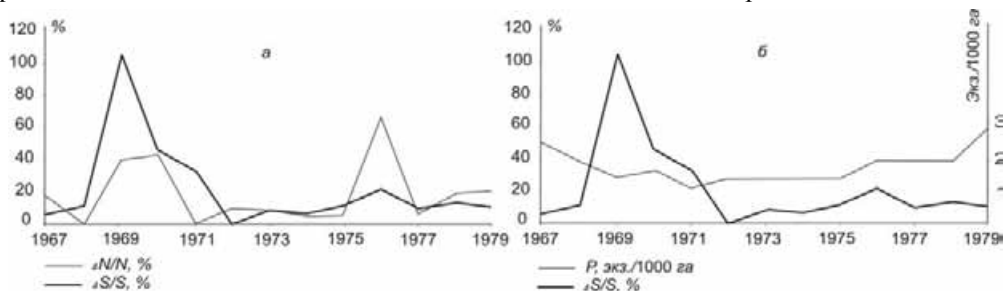


Рис. 4. Динамика удельного прироста численности ($\Delta N/N$) (а), плотности популяции зубров (P) и удельного прироста площади освоенной территории ($\Delta S/S$) в период 1967–1979 гг. за пределами Кавказского заповедника

Тенденцию сопряженного изменения площади освоенной территории и численности популяции в общем виде можно представить следующим образом. На первом этапе при постоянном росте численности происходит замедленный процесс освоения новых территорий. Животные постепенно повышают эффективность использования уже освоенной территории. При этом увеличивается плотность группировки, и к определенному времени она превышает допустимые пределы. Критическим для расселения значением плотности, по-видимому, следует считать 12,4–13,8 экз./1000 га. На следующем этапе темп расселения быстро увеличивается, ареал скачкообразно расширяется, а плотность, соответственно, уменьшается.

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

В начальный период расселения (1955–1965 гг.) использование и освоение зубрами пастбищных пространств можно охарактеризовать как концентрическое, или исследо-

вательское (рис. 5). Вероятно, это связано с отсутствием элементов биологического сигнального поля. Зубры последовательно изучали ближайшие окрестности уже знакомых районов, постепенно формируя и усложняя собственную систему троп.

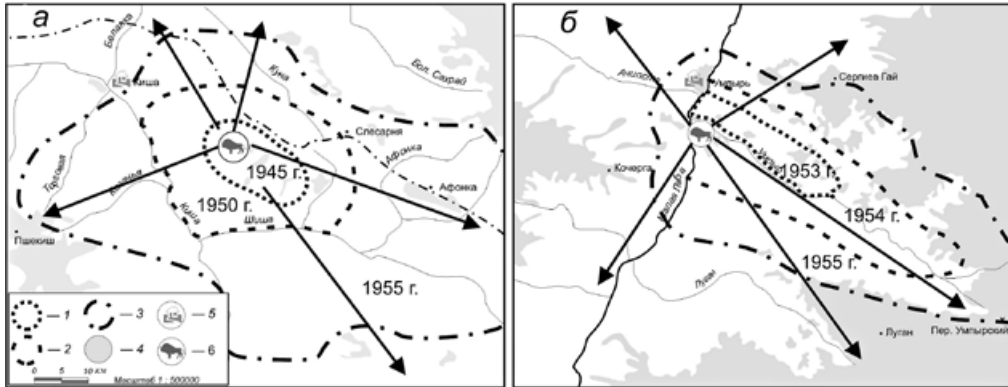


Рис. 5. Этапы освоения зубрами местообитаний в Кишинском (а) и Умпырском (б) районах разведения: 1, 2 и 3 – последовательные этапы расширения освоенной территории, 4 – нелесная территория, 5 – кордоны Кавказского заповедника, 6 – местоположение зубропарков. Стрелками показаны направления дальнейших перемещений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

Найденная зависимость между темпами увеличения численности и освоения территории с четырехлетним (т.е. прирост площади в конкретный год зависит от прироста численности за 4 года до него) запаздыванием ($R^2=0.90, p<0.01, n=8$) в период 1955–1965 гг. косвенно может свидетельствовать в пользу того, что пионерами освоения новых мест обитания являются молодые половозрелые самцы, еще не допускаемые к размножению. По-видимому, именно они, являясь наиболее подвижной и независимой частью группировки (Калугин, 1968), первыми выходят за пределы знакомых местообитаний и постепенно осваивают новые, формируя каркас биологического сигнального поля. К моменту достижения возраста, когда они могут успешно конкурировать за самок, зубры вступают в размножение, и, возможно, вместе с ними в новые освоенные местообитания уходит и часть самок с молодняком.

Большое влияние на процесс освоения новых местообитаний оказали первые в истории развивающейся популяции многоснежные зимы. По-видимому, не случайно практически все животные, погибшие зимой 1967–1968 гг. в Умпырской долине, были найдены в окрестностях бывшего зубрового парка, т.е. в месте их первоначального содержания. В этот год смертность популяции составила 23,9%. Примечательно, что в зимы 1971–1972 и 1975–1976 гг., близкие по климатическим условиям к предыдущей, потери оказались значительно ниже: 12,2 и 11,9%, соответственно. Снижение эффекта депрессивных зим Немцев (Зубр на Кавказе, 2003) связывал с «формированием адаптивной пространственной структуры популяции»: неблагоприятные условия среды привели к повышению эффективности использования зубрами пастбищных пространств. Причем в разных частях ареала этот процесс имел свои особенности: в Умпырском районе зубры детально освоили горные склоны и речные долины (к концу 1980-х гг. здесь успешно зимовали не менее 250 животных), в Кишинском – появились миграционные традиции (зубры начали ежегодно спускаться на зимовку в малоснежные и богатые кормами предгорные районы).

Таким образом, освоение зубрами новых местообитаний в Кавказском заповеднике и за его пределами в период 1945–1979 гг. имело скачкообразный характер. Фактором, вызывающим резкое расселение зубров, являлось увеличение плотности популяции. Накоплению критических значений плотности способствовало отсутствие системы био-

логического сигнального поля зубров. С ее отсутствием был связан и концентрический характер первоначального расселения животных.

1.2. Формирование ареала зубров

История освоения горными зубрами пастбищных пространств связана с последовательным формированием сложной метапопуляционной структуры, включающей несколько локальных популяций или территориальных группировок, подразделяющихся, в свою очередь, на «экологические группировки» более низкого ранга. Разнообразие физико-географических условий, вариаций фитоценозов и неодинаковость антропогенного воздействия в различных частях ареала сформировали экологическое своеобразие каждой территориальной группировки. Высокая численность особей и большая площадь занятого ими пространства обеспечили репродуктивную самостоятельность каждой из них.

Территориальная организация популяции зубров, численность которых к концу 80-х годов превышала 1300 особей, включала 3 категории животных: 1) зубры, обитающие круглогодично на охраняемой территории (половина популяции) – представляли собой резервную часть поголовья, гарантированную от прямого истребления, контактов с домашним скотом и т.д. (Уруштенская (III, см. рис. 6) и Умпырская (IV) группировки); 2) существующие постоянно вне заповедника территориальные группировки (не менее 250 особей) обеспечивали устойчивый рост численности всей популяции за счет высоких темпов локального воспроизводства (Кунская (II) группировка и часть Кишинской (I) в верховьях Сахрая); 3) номадная, или мигрирующая, часть населения, объединяющая ежегодно до трети общего поголовья и поддерживающая оптимальную численность зубров в пределах ареала посредством сезонных кочевок (часть Кишинской группировки, занимающая долину Шиши).

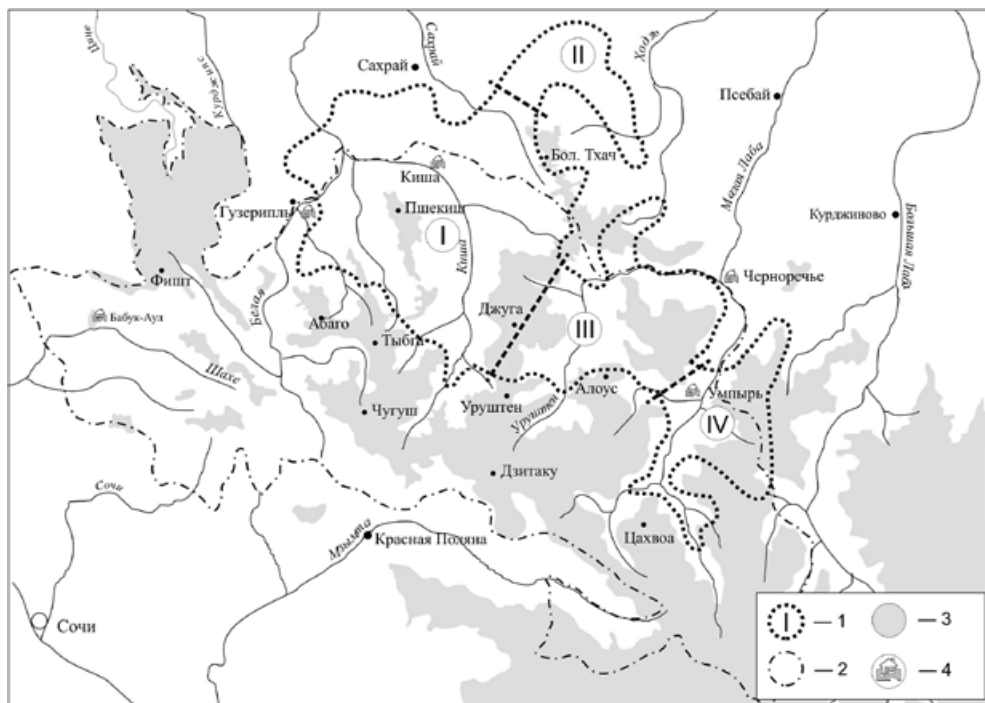


Рис. 6. Схема ареала зубров в Кавказском заповеднике и его окрестностях в 1980-х гг. 1 – границы территориальных группировок (I – Кишинская, II – Кунская, III – Уруштенская, IV – Умпырская), 2 – граница Кавказского заповедника, 3 – лесная территория, 4 – кордоны Кавказского заповедника)

Наиболее удачные условия для жизни зубров имелись в Кишинской части ареала. Животные здесь имели широкие возможности для сезонного перемещения. Собственно, это обстоятельство делало местообитания в долинах Шиши, нижнего течения Киши и притоков Сахрая, самыми предпочитаемыми и, соответственно, освоенными, поскольку животные имели возможность полнее использовать пастбищные пространства в зимний период за счет участков, расположенных по северной периферии Кавказского заповедника. Эти среднегорные и предгорные районы весьма благоприятны для обитания копытных по причине более сглаженного рельефа, малой глубины снега и наличия многочисленных зарастающих делянок после недавних лесоразработок. Часть мигрантов Кишинской группировки нашли подходящие условия для круглогодичного обитания в бассейне Малого Сахрая и верховьях Ходзя. Впоследствии здесь сформировалась Кунская локальная популяция горных зубров.

Умпырская пространственная группировка горных зубров, объединявшая не менее 20% популяции (около 250 особей), занимала межгорную котловину хребтов Кочерга, Луган и отрогов гор Ахцархва и Сергиев Гай. Возможности для широких сезонных перемещений в этом районе ограничены, в то же время летние и зимние местообитания мало удалены друг от друга и отличаются лишь высотным расположением.

Зубры центральной Уруштенской пространственной группировки составляли не менее четверти всей популяции. Основной участок обитания этой группировки – горный массив Алоус–Хаджибей и Мастаканская долина, а также левобережье среднего течения Уруштена.

Таким образом, к середине 1980-х гг. зубры освоили доступные горные районы и предгорья на площади более 140 тыс. га. По-видимому, ареал зубров достиг своего максимума как в границах заповедника, так и на сопредельных территориях. Конфигурация ареала и степень его сезонной освоенности имели много общего с аналогичными популяционными характеристиками аборигенных зубров этой части Кавказа. Динамика ареала приобрела синхронный флуктуирующий характер внутри и вне заповедника, что свидетельствует о формировании и увеличивающейся изоляции локальных популяций зубров.

1.3. Сокращение ареала зубров в 1990-х гг.

Ситуация серьезно изменилась в конце 1990-х гг. Беспрецедентное браконьерство – следствие социального и экономического кризиса, поразившего Россию, привело к резкому сокращению численности зубров, разрушению локальных группировок за пределами Кавказского заповедника и трансформации пространственной структуры всей популяции (рис. 7).

Следует признать, что эти животные всегда истреблялись злоумышленниками. За период 1960–1990 гг. случаи незаконной добычи зубров регистрировались регулярно. Даже в период вольерного содержания причиной гибели 12,3% зубров было именно браконьерство (Калугин, 1968). Однако до 1990-х гг. это социальное явление не достигало масштабов, превышающих стихийные бедствия. За период 1989–1997 гг. на территории заповедника в 40 из 264 случаев (или 15%) причиной смерти зубров были охота или ее последствия (ранения, попадание в петли, поставленные на волка) (Зубр на Кавказе, 2003). Более существенный пресс браконьерства на горных зубров наблюдался в местах их зимней концентрации, расположенных в Даховском и Псебайском заказниках, прилегающих к территории заповедника, которые, собственно, и были созданы ради охраны лесных копытных на зимовках. Из 254 случаев точно установленной причины смерти животных 144 (или 57%) приходится на браконьерство (там же). Этот факт еще раз подтверждает несостоятельность существования региональных природоохранных субъектов, какими являются видовые заказники, памятники природы, природные парки. Результаты мони-

торинга структуры зубровой популяции уже в начале 1990-х годов (Немцев, 1994) дали веские основания для неутешительного прогноза относительно жизнеспособности ее незаповедной части.

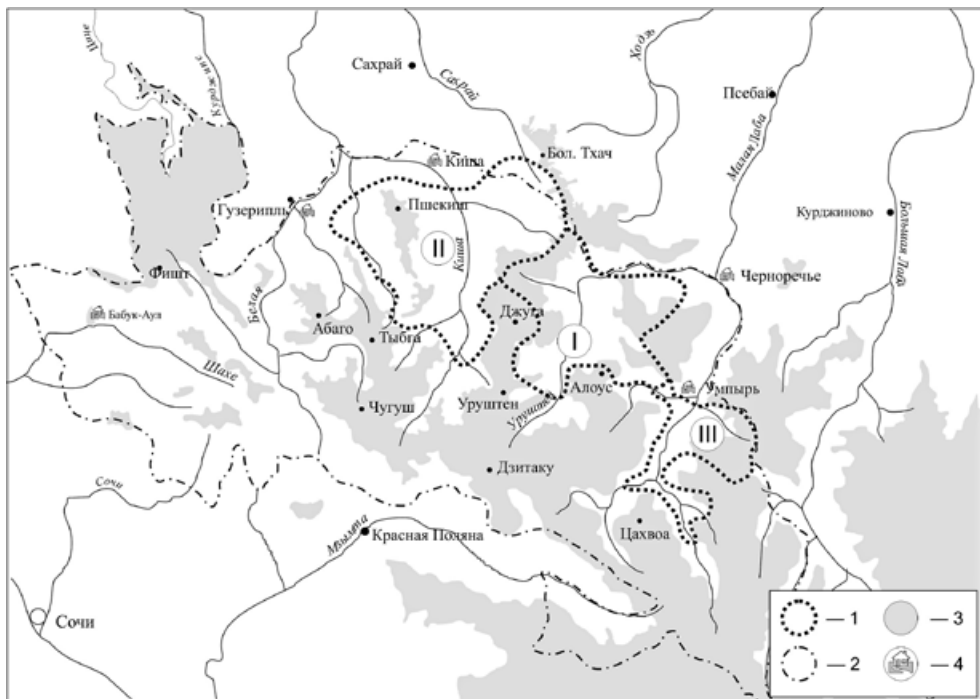


Рис. 7. Схема ареала зубров в Кавказском заповеднике и его окрестностях в 2003 г. 1 – границы территориальных группировок (I – Уруштенская, II – Кишинская, III – Умпырская), 2 – граница Кавказского заповедника, 3 – нелесная территория, 4 – кордоны Кавказского заповедника

Стремительное сокращение численности и небеспокойных предгорных пастбищных пространств, обусловившее демографическую нестабильность, привело к исчезновению в первую очередь Кунской территориальной группировки зубров, наиболее удаленной от границ Кавказского заповедника и на территории которой новое развитие получила лесозексплуатация. В среднем за десятилетний период падение численности зубров за пределами заповедника составило 16% в год, однако в начале 90-х годов этот показатель превышал 30% и постепенно снижался вместе с численностью объектов охоты.

На территории Кавказского заповедника наибольшие потери зубров зарегистрированы в 1994–1995 гг., когда численность сократилась сразу на 35%, потеря взрослых самок при этом составила 42%, самцов – 27% (Зубр на Кавказе, 2003). Наиболее не защищенной от прямого преследования и беспокойства оказалась «пограничная» и самая сложно организованная Кишинская группировка горных зубров. Она, соответственно, понесла наибольшие потери так же вследствие гибели самой продуктивной части населения – взрослых самок. В основном сокращение ареала этой группировки произошло за счет незаповедной его части, где зубры сохранились лишь на небольшом отрезке вдоль северной границы Кавказского заповедника.

Не менее серьезные изменения произошли в Умпырской пространственной группировке зубров: ее ареал к концу 1990-х гг. сократился с 18,6 до 9,9 тыс. га преимущественно за счет незаповедной части правобережных районов Малой Лабы (хребет Маркопидж).

Косвенным показателем, характеризующим сокращение пастбищных пространств Кишинской и Умпырской зубровых группировок, является изменение площади лесных полей. Существование на территории заповедника крупных полянных комплексов обусловлено в основном антропогенным фактором. При его прекращении происходит закономерное восстановление лесной растительности. Процесс зарастания может тормозиться в результате зоогенного влияния (Смирнова, 2004), зубр при этом является крупным фитофагом, поддерживающим относительно стабильное существование опушечной мозаики лесного пояса. Сокращение площади обследованных полей (Ескина, 2003) среднегорного пояса в долине реки Киша варьирует в пределах 36–77%, составляя в среднем 55%. Аналогичный процесс зарастания среднегорных лесных полей произошел и в долине реки Умпырка. Здесь сокращение площади полей достигает 89%, составляя в среднем 70% (там же). Причем для всех полей зарастание произошло преимущественно в период 1985–2000 гг. В эти годы скорость зарастания полей составила в среднем 3,2% в год, в то время как в период 1955–1985 гг. этот показатель был равен в среднем 0,5% в год, т.е. скорость зарастания полей среднегорного пояса увеличилась более чем шестикратно.

Основой популяции зубров к концу XX в. стала Уруштенская группировка. Она в ареале зубров занимает наиболее удаленные, труднодоступные горные районы и расположена в бассейнах рек Местык и Алоус, притоков Уруштена в среднем течении. Несмотря на сокращение численности в 4 раза, она сохранила свой репродуктивный потенциал. В этот период она объединяла свыше 70% популяции, и за счет нее стало происходить восстановление Умпырской и Кишинской части популяции.

Склоны гор по обе стороны Уруштена, по-видимому, стали своеобразным рефугиумом для зубров. При обследовании этого района в 1998–2000 гг. здесь были обнаружены удобные регулярно используемые броды, множество крупных природных солонцов, а густая сеть свежих зубровых троп, покрывающая район, свидетельствует о постоянном, круглогодичном присутствии здесь многочисленной группировки животных. Наконец, здесь не были встречены следы пребывания человека, что, очевидно, сыграло немалую положительную роль в освоении зубрами этого района. По-видимому, здесь наблюдается стратегия агрегаций, названная У.Дж. Гамильтоном «образованием безопасных поселений» (Одум, 1986). В таких местообитаниях гарантировано получение необходимого количества ресурсов, кроме того, сведено к минимуму антропогенное беспокойство и прямое преследование животных.

1.4. Современные тенденции динамики ареала

В течение первого десятилетия XXI в. в ареале зубров вновь произошли изменения. Восстановление эффективной системы охраны территории заповедника остановило процесс разрушения популяций копытных: постепенно соотношение полов в популяции зубра пришло в норму, численность стала расти, а ареал – расширяться. Как видно из рис. 8, изменения в ареале затронули в основном внутренние области заповедника. За пределами заповедника постоянные группировки зубров стали встречаться лишь на территории Псебайского заказника на южных склонах хребта Агиге и Соленовского охотничьего заказника на хребте Маркопидж. Постоянным местообитанием крупной группировки зубров стали центральные районы заповедника: склоны гор в истоках Аспидной и Грустной.

Судя по распределению брачных скоплений зубров, в Кавказском заповеднике сформировались и продолжают развитие несколько локальных пространственных группировок с центрами на хребте Пшекиш, в верховьях реки Бамбачка, на отрогах горы Уруштен, в Мастаканской долине, на Луганском перевале. Сохранив первоначальный ареал, локальные группировки зубров в пределах заповедника распределились несколько иначе, чем ранее (см. рис. 8). На месте Кишинской группировки обособились *Пшекишская*,

занимающая склоны хребта Пшекиш и горы Гефо, *Бамбакская* (в истоках рек Бамбачка, Княжеская, Мордовская) и *Аспидная*, занимающая склоны Аспидного хребта и горы Уруштен в истоках Аспидной и Грустной. Последняя группировка наиболее молодая. Впервые крупное брачное скопление зубров (основной признак локальной группировки) здесь обнаружено в 2008 г. Тогда же брачные скопления зубров перестали наблюдаться на горе Алоус, где гон у зубров проходил традиционно на протяжении десятилетий. По-видимому, весной часть животных из района Алоуса по отрогу Уруштена вдоль реки Аспидная перешла на горные луга в район истоков Аспидной и Грустной, здесь у зубров прошел гон, и здесь же в лесных массивах Аспидного хребта животные остались на зимовку. В 1980-х гг. зубры здесь встречались в небольшом количестве и только летом: центр Кишинской группировки находился в долине реки Шиша, а этот район являлся периферией ареала.

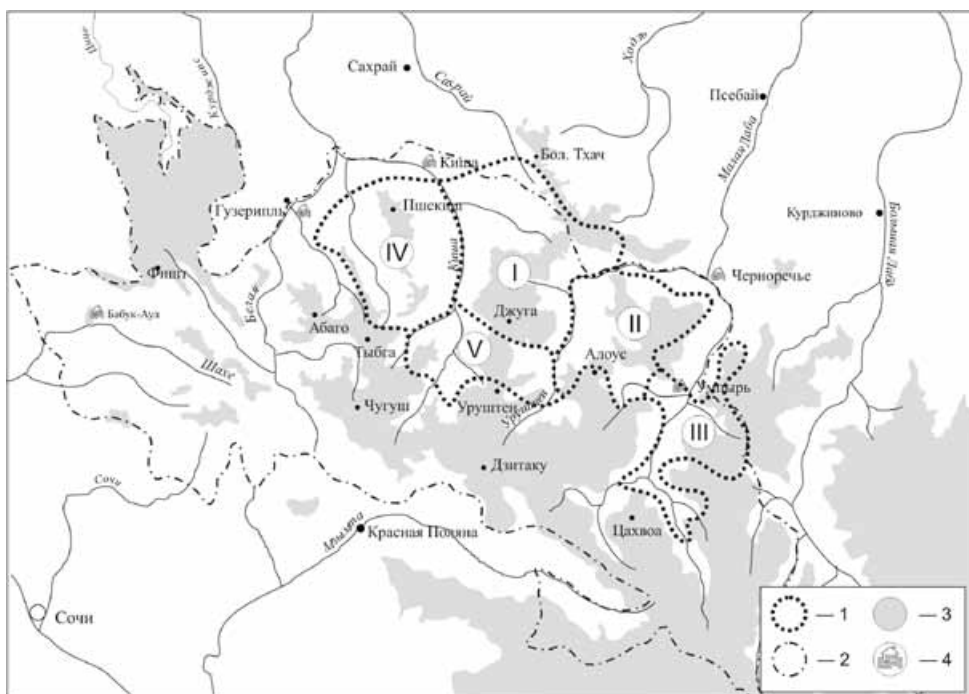


Рис. 8. Схема ареала зубров в Кавказском заповеднике и его окрестностях в 2013 г.

- 1 – границы территориальных группировок (I – Бамбакская, II – Матаканская, III – Умпырская, IV – Пшекишская, V – Аспидная), 2 – граница Кавказского заповедника, 3 – нелесная территория, 4 – кордоны Кавказского заповедника

Уруштенская группировка зубров трансформировалась в *Матаканскую*. Брачные скопления зубров этой группировки регулярно формируются в Матаканской долине, но зимой животные этой группировки могут перемещаться и за реку Уруштен в район Солонцового хребта (участок Бамбакской группировки), и в долину Малой Лабы, район обитания Умпырской группировки.

Пространственно-временная структура Умпырской группировки претерпела наименьшие изменения. Брачное скопление зубров образуется на Луганском хребте, а зиму животные проводят в лесных массивах Малой Лабы, Цахвоа и Умпырки. Из долины Умпырки через гору Сергиев Гай зубры спустились за пределы заповедника в лесные массивы хребта Маркопидж.

2. Зимовки зубров

2.1. Зимовки аборигенных зубров Кавказа

Указания на расположение зимовок аборигенных зубров немногочисленны (Динник, 1885, 1898, 1899, 1910; Филатов, 1912), но они все же дают возможность определить границы наиболее предпочитаемых зимних местообитаний животных. Исследования этих авторов тем более ценны, что охватывают период относительного благополучия популяции зубров, занимавшей наиболее глухие и труднодоступные горные массивы верховьев Белой и Малой Лабы, где сегодня обитают современные зубры.

Общий характер сезонного размещения зубров оригинально сформулировал Калининский (1900): «Летом зубр держится в травяной полосе [на горных лугах], с наступлением же холодов спускается в опушки лесов, а в суровые зимы и совсем уходит в лесную глушь». В том, что именно лесные массивы являются основными местообитаниями *V. b. caucasicus* в зимний период, единодушно признается большинством исследователей.

До русской колонизации, указывает Фортунатов (1932), зубры могли спускаться на зиму в «просторные долины, занятые ныне поселками и станицами (Хамышки, Даховская, Псебай и др.)». Однако с этим утверждением можно согласиться лишь отчасти. Действительно, в особенно многоснежные зимы отдельные животные могли заходить в указанные районы. Однако следует учесть, что удобных для поселения мест в предгорьях немного, и все они максимально использовались человеком: до Кавказской войны – черкесами, после – новыми поселенцами. Они же являлись и ареной сражений во время войны.

По-видимому, причиной исчезновения зубров на большей части ареала еще до начала боевых действий в нагорной полосе Закубанья, в частности, в Дигории, в верховьях Уруха, Абхазии стала охота (Динник, 1899, 1910; Верещагин, Наниев, 1949). Прямые указания на охоту горских племен на зубров приводят Торнау (1999) и Хутыз (1999). «С особым рвением истребляли благородных и редких животных» и новые жители Кавказа, селившиеся в местах бывших черкесских аулов (Динник, 1909; Щербина, 1910). По этой причине постоянная зимовка зубров вблизи предгорных черкесских аулов и поселений лесопромышленников и казачьих станиц вряд ли была возможной.

По-видимому, зимовки зубров располагались в менее населенных районах этой местности, изолированных труднопроходимыми зимой ущельями рек, а именно, на обширных лесных террасах рек Большая и Малая Лаба, Белая, Киша, а ранее – рек Большой Зеленчук и Уруп. По сведениям Динника (1885, с. 53), «с наступлением зимы зубры начинают мало-помалу спускаться вниз, в Загдан [участок долины Большой Лабы в районе устья Дамхурца], на Уруп и т.д. В очень снежные зимы они подвигаются еще ниже». Обычным местом зимнего обитания зубров Динник считал и Умпырскую котловину (участок Малой Лабы в районе устьев рек Ачипста и Умпыр). Однако автор указывает, что они оставили эту удобную для них долину, когда лесопромышленники начали рубить там лес.

В северо-западной части ареала на рубеже XIX–XX вв. зубры зимовали в лесных массивах правого берега нижнего течения Киши, по Шише, в истоках Сахрая, в долинах Молчепы и Абаго (Динник, 1898; Фортунатов, 1932).

Следует считать ошибочным мнение (Башкиров, 1939) о постоянной зимовке зубров в Мастаканской долине (р. Местык), Мертвой балке (притоки Уруштена в среднем течении), а также на Козлиной поляне. Глубокий снежный покров (до 2 м) даже в обычные по снежности зимы делает передвижение животных и добывание корма практически невозможным. По этой же причине зубры не использовали для зимовок и район Сенной поляны (в среднем течении Киши), несмотря на то, что здесь егеря Кубанской охоты заготавливали для них сено (Шильдер, 1895).

Таким образом, анализируя наблюдения современников аборигенного зубра, можно утверждать, что именно лесные массивы указанных речных долин являлись местами их зимнего обитания. При этом совершенно исключалась возможность зимовки на горных лугах: «В верхних частях склонов даже в самые малоснежные зимы снегу наматывает столько, что выйти на опушку к лугам бывает невозможно» (Филатов, 1912, с. 17). Зимние станции обеспечили и соответствующий набор кормов. Он включал преимущественно побеги и кору ряда древесных и кустарниковых пород, а также ежевику, падуб и другие зимне-зеленые растения (Филатов, 1912; Башкиров, 1939).

Начиная с конца 1900-х гг., особенно после прекращения существования Кубанской охоты (периода аренды Великими Князьями Романовыми лесных угодий 1888–1909 гг.), лесопромышленные, пастбищные и охотничьи нужды населения сформировавшихся станиц затронули ту относительно узкую часть оставшегося ареала зубров, где проходила зимовка (Динник, 1909; Слащевский, 1930). Зубры постепенно и неуклонно вытеснялись из этих мест. При этом летние местообитания зубров, расположенные в относительно труднодоступных горах по долинам рек Холодная, Киша, Китайка, а также высокогорные массивы Алоуса, Аспидного хребта, Мастакана продолжали оставаться не тронутыми и не посещаемыми людьми. В то же время, по словам Башкирова (1939), «зима для зубров с каждым годом все более и более становилась не просто «трудным периодом», как для прочих зверей, а периодом подлинных бедствий». Фортунатов (1932) и Крайнова (1947) также указывают на то, что именно разрушение привычных зимних местообитаний в начале XX в. вместе с истреблением обусловили резкое сокращение и полное вымирание популяции.

Организация Кавказского заповедника в 1920–1924 гг. уже не способна была остановить процесс вымирания вида, поскольку с 1923–1924 гг., по словам Слащевского (1930), не только на территории заповедника, но и на всем протяжении Кавказа не было ни одного зубра. Это подтвердили впоследствии экспедиции Главнауки под руководством М.В. Крылова, С.С. Турова, Б.А. Заславского.

Примечательно, что в границы утвержденного заповедника в этой его части так и не вошли места, наиболее пригодные для зимовок лесных копытных, в частности, склоны Дудугуша, верховья рек Куна и Сахрай. Здесь, а также и в самом заповеднике не прекращалась заготовка пихтовой драни и другой лесной промысел, охота и выпас скота. Вопрос об изменении границ заповедника и создании по его периметру охранной зоны, а также об ограничении хозяйственной деятельности на его территории, в частности, с целью увеличения зимних станций лесных копытных, был поставлен уже в 1928 г. (Григорьев, 1928). В 1940 г. Розмахов (1940) предлагал включить в состав заповедника места наиболее значительных зимовок вдоль северных и южных границ заповедника. Однако в реальности хозяйственные нужды всегда доминировали над природоохранными, и территория заповедника впоследствии не только не увеличивалась, но неоднократно сокращалась (Штильмарк, 1996).

2.2. Зимовки восстановленных зубров

Обратим внимание на то, что наряду с отбором исходного племенного материала важнейшей стратегической задачей восстановления зубра стал выбор места закладки зубрового парка. Необходимым условием такого места было его соответствие биотопическим потребностям восстанавливаемого вида не только в период загонного, но и вольного содержания. И, как указывает Калугин (1968), успешная практика разведения зубров и перевод их на вольное обитание показали, что места первичного завоза и выпуска зубров были выбраны удачно. Следует отметить соответствие мест расположения зубропарков зимним станциям аборигенных зубров.

Особенности зимовок восстановленных зубров приведены по материалам наблюдений Калугина (1968) и Немцева (Зубр на Кавказе, 2003). Они охватывают период от начала натурализации в 1960 г. до конца 1980-х гг. Схема зимовок зубров в этот период показана на рис. 9 а.

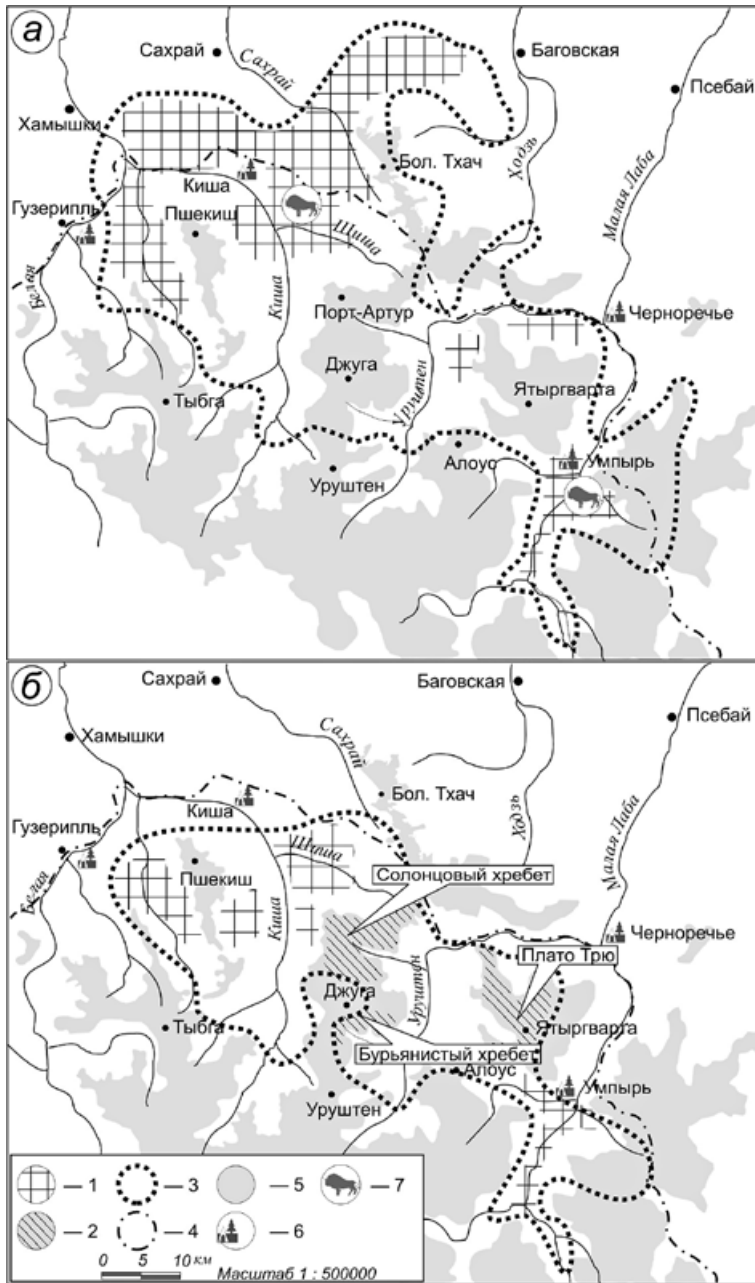


Рис. 9. Схема расположения зимних станций зубров: а – 1988 г., б – 2006 г.

- 1 – районы основных зимовок в лесном поясе, 2 – районы основных зимовок в горно-луговом поясе,
- 3 – граница ареала, 4 – граница Кавказского заповедника, 5 – нелесная территория,
- 6 – кордоны Кавказского заповедника, 7 – места расположения зубропарков

Итак, зубры всех территориальных группировок предпочитали малоснежные участки лесных массивов, богатых древесно-веточными и зимне-зелеными кормами (Крайнова, 1951; Александров, 1958; Александров, Голгофская, 1965). Лес вообще, вне зависимости от породного состава, являлся основной зимней стацией зубров. Как указывает Калугин (1968), лес служил не только местом пастьбы животных, но и имел для них большое защитное значение, а выход зубров на открытые пространства обычно носил временный характер. Автор считал, что горные луга служат «естественной границей для расселения зубров» (Калугин, 1968, с. 46). Такая же схема зимнего обитания была характерна и для зубров в других пунктах разведения на Кавказе (Семенов и др., 2001; Липкович, 1985, 1993).

Зубры Кунской группировки жили оседло и зимой занимали широколиственные леса среднегорья в долине р. Малый Сахрай. Кишинская часть популяции имела наиболее широкие возможности для расселения при меняющихся погодных и снежных условиях: ее зимовки включали лесные массивы хребтов Сосняки, Дудугуш и в особо многоснежные зимы – низовья рек Куна и Большой Сахрай. Зубры Уруштенской группировки на зиму откочевывали частью в Умпырскую долину, частью в низовье р. Уруштен, а также (Зубр на Кавказе, 2003) в низовье р. Местык, на склоны Орлиного хребта. В последнем районе зимовка более или менее значительного количества животных маловероятна. Как правило, уже в январе здесь, на высоте 1400–1700 м над ур. м., устанавливается глубокий снежный покров, нижняя же часть долины Местыка и особенно долина Уруштена ниже устья Додогачея представляют собой каньоны, непреодолимые для зубров. Умпырская группировка для зимовки использовала речные террасы Малой Лабы, Умпыря и Ачипсты, а также юго-западные лесные склоны Сергиевого Гая и Магишо.

Таким образом, восстановленные зубры стали использовать для зимовки те же местообитания, что и истребленные аборигены. Распределение снежного покрова определило первоначальные пути расселения животных из районов зубропарков, направления формирования системы троп и других элементов биологического сигнального поля зубров.

2.3. Современные зимовки зубров

Резкое обострение социально-экономических проблем в 1990-х гг. не только привело к быстрому сокращению ареала зубров, но и изменило условия существования вида в сохранившейся его части (Немцев, 1999; Трелет, 2004, 2005). Главной особенностью новой пространственно-временной организации популяции зубров стало смещение мест зимовок из лесного пояса гор и предгорий на альпийские луга горных массивов центральной части бассейна р. Уруштен.

Зимовки зубров на открытых пространствах горных лугов наблюдались и ранее. В частности, Немцев (Зубр на Кавказе, 2003) отмечает, что в малоснежные годы зубры (до 10 особей) оставались зимовать на лугах в верховьях Княжеской и Кабаньей балок. После установления снежного покрова часть животных Умпырской группировки использовала для пастьбы юго-западные луговые склоны Сергиевого Гая. Часть зубров Уруштенской группировки (7–10 особей) нередко зимовали на высокогорном плато Трю. При этом во всех случаях животные не образовывали постоянных крупных скоплений, и, по-видимому, такие зимующие группы имели место лишь в отдельные малоснежные годы.

Картина зимнего распределения зубров на границе XX–XXI вв. оказалась диаметрально противоположной: именно на высокогорных лугах ежегодно формировались постоянные зимние скопления, объединявшие в общей сложности до 80% популяции.

Использование огромных пространств высокогорных лугов в качестве зимних пастбищ возможно потому, что на склонах южной экспозиции в луговом поясе гор никогда не образуется значительного снежного покрова. Прогреваемые южные и наветренные склоны быстро освобождаются от снега, который накапливается с подветренной стороны и в понижениях рельефа. Отличительной чертой таких пастбищ является их изоляция,

связанная с мощным снеговым покровом верхней границы леса. В этом районе животные не испытывают беспокойства со стороны людей. Высокий кормовой потенциал луговых пастбищ (Александров, Голгофская, 1965) способствует обеспечению зубров кормом (ветошью злаков) в течение всей зимы.

Регулярные зимовки крупных скоплений зубров на горных лугах начали наблюдаться с конца 1990-х гг. (Трепет, 1999) и продолжают в настоящее время. Они формируются на склонах Солонцового хребта, на плато Трю (хребет Скирда, урочище Мешок, окрестности перевала Трю) и на юго-западных склонах Джугского массива (Бурьянистый хребет).

Наиболее крупное скопление зубров наблюдается на Солонцовом хребте и его окрестностях: здесь зимуют не менее ста (до 126) особей зубров. Основной миграционный путь зубров на Солонцовый хребет направлен из района летнего обитания в Мастаканской долине и ее окрестностях через Орлиный хребет и реку Уруштен. Первые группы самок с телятами появляются здесь в конце ноября, и вплоть до середины января их количество постоянно увеличивается.

В районе Трю зимует менее многочисленная группировка зубров, объединяющая в разные годы от 7 до 35 особей. Примечательно, что если на лугах Солонцового хребта и Трю, как упоминалось выше, появление зубров зимой отмечалось и ранее, то бассейн р. Аспидная не только зимой, но и летом почти не использовался зубрами. Немцев (Зубр на Кавказе, 2003) указывает на то, что этот район практически не освоен зубрами: летом здесь обитало около 15–20 животных, зимой их численность сокращалась вдвое (при численности зубров в заповеднике 900 особей). В 2005 г. зимовка зубров здесь объединяла 70 животных (при общей численности популяции 250–260 особей), и, по сравнению с предыдущим годом, их количество увеличилось вдвое. Схема зимовок горных зубров, сложившихся в начале XXI в., показана на рис. 9 б.

Наиболее важной особенностью зимовок на горных лугах является ограниченность передвижений зубров склонами одного хребта: их суточный ход составляет несколько сотен метров. Животные не спускаются в лес ни в снегопады, ни при сильных ветрах, предпочитая переждать непогоду, полагаясь на теплый мех, на открытых лугах. Приходилось неоднократно видеть отдыхающих животных, которых почти полностью заметал снег. При этом не наблюдалось скопления зубров в тесную группу, что характерно для некоторых копытных во время непогоды.

Звери практически не используют кору и веточные корма у верхней границы леса, довольствуясь ветошью луговых злаков. Эта особенность питания, главным образом, состав и запасы кормов, заслуживает отдельного исследования. Однако следует сказать, что зимой пастба не довлеет в суточном ритме животных, как, например, весной, когда зубры почти непрерывно потребляют молодую зелень на лесных полянах. Часто можно встретить отдыхающих зубров, иногда на участках с глубоким снегом. Это может свидетельствовать о достаточной емкости луговых зимних пастбищ, по крайней мере, при такой численности популяции. Предварительные исследования показали, что только на Солонцовом хребте в зимний период могут прокормиться не менее 300 зубров.

Считалось (Калугин, 1968), что основными кормовыми конкурентами зубров в лесных зимних местообитаниях являются олени. Изучение различий питания этих видов на Западном Кавказе (Александров, 1968) дало основание сделать вывод об отсутствии конкурентных отношений между зубром и оленем (Зубр на Кавказе, 2003). Кроме того, численность популяций никогда не достигала величины, пороговой с точки зрения запаса кормов не только летних, но и зимних пастбищ (Дыренков и др., 1990). Смещение мест зимовок полностью исключило потенциально возможную конкуренцию: присутствие оленей на горных лугах не отмечено. Совместного выпаса зубров и высокогорных копытных также не наблюдали, как и следов пребывания и охоты на зубров волков. Впрочем, этот

хищник и ранее не оказывал заметного влияния на численность популяции зубров (Зубр на Кавказе, 2003). Имевшие место случаи успешной охоты волков на зубров в лесу абсолютно исключены на открытых пространствах. Человека зимой в таких районах не бывает.

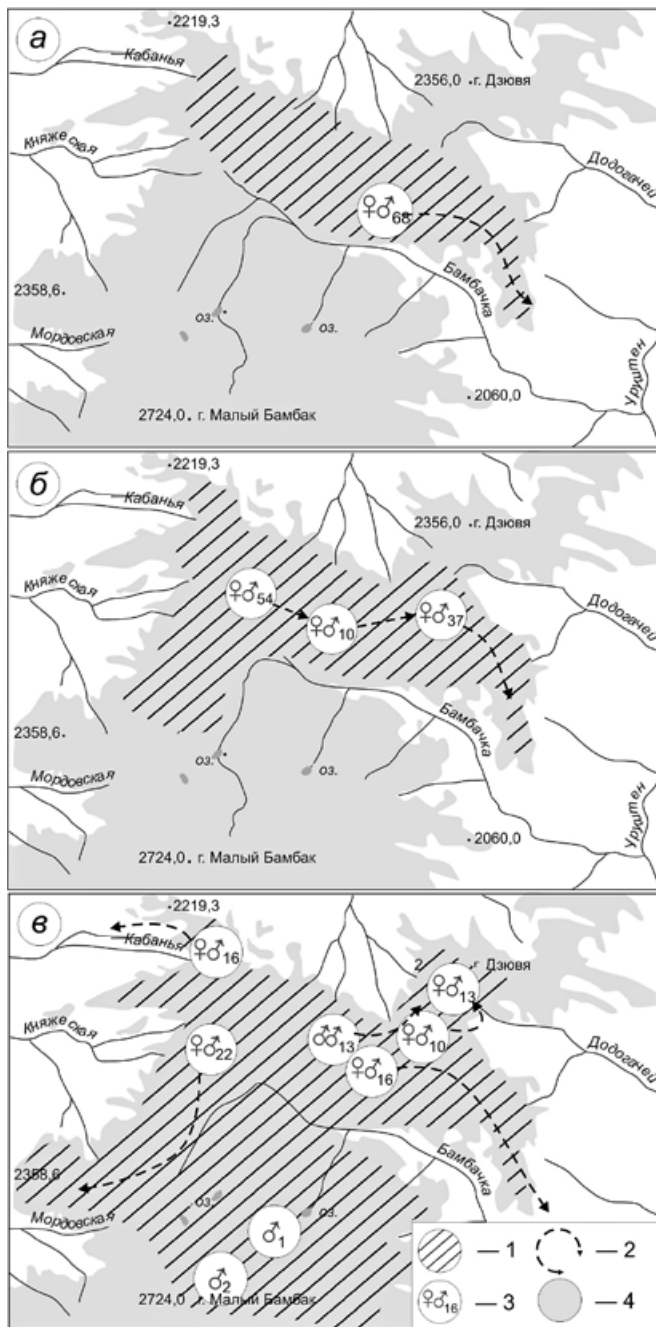


Рис. 10. Этапы освоения зубрами зимовочного района в долине р. Бамбачка: а – 1998 г., б – 2002 г., в – 2006 г. 1 – освоенная территория, 2 – направления локальных перемещений, 3 – отдельные группы животных, 4 – нелесная площадь

В пределах зимовочного района животные располагаются группами, состав которых постоянно меняется. В безветренную и солнечную погоду группы самцов, самок с молодняком, смешанные объединения, включающие до 20–25 животных, а также одиночные самцы более или менее равномерно распределены на площади зимовки. В непогоду или после снегопадов животные объединяются в более крупные скопления, 50–60 и более особей.

Интересна тенденция расширения используемых зубрами участков в пределах зимовочных районов. На рис. 10 показаны этапы освоения зубрами долины р. Бамбачка.

В 1998 г. зубры (около 70 особей) держались преимущественно левобережных склонов Бамбачки на Солонцовом хребте и на г. Порт-Артур (рис. 10 а), в 2002–2003 гг. зубры уже наблюдались на г. Малый Бамбак и у подножия г. Дзювья (рис. 10 б). Зубры зимовали большими группами, локальные перемещения животных ограничивались склонами Солонцового хребта, в случае же беспокойства зубры, собравшись вместе, убежали в направлении Склярных полей и далее вниз к р. Уруштен, т.е. в ту сторону, откуда они откочевали осенью. К 2005–2006 гг. (рис. 10 в) были освоены практически все верховья Бамбачки, а также истоки Кабаньей, Княжеской, Мордовской балок, луговые участки горы Дзювья, южные склоны Большого и Малого Бамбака, в том числе пологие вершины этих гор, превышающие 2700 м над ур. м. Локальные перемещения зубров в эти годы стали более разнообразными. Группировка зимующих зубров разбилась на несколько более или менее постоянных относительно немногочисленных смешанных объединений и самцовых групп.

Следует отметить, что часть зубров продолжает зимовать в лесных массивах заповедника. В частности, в Умпырской части ареала, на склонах хребта Пшекиш, в окрестностях Сенной поляны, в междуречье Киши и Шиши и в некоторых других местах, как правило, труднодоступных и находящихся в удалении от источников антропогенного беспокойства. Основные направления сезонных перемещений зубров показаны на рис. 11.

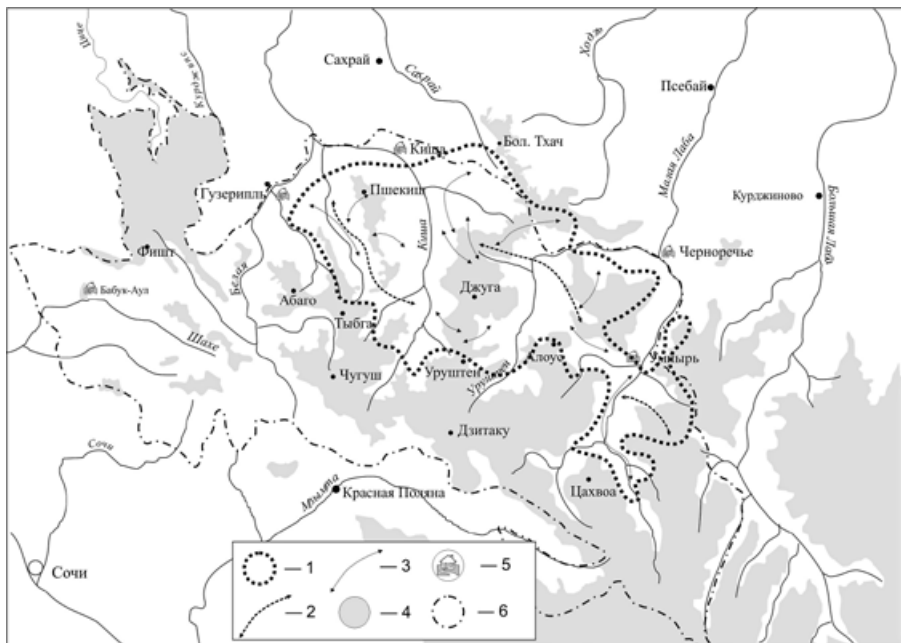


Рис. 11. Основные направления сезонных перемещений зубров (2013 г.):

- 1 – граница ареала, 2 – кочевки, 3 – локальные перемещения, 4 – нелесная территория,
5 – кордоны Кавказского заповедника, 6 – граница Кавказского заповедника

3. Численность

Численность – один из основных популяционных параметров и наиболее очевидный индикатор состояния популяции. Данные наблюдений, проводившихся в Кавказском заповеднике, позволяют проследить динамику численности восстановленных зубров, начиная с 1946 г. (рис. 12).



Рис. 12 Динамика численности популяции зубра в Кавказском заповеднике и на сопредельных территориях

Непрерывное увеличение численности зубров наблюдалось до 1967 г. К этому времени популяция достигла 600 особей, зубры появились за пределами заповедника, начали обособляться локальные территориальные группировки. Многоснежная зима 1967–1968 гг. вызвала первый спад численности зубров. Общие потери популяции составили около 120 особей, большая часть из которых погибли в Умрырской котловине, где нет возможности миграции животных в предгорье. Гибель взрослых самок привела к резкому снижению прироста популяции: с 12,6% в 1967 г. до 4,5% в 1969 г. (Зубр на Кавказе, 2003).

Близкие по климатическим условиям зимы повторились в 1971–1972 и 1975–1976 гг. Потери популяции в эти годы были меньше и составили, соответственно, 12,2 и 11,9% (Зубр на Кавказе, 2003). Из Кишинского района разведения зубры начали на зимовку спускаться в предгорья, поэтому основные потери популяция вновь понесла в Умпырской части ареала. В 1976 г. в долину Сахрая откочевала крупная группировка зубров, которые дали начало постоянно обитающей за пределами заповедника Кунской локальной популяции зубров, занимающей долины Большого и Малого Сахрая и Куны. Зубры совершенствовали свою пространственную организацию таким образом, чтобы избежать негативного влияния многоснежья.

Несмотря на периодически повторяющиеся суровые зимы, средний ежегодный прирост популяции зубров в период 1960–1986 гг. составлял 7,4%. К концу периода численность популяции зубров составляла около 1400 особей, рост численности зубров в заповеднике практически прекратился, а за его пределами оставался таким же высоким до новой многоснежной зимы 1986–1987 гг.

В эти же годы началось разрушение политической, социальной и экономической системы страны, приведшее к глубочайшему кризису во всех сферах жизни. Одним из следствий этого кризиса стало браконьерство, получившее разную социальную окраску: вместе с безработными жителями окрестных с заповедником деревень убивать

зубров, как, впрочем, и других диких животных, стали коррумпированные чиновники, военные и сотрудники силовых структур. Процесс истребления зубров, начавшись за пределами заповедника в конце 1980-х гг., в начале 1990-х гг. распространился и в самом заповеднике.

Численность зубров к 2000 г. снизилась до 150 особей, которые сохранились в центральных, наиболее труднодоступных районах заповедника. Популяция зубров была поставлена на грань вымирания. При столь низкой численности на популяцию значительно возросло влияние факторов средовой, катастрофической, генетической и, особенно, демографической неопределенности (Шаффер, 1983). Снижение численности зубров происходило не только за счет прямого истребления, но в основном (особенно в конце 1990-х – начале 2000-х гг.) за счет снижения рождаемости из-за разрушения оптимального соотношения полов. К тому же зубры приносят потомство не каждый год, а через год, и вероятность вымирания этого вида, рассчитанная по годовой плодовитости, значительно выше, чем для таких медленно размножающихся видов, как белый медведь, тигр или леопард (Полищук, 2003).

Однако зубры не вымерли. Постепенное восстановление системы охраны заповедника, оптимизация структуры полов, изменения в общей и особенно зимней пространственной организации популяции зубра привели сначала к стабилизации, а затем к росту численности вида. К 2006 г. численность зубров в заповеднике достигла 260 особей, и на протяжении последующих лет сохраняется тенденция увеличения числа зубров на уровне 10–11% в год. К 2013 г. численность популяции достигла 650–680 особей.

Примечательно равномерное распределение зубров в пределах ареала: все локальные группировки зубров имеют примерно одинаковую численность (110–130 особей). Не наблюдается высокой концентрации зубров на зимовках: каждая локальная группировка имеет свой зимовочный участок. Наиболее динамично развивается группировка зубров на Аспидном хребте. В 2013 г. здесь было учтено 165 особей, ее прирост составляет 18–20%.

Однако все эти изменения происходят лишь в границах заповедника – территории с особым режимом охраны. За пределами заповедника постоянных устойчивых скоплений зубров пока нет. При этом в самом заповеднике численность приближается к уровню, после которого в середине 1980-х гг. рост численности зубров прекратился, и прирост популяции обеспечивал рост численности за пределами заповедника. Предельной для территории заповедника в 1980-х гг. была численность зубров около 850 особей. При сохранении существующей тенденции роста популяция зубра может достигнуть такой численности через 2–3 года, после чего можно ожидать скачкообразного расширения пастбищных пространств зубров за пределами заповедника.

И еще несколько слов о численности зубров. И. Башкиров в своей работе «Кавказский зубр» (1939) приводит доступные ему сведения о численности аборигенных зубров, согласно которым в 1880–1890-х гг. (в период относительного антропогенного покоя) в междуречье Белой и Большой Лабы (территория нынешнего заповедника) обитало от 700 (Шильдер, 1895) до 800–1000 зубров (Westberg, 1995, 1899), т.е. численность горных зубров и их предшественников в оптимальных условиях обитания оказывается очень похожей.

4. Половая и возрастная структура

Соотношение полов – еще один важнейший показатель популяции млекопитающих. На ранних этапах восстановления зубров в заповеднике самки значительно преобладали над самцами, их доля достигала 65,7% (Калугин, 1968). Такая ситуация характерна в целом для полувольных группировок зубров (Заблоцкий, 1957; Буневич, Кочко, 1988;

Krasinski et al., 1994; Углынец, 1999; Мизин, 2006; Буневич, 2007). В дальнейшем на протяжении периода роста численности популяции (1960–1989 гг.) доля взрослых самок варьировала от 46 до 58,8% (Зубр на Кавказе, 2003), однако в среднем превышала долю самцов: соотношение полов было 1:1,2 как в первые годы натурализации горных зубров (Калугин, 1968), так и в период наиболее высокой численности популяции в начале 1980-х гг. (Немцев, 1987). Имели место лишь 2 периода, когда взрослых самок было меньше, чем самцов: в середине 1960-х и в середине 1980-х гг. Хотя причины такой динамики полового состава не выяснены (Зубр на Кавказе, 2003), можно предположить, что в обоих случаях снижение количества самок связано с ограничением роста численности в результате достижения популяцией емкости среды. В середине 1960-х гг. этот процесс наблюдался в местах первоначального разведения – Умпырской и Кишинской долинах. В дальнейшем произошло скачкообразное расширение ареала (Калугин, 1968), связанное с расселением зубров в заповеднике и за его пределами. Снижение плотности ниже емкости среды спровоцировало рост численности популяции, одним из механизмов которого, по-видимому, является увеличение доли самок. В середине 1980-х гг. численность популяции также достигла емкости среды, и, таким образом, в популяции вновь снизилась доля самок с целью ограничения роста численности, который в этот период не превышал 2% в год (Зубр на Кавказе, 2003). Соотношение самцов и самок 1:1,12 рассматривалось как «равновесное» для неэксплуатируемой популяции зубров.

По мнению Г. Коли (1979), количество самок в популяциях крупных млекопитающих не может быть ниже некой критической величины (по автору: 100 самок на 150 самцов, или 1:1,5), по достижении которой невозможен рост численности и популяция обречена на вымирание. По данным А.С. Немцева (1999), в конце 1990-х гг. (в период сокращения численности в результате массового браконьерства) соотношение взрослых самок и самцов в долине Киши составляло 1:1,3 и, таким образом, было близко к критическому. Автор приводит сведения, что в 78% жертвами охоты были именно самки, откочевавшие на зиму в среднегорные леса. Действительно, Кишинская пространственная группировка зубров так и не смогла восстановить свою численность и впоследствии перестала существовать.

В начале 2000-х гг. доля самок в популяции зубров стала постепенно расти, и к 2003 г. соотношение самцов и самок составило 1:1,17, а к концу 2000-х гг. – 1:1,2. Рост численности популяции зубров, наблюдаемый в последние годы, сопровождается оптимизацией половой и возрастной структуры в каждой локальной группировке (табл. 2).

Таблица 2

Возрастная и половая структура некоторых группировок зубров (2010 г.)

Участок обитания	♀♀ Ос./%	♂♂ Ос./%	♂:♀	Сеголетки Ос./%	Зубрята 1,5 лет. Ос./%	Всего зубров
Трю	35/45	30/38	1:1,2	7/9	6/8	78
Луган	30/44	24/35	1:1,3	8/12	6/9	68
Аспидный	30/39	28/36	1:1,1	11/14	8/11	76
Итого	95/42	82/36	1:1,2	26/12	22/10	222

В среднем по трем группировкам соотношение самцов к самкам составляет 1:1,2, среди наблюдаемых животных: 12% – сеголетки и 10% – полуторогодовалые зубрята. Эти показатели говорят о высокой выживаемости (98%) новорожденных зубрят. Следует отметить, что этот показатель в 2004 г. составлял 84% и уже рассматривался как доста-

точно высокий, свидетельствующий о благоприятном сочетании как средовых факторов, так и демографических показателей популяции.

Таким образом, популяция горных зубров, успешно преодолев кризис 1990-х гг., к 2013 г. вновь приобрела высокую устойчивость к воздействию совокупности факторов среды. Механизм обретения этой устойчивости заключался в изменении пространственной структуры популяции. Вслед за значительным снижением численности и сокращением ареала в относительно короткий срок произошла пространственная адаптация зубров к орографическим, климатическим и фитоценотическим особенностям центральных районов заповедника: животные освоили новые зимние и межсезонные пастбища, естественные солонцы, а также сформировали соответствующую сеть троп и других элементов биологического сигнального поля. Дальнейший рост численности популяции сопровождается расширением пастбищных пространств в пределах заповедника и формированием новых локальных группировок. Почти равное количество зубрят этого и прошлого года говорит об идеальных условиях современного существования популяции. Соотношение полов наблюдаемых животных дает основание к прогнозу дальнейшего увеличения численности популяции горных зубров.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Н., Голгофская К. Ю. Кормовые угодья зубров Кавказского заповедника // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 8. Майкоп, 1965. С. 129–154.
- Александров В. Н. К изучению естественного питания зубров в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского госуд. заповед. Вып. 4. Майкоп, 1958. С. 37–56; Экология Кавказского оленя // Там же. Вып. 10. М., 1968. С. 95–200.
- Башкиров И. С. Кавказский зубр // Кавказский зубр. М.: Гл. упр. по заповедникам, зоопаркам и зоосадам. 1939. С. 3–72.
- Буневич А. Н. Динамика и структурно-функциональные особенности популяции зубра (*Bison b. bonasus* L.) Беловежской Пуши // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск: Институт зоологии НАН Беларуси, 2007. 26 с.
- Буневич А. Н., Кочко Ф. П. Динамика численности и структура популяции зубров Беловежской Пуши // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 96–114.
- Верещагин Н. К., Наниев В. И. Прежнее и современное распространение копытных в Северной Осетии // Зоол. журн. 1949. Т. XXVIII. Вып. 3. С. 277–280.
- Григорьев С. П. Географическое обследование Кавказского заповедника // Архив Кавказского госуд. заповед. Майкоп, 1928. Инв. № 85.
- Данилкин А. А. Полорогие (Bovidae). М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. 550 с.
- Динник Н. Я. Горы и ущелья Кубанской области. Тифлис: Типография канцелярии Главногоначальствующего на Кавказе, 1885. 57 с.; Кубанская область в верховьях рек Уруштена и Белой. Тифлис: Типография М. Шарадзе и К°, 1898. 81 с.; Верховья Большого Зеленчука и хребет Абишира-Ахуба. Тифлис: Типография К.П. Козловского, 1899. 39 с.; Истребление дичи в горах Кубанской области // Природа и охота. Октябрь и ноябрь. 1909. С. 69–78; Звери Кавказа. Часть 1. Китообразные и копытные // Записки Кавк. Отд. Русск. Геогр. Общ. Книга 27. М., 1910. С. 1–246.
- Дыренков С. А., Голгофская К. Ю., Немцев А. С. Зубры Кавказского заповедника и их влияние на растительность. Биогенные сукцессии // Вopr. биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 96–151.
- Ескина Т. Г. О средообразующей роли горного зубра // Проблемы экологии горных территорий. Сб. науч. трудов ИЭГТ КБНЦ РАН. Нальчик, 2003. С. 54–55.
- Заблоцкий М. А. Некоторые биологические особенности зубра и их изменения в условиях загонного содержания // Тр. Приокско-Террасного заповедника. Т. 1. М., 1957. С. 5–65.
- Зубр на Кавказе / ред. Раутиан Г.С. М. – Майкоп: Качество, 2003. 292 с.

Калиновский А. Очерк кавказской фауны и кавказских охот // Охоты Кавказа. Тифлис, 1900. С. 1–40.

Калугин С. Г. Зубры в естественных условиях Кавказского заповедника // Труды Кавказского госуд. заповед. Вып. 4. Майкоп, 1958. С. 4–36.; Восстановление зубра на Северо-Западном Кавказе // Там же. Вып. 10. М.: Лесн. промышленность. 1968. С. 3–94.

Калугин С. Г., Немцев А. С. Зубры Северо-Западного Кавказа // Охрана природы Адыгеи. Майкоп, 1976. С. 67–72.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М., 1979. 360 с.

Крайнова Л. В. Восстановление зубра на Кавказе // 20 лет Кавказского государственного заповедника. М., 1947 с. 61–76. Питание зубров Кавказского государственного заповедника // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 56. Вып. 6. 1951. С. 3–17.

Мизин И. А. Особенности реакклиматизации европейского зубра (*Bison bonasus bonasus* L., 1758) в равнинных ландшафтах запада европейской России // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж: Воронежская гос. лесотех. академия, 2006. 23 с.

Наумов Н. П., Гольцман М. Е., Крученкова Е. П., Овсяников Н. Г. и др. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Вопр. териол. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука, 1981. С. 31–75.

Немцев А. С. Динамика популяции зубров Северо-Западного Кавказа // Экологические исследования в Кавказском заповеднике. Ростов н/Д.: Изд-во РГУ, 1985. С. 49–63.; Особенности биологии, охрана и пути использования популяции горных зубров Северо-Западного Кавказа. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИ Охраны природы, 1988. 20 с.; Демографический мониторинг популяции зубров Кавказского заповедника // Известия Центра системных исслед. Майкоп. госуд. технологич. ин-та. Майкоп, 1999. С. 77–82.

Никольский А. А. Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 4. С. 443–449.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Раутиан Г. С., Калабушкин Б. А., Немцев А. С. Новый подвид зубра *Bison bonasus montanus* ssp. nov. (Bovidae, Artiodactyla) // Докл. РАН. Т. 375. № 4. 2000. С. 563–567.

Розмахов И. Г. План организации заповедного хозяйства Кавказского государственного заповедника // Архив Кавказского государственного заповедника. Майкоп, 1940. Инв. № 102.

Сипко Т. П. Современный генетический статус зубра на Западном Кавказе // Труды Кавказского природного биосферного заповедника. Выпуск 20. Майкоп: «Графика», 2013. С. 204–217.

Слащевский П. И. Краткая история последних дней кавказского зубра // Архив Кавказского государственного заповедника. Майкоп, 1930. Инв. № 85.

Смирнова О. В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15–27.

Торнау Ф. Ф. Воспоминания кавказского офицера // Кавказский литературно-исторический Олимп. Раздел «История». Вып. 7. Нальчик, 1999. 507 с.

Трепет С. А. Распределение копытных в лесном поясе Кавказского заповедника в зимний период 1998–1999 гг. // Материалы Межд. науч.-практ. конф. «Биосфера и человек». Майкоп, 1999. С. 152–156; Современный ареал популяции горных зубров Западного Кавказа // Изв. вузов Сев.-Кавк. региона. Естеств. науки. № 4. 2004. С. 74–79; Миграции и кочевки современных зубров (*Bison bonasus montanus*) Северо-Западного Кавказа // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 6. С. 737–745.

Углянец А. В. Структурно-функциональные особенности озеранской микропопуляции европейского зубра // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси. Минск, 1999. С. 100–103.

Филатов Д. П. О Кавказском зубре // Записки Императ. Академии наук по физ.-мат. отделению. Т. 30. № 8. СПб., 1912. 40 с.

Формозов А. Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд-во МГУ, 1990. 287 с.

Фортунатов Б. К. Заметки о фауне Кавказского государственного заповедника // Природа и социалистич. хоз-во. 1932. Т. V. С. 172–184.

Хутыз К. К. Охота у адыгов: Историко-этнографический аспект. Книга 1. Армавир, 1999. 221 с.

Шапошников Х. Г. Кавказский Государственный Заповедник // Охрана природы, 1928. № 2. С. 19–22.

Шильдер В. А. Кубанская охота Его Императорского Высочества Великого Князя Сергея Михайловича за 1894 г. Серны и туры // Природа и охота. 1895. Июль. С. 1–38.

Штильмарк Ф. Р. Историография Российских заповедников (1895–1995). М.: ТОО «Логата», 1996. 313 с.

Щербина Ф. А. История края // История Кубанского Казачьего Войска. Т. 1. Екатеринодар, 1910. 700 с.

Krasinski Z. A., Bunevich A. N., Krasinska M. Charakterystyka populacji zubra nizinnego w polskiej i bialoruskiej czesci Puszczy Bialowieskiej // Ibid. 1994. Vol. 13. № 4. P. 25–67.

Olech W. Analysis of inbreeding in European bison (Bison Bonasus L.) Acta Theriologica 32. 1987. S. 373–387.