

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Программа фундаментальных исследований Президиума РАН
«Научные основы сохранения биоразнообразия России»
Палеонтологический институт
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

КАВКАЗСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ПРИРОДНЫЙ БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК

А.С. Немцев, Г.С. Раутиан, А.Ю. Пузаченко,
Т.П. Сипко, Б.А. Калабушкин, И.В. Мироненко

ЗУБР НА КАВКАЗЕ

Москва—Майкоп
2003

УДК 59
ББК 28.693.36
З-91

Печатается по решению Палеонтологического института РАН и ученого совета Кавказского государственного природного биосферного заповедника.

А.С. Немцев, Г.С. Раутиан, А.Ю. Пузаченко, Т.П. Сипко, Б.А. Калабушкин, И.В. Мироненко.
З 91 Зубр на Кавказе. — Москва—Майкоп: «Качество», 2003. — 292 с., илл.

Монография посвящена зубрам (Bison bonasus L.), обитавшим и обитающим в настоящее время на Кавказе. Обобщены данные по истории развития, морфологии, генетике, экологии и охране зубров Кавказа. Проведены сравнения с современными и исчезнувшими популяциями зубров других регионов, рассмотрены факторы, влияющие на состояние и тенденции развития зубров. Палеонтологические данные показывают большое разнообразие представителей подтрибы быков на Кавказе и свидетельствуют о приспособленности адаптивного типа быка к ландшафтам этого региона. Впервые подробно рассмотрена история формирования современных популяций зубров, населяющих Кавказ. Впервые дана подробная морфометрическая характеристика кавказских и горных зубров в сравнении с беловежскими и с американскими бизонами. Рассмотрены все имеющиеся популяционно-генетические данные о зубрах (включая горных), оценены уровни генетического полиморфизма и дифференциации зубров в сравнении с другими млекопитающими. Рассмотрены обширные новые материалы по экологии современных горных зубров (динамика численности и ее факторы, распространение, динамика половозрастной структуры, рождаемость и смертность, питание, миграции, поведение и т.д.). Обсуждаются вопросы современного состояния и охраны зубров Кавказа.

Книга предназначена для специалистов по биологии и охране копытных, а также для широкого круга читателей, интересующихся различными аспектами биологии зубров и методами комплексных исследований биологических видов.

292 стр., 613 библиогр. наименов., 82 табл., 52 рис., 64 фото.

Под общей редакцией Г.С. Раутиан

A.S. Nemtsev, G.S. Rautian, A.Yu. Puzachenko, T.P. Sipko, B.A. Kalabushkin, I.V. Mironenko.
Wisent in Caucasia. — Moscow—Maikop, 2003. — 292 p.

The study is devoted to wisents (Bison bonasus L.) that inhabited and currently inhabit Caucasia. The data on historical development, morphology, genetics, ecology and preservation of wisents in the Caucasus are generalised. Comparisons with living and extinct wisent populations from other regions are performed. The factors influencing the state and developmental trends observed in wisents are considered. Paleontological data show a great diversity of members of the subtribe Bovina in the Caucasus and indicate that this adaptive type fits naturally into the landscapes of this region. The formation of modern wisent populations currently inhabiting the Caucasus is considered in detail for the first time in wisent. A detailed morphometric description of Bison bonasus caucasicus Satunin, 1904 and B. b. montanus Rautian et al. 2000 and their comparisons with Lowland wisents and American bison are given. All available population genetic data on wisents are considered, the level of genetic polymorphism and differentiation are estimated and compared with those on other mammals. Extensive new materials on the ecology of living wisents from the Caucasus (dynamics of the population size and its factors, spatial distribution, dynamics of sex and age structure, birth and death rates, feeding, migrations, behaviour, etc.) are considered. The present state and preservation of wisents in the Caucasus are discussed.

The book is intended for experts in biology and preservation of ungulates and for a wide range of readers interested in various aspects of wisent biology and the methods for complex studies of biological species.

292 pages, 613 references, 82 tables, 52 figures, 64 photos.

Editor-in-chief G.S. Rautian

ISBN 5-901701-40-2

© Коллектив авторов, 2003
© Российская академия наук
© Кавказский государственный
природный биосферный заповедник
© «КАЧЕСТВО», 2003

Предисловие

В конце XIX века цивилизованному миру стало известно о существовании кавказских зубров. Их редкость и полная неизученность привлекли внимание многих известных натуралистов России и Европы, которыми в начале XX столетия был поставлен вопрос о необходимости охраны *Bison bonasus caucasicus*. Тем не менее, по словам А.А. Насимовича, «его истребление подвигалось вперед значительно быстрее, чем изучение», и в 1927 году подвид исчез с лица земли.

Литература по кавказскому зубру крайне малочисленна и, по большей части, содержит впечатления первых естествоиспытателей Кавказа или же написана спустя десятилетия после гибели последнего представителя горного подвида. И поэтому сведения и описания различных морфологических и поведенческих признаков этого зверя полны серьезных расхождений и противоречий. Нет общего мнения среди исследователей также и по поводу динамики численности кавказского подвида в минувшем столетии, мало что известно о его реакциях на воздействия внешней среды, и можно только догадываться о приспособлениях, определявших его отношение к данному воздействию. Теперь уже невозможно определить структуру, показатели плодовитости и смертности аборигенов Кавказа, выяснить все причины, приведшие некогда многочисленную популяцию к поголовной гибели.

Впрочем, основные причины все же известны. В 80-х годах XIX века впервые после окончания Кавказской войны в 1864 г. началось усиленное заселение Закубанского края новыми поселенцами. Возник спрос на мясо и шкуры животных, пихтовую дрань и другие лесоматериалы, еловую живицу. Все это незамедлительно сказалось на численности диких животных. «Огромное количество дичи, в том числе и зубров, гибнет от рук охотников, живущих в горах и предгорьях. В нижнем поясе гор они производят такое же страшное варварское истребление дичи, как пастухи на альпийских лугах и высоких скалах, причем истребляют зверей круглый или почти круглый год», — писал в начале XX века известный путешественник, натуралист, любитель и ценитель природы Кавказа Николай Яковлевич Динник. Примечательно еще одно его замечание: «Охотничьи законы для большей части этой братии не писаны, и они бьют без всякого сожаления коз и ланей даже тогда, когда они готовы отелиться или ходят с молодыми». В это же время началась промышленная заготовка леса, а высокогорные пастбища стали заполняться новыми стадами домашних животных. Именно в этот период сюда был занесен ящур, после эпизоотии которого, по словам Н.Я. Динника, «даже через десятки лет прежнего количества дичи охотникам уже не пришлось наблюдать».

Единственным прибежищем зубров на Кавказе стала территория Великокняжеской Кубанской охоты. Она была организована в 1888 году Великими Князьями Петром Николаевичем и Георгием Михайловичем Романовыми, получившими право на охоту на площади около 480 тыс. десятин в лесных дачах Министерства Государственного Имущества и Кубанского областного военного управления.

Границы арендованного участка проходили: на юге — по Главному Кавказскому хребту, составляющему границу между Кубанской областью и Черноморским округом; на востоке — по реке Большая Лаба; на западе — по реке Белая; а на севере — вдоль Передового хребта, по линии селений Хамышки — Новопрехладное (Сахрай) — Псебай. Место было избрано знатоком Кавказа, бывшим управляющим кавказскими охотами Францем Иосифовичем Кратким. В 1887 году он исследовал Большой Кавказский хребет от верховьев реки Большая Лаба до реки Белой и обнаружил здесь в большом обилии благородных оленей, высокогорных копытных, а также следы пребывания зубров. Результатом этого путешествия было заключение с Кубанской Радой в феврале 1888 года контракта на исключи-

тельное право охоты Императорскими Высочествами на северном склоне Большого хребта.

В 1892 году право на пользование этими землями было приобретено Великим Князем Сергием Михайловичем. Впечатления, испытанные Князем от Кубанской охоты, обеспечили ее дальнейшее процветание. В первой охоте, состоявшейся в 1894 году, Великий Князь пригласил принять участие Ф.И. Краткого, графа А.А. Павлова и В. Шильдера. Последний составил подробное описание Княжеских охот, которое позволяет увидеть все глазами одного из участников охоты. Его статьи изданы в ежемесячном журнале «Природа и охота» за май, июль и август 1895 года. Воспоминания В. Шильдера отличаются не только непревзойденными по красоте описаниями богатейшей природы горных ландшафтов, очерками отдельных видов диких обитателей этого края, но и множеством ценных исторических, археологических сведений и, наконец, полны духом эпохи, впитавшей в себя большие и малые свершения и трагедии новой истории Кавказа.

Организация Великокняжеской Кубанской охоты в 1888 году сыграла большую роль в сохранении жизнеспособных популяций копытных и хищных животных на Западном Кавказе, в том числе и аборигенного кавказского зубра. Однако в 1909 году срок аренды Великим Князем Сергием Михайловичем территории Великокняжеской Кубанской охоты закончился. С прекращением охраны началось жестокое истребление зверей, в том числе и зубра. В начале 20-х годов их количество вряд ли превышало 50 голов, а к концу десятилетия они были уничтожены и вовсе.

Собственно, ради спасения зубра в 1909 году Христофором Георгиевичем Шапошниковым были предприняты меры по созданию Кавказского заповедника, о чем он сам писал в работе «Кавказский государственный заповедник», изданной в журнале «Охрана природы» (№№ 1,2,6 за 1928 г.). Фактически заповедник существовал с декабря 1920 года. Именно тогда было опубликовано постановление Кубано-Черноморского Ревкома «О Кубанском Высокогорном заповеднике». Началом же существования заповедника считается 12 мая 1924 года. В этот день был принят декрет, подтверждающий существование заповедника, названного теперь Кавказским зубровым.

Страстный натуралист, ученый и коллекционер, Х.Г. Шапошников вынес всю тяжесть организационных неурядиц в подготовительный период и в первые годы существования заповедника. Судьба этого человека, являющегося его основателем и первым директором, трагична, как и судьба зубра, за спасение которого он боролся. Христофор Георгиевич Шапошников был арестован в 1937 г., а 25 февраля 1938 г. расстрелян. Погибла богатейшая коллекция насекомых, созданная им, все бумаги, библиотека.

Кавказский заповедник пережил трудные годы становления, войну, разгром заповедной системы СССР в 1951 г. В 1979 г. он получил статус биосферного, а в 1999 г. территория заповедника вместе с рядом других особо охраняемых природных территорий включена в список Всемирного природного наследия ЮНЕСКО.

Работы по восстановлению зубра на Кавказе начались в конце 30-х годов, когда в Кавказский заповедник из Аскании-Нова завезли 5 зубробизонов. С 1949 года самок формируемой горной линии скрещивали с чистокровными самцами кавказско-беловежской линии разведения, которых привозили из Польши и зубропитомников России, тогда как местные самцы были отстранены от размножения. С 1960 года племенная работа была завершена, зубров выпустили на территорию заповедника, и на следующем этапе своего развития они естественным путем освоили 140 тыс. га лесных угодий в Кавказском заповеднике и за его пределами.

Таким образом, результатом колоссальных усилий и материальных затрат стало создание в верховьях рек Белой и Малой Лабы репродуктивно независимой популяции горных зубров, по всем показателям наиболее близких к аборигенным *Bison bonasus caucasicus*. В настоящее время ареал горных зубров включает в себя часть Кавказского государственного природного биосферного заповедника (ядро) и сопредельные угодья на северном макросклоне Главного Кавказского хребта, расположенные на территории Республики Адыгея, Краснодарского края и, незначительно, Карачаево-Черкесской Республики.

Разведением зубров на Кавказе занимались не только в Кавказском заповеднике, но и в других регионах — в Тебердинском заповеднике, Цейском и Ассинском заказниках, Сунженском охотхозяйстве. Однако ни в одном из них не было достигнуто такого успеха, как в Кавказском заповеднике. Опыт создания вольных зубровых стад в этих районах показал, что для их поддержания необходимы не только охраняемые мероприятия, но и искусственная подкормка и ограничение распространения животных лишь на охраняемых природных территориях, выход за пределы которых приводит к их гибели. Автономное существование появившихся зубровых группировок стало невозможным в результате совокупного действия различных факторов природной и социальной среды, обострившихся в конце 90-х годов XX века.

История восстановления горных зубров в Кавказском заповеднике связана с именем Сергея Гавриловича Калугина. Именно на его плечи легла основная рабо-

та по селекции, разведению и расселению зубрового стада. Это была его основная научная тема. За время работы в заповеднике им опубликовано свыше 20 научных статей. В 1969 г. по теме исследований была защищена кандидатская диссертация «Зубры Северо-Западного Кавказа». «Большую часть времени он проводил на территории заповедника. Потомок терских казаков, в неизменной черной бурке, верхом на коне — высоком сером Руслане — он стал частью горных ландшафтов, словно пастух, обозревая стада могучих зубров», — такое описание С.Г. Калугина можно найти в Книге памяти Кавказского заповедника.

Благодаря многолетним исследованиям С.Г. Калугина, процесс утверждения этих животных в горно-лесных биотопах прослежен до середины 70-х годов. Имеется обширный материал, посвященный размножению, смертности, питанию, расселению и некоторым аспектам поведения зубров на различных стадиях загонного и в начале их вольного содержания. Вместе с В.Н. Александровым и К.Ю. Голгофской в период 1956–1961 гг. им проведено обследование ареала зубров в заповеднике и вблизи его границ. Эта работа позволила выявить состав, запасы и доступность зимних кормов для зубров в границах их потенциального пастбищного пространства, определить возможности роста популяции без ущерба для зимних стадий. В дальнейшем, данное направление исследований было развито учеником С.Г. Калугина, одним из плеяды выдающихся зоологов Кавказского заповедника Александром Степановичем Немцевым. С ним связано изучение структурного, топологического, поведенческого и морфо-физиологического аспектов популяционной организации горных зубров, начиная с 1973 г.

А.С. Немцев трагически погиб в авиакатастрофе 16 августа 2001 г. Весь научный путь этого ученого связан с зубрами. Он — автор более 70 работ, посвященных биологическим особенностям, охране и использованию восстановленных животных. А.С. Немцев привлек к изучению горных зубров специалистов из институтов Академии Наук и МГУ. Результатом этого сотрудничества явилось выделение горных зубров в самостоятельный подвид *Bison bonasus montanus* и создание настоящей монографии, обобщающей результаты исследований различных аспектов биологии зубров Кавказа.

А.С. Немцев обладал незаурядными профессиональными и редкими человеческими качествами. В горах и в лесу он чувствовал себя как дома, проводя на полевых работах до ста дней в году. Ему была прекрасно известна не только территория заповедника, но и обширные местообитания зубров за его пределами. Он имел приятельские отношения с огромным количеством людей, имевших хотя бы какое-то отношение к животным и к лесу: от ученых и охотоведов до простых охотников. Александр Степанович обладал оригинальным художественным вкусом. Он хорошо рисовал и проявлял настоящий талант в оформительской работе и в фотографии. Личное обаяние Александра Степановича, человека жизнерадостного, умного, обладающего тонким юмором и большой душой, было самым ярким из его качеств. Эти особенности его натуры приводили к нему массу самых различных людей, которые шли за консультацией, советом и дружеской поддержкой. Многие из них навсегда остались его друзьями. Александр Степанович не боялся опасностей и был достаточно удачливым, «везучим» человеком. Поэтому его трагическая смерть стала тяжелым ударом для всех, кто его знал. А.С. Немцев, несомненно, был и остается одной из наиболее ярких личностей, посвятивших свою жизнь Кавказскому заповеднику.

Данные исследований популяции горных зубров в конце XX века показали изменение ее сложной метапопуляционной структуры. Ухудшение социально-экономической обстановки в стране в начале 90-х годов повлекло за собой резкое усиление антропогенного давления на охраняемые природные территории. Это обстоятельство в совокупности с другими факторами привело к резкому сокращению количества зубров, разрушению ряда группировок за пределами Кавказского заповедника и трансформации пространственной и демографической структуры популяции. Тем не менее, горные зубры продолжают оставаться уникальной популяцией, «вписанной в естественные сообщества Кавказа, способной устойчиво существовать в течение длительного времени, осуществлять саморегуляцию и саморазвитие под воздействием естественных эволюционных факторов». Так определяет популяцию горных зубров Западного Кавказа «Стратегия сохранения зубра в России».

Местообитания горного зубра сегодня являются частью Всемирного природного наследия в составе номинации «Западный Кавказ», по своим размерам не имеющей себе равных на Кавказе и среди горных регионов Европы и Западной Азии. Охрану и восстановление численности свободно живущего здесь зубра можно представить как одну из важнейших задач номинации. Монография «Зубр на Кавказе» позволяет утвердить природоохранный статус подвида *Bison bonasus montanus* на федеральном и международном уровне и, соответственно, обеспечить его сохранение в естественной среде обитания.

Введение

Зубр (*Bison bonasus*) — самое крупное современное млекопитающее Европы — относится к сравнительно молодой ветви бычьих (Bovinae). Для нее характерны высокие темпы эволюции и большое разнообразие как современных, так и вымерших форм. В наземных сообществах конца плиоцена, плейстоцена и раннего голоцена они занимали одно из главных мест среди крупных растительноядных млекопитающих Голарктики. Наравне с хоботными, носорогами, лошадьми и другими стадными млекопитающими они выполняли важную роль в поддержании устойчивого геохимического круговорота обширных (особенно в холодные фазы климатической истории) травяных биомов, эффективно разбивая дерновину и утилизируя большие массы растительной биопродукции, препятствуя тем самым прогрессивному залесению территорий. Особенно велика роль бычьих в травяных биомах Голарктики. Исчезновение крупных копытных, прежде всего бычьих, по-видимому, явилось важным фактором повсеместного наступления леса на степь в голоцене в умеренных широтах Северного полушария и образования сплошной зоны бореальных лесов там, где обратный процесс не был обусловлен хозяйственной деятельностью человека. Иными словами, поддерживая баланс лесных и открытых пространств на всем протяжении от Африки до северных пределов Голарктики и обеспечивая воспроизводство и зональное распределение степей и саванн, интерзональное распределение луговых ассоциаций, они оказались фактически важнейшими эдификаторами всех типов пастбищных сообществ. Таким образом, крупные млекопитающие мамонтовой фауны, и род *Bison* в частности, сыграли важную роль в формировании ландшафтов плейстоцена Северного полушария.

Эффективное потребление огромной биомассы травянистых, веточных и лиственных кормов, обладающих высокой продуктивностью, обеспечило зубрам относительную независимость от источников питания, а крупные размеры и стадный образ жизни позволили уйти от пресса хищников и способствовали высокому уровню толерантности по отношению к прочим вредоносным факторам внешней среды. Однако низкое положение в трофической пирамиде и собственная большая биомасса сделали их привлекательным объектом охоты для человека. Последнее связано с хорошо известными преимуществами охоты на сравнительно немногие крупные жертвы по сравнению со сбором той же массы корма, представленной мелкими и дисперсно распределенными объектами (Слоним, 1962, 1971).

В результате, в начале XX века зубр был полностью истреблен в природных условиях. Только в некоторых парках и зоологических садах немногих стран Европы сохранилось всего 48 экземпляров (Заблоцкий, 1959), с которыми предстояло начать работу по восстановлению вида, без которого, насколько можно судить, невозможна полноценная реконструкция, по крайней мере, европейских степей и неморальных лесов. Первоначально зубров разводили в питомниках, а в дальнейшем рассе-

ляли в природе, создавая вольные и полувольные стада. Пристальное внимание человека к этому виду позволило изучить многие аспекты его биологии, изложенные в многочисленных публикациях и частично обобщенные в конце 1970-х годов в коллективной монографии «Зубр» (1979). Однако большая часть работ основана на материалах о животных, родившихся и выросших в зоопарках и зубропитомниках, где существенно изменяются морфологические и экстерьерные особенности, не говоря уже о поведении и экологических характеристиках. Публикации о зубрах, хотя и контролируемых, но вольно живущих популяций обычно ограничиваются данными о численности, половозрастной структуре, иногда по питанию и воздействию на занимаемые угодья в отдельных, как правило, немногочисленных стадах. Исследования чаще всего касаются отдельных аспектов биологии зубров и не позволяют получить целостного представления об их состоянии, статусе и тенденциях развития. Сказанное в наименьшей степени касается зубров Беловежской пушчи, разные стороны жизни которых изучаются на протяжении многих десятилетий в первую очередь усилиями польских и советских, а ныне — белорусских ученых. Но далеко не столь благополучно обстоит дело с изучением животных, обитающих на территории России и, в особенности, на Кавказе, где была создана первая вольная популяция (1940—1960 гг.). Заполнить этот пробел и обобщить данные о разных сторонах биологии зубров Кавказа призвана настоящая работа.

Литературных материалов о кавказском зубре, написанных исследователями их жизни в природе, очень мало. Известно около 200 статей и сообщений, в той или иной степени касающихся истребленного в 1927 г. зверя. Наиболее ценные из них принадлежат перу А.Ф. Виноградова (1870, 1871), Н.Я. Динника (1884, 1890, 1897, 1902, 1909, 1910), К.А. Сатунина (1898, 1914), Н.В. Туркина и К.А. Сатунина (1904), Н.М. Кулагина (1918, 1919), Е.Ф. Пфизенмейера (Pfizenmauer, 1929) и, особенно, Д.П. Филатова (1910, 1912). Отдельные разрозненные факты, помещенные в публикациях о кавказском зубре, обобщены И.С. Башкировым (1939). Представленный материал в большинстве случаев основывается на опросных сведениях. В работах практически отсутствуют данные по морфологии кавказских зубров, крайне фрагментарны сведения об основных аспектах их экологии и, особенно, поведения. Существуют даже расхождения в описаниях разными авторами внешнего вида животных. Во многих случаях оценки различий между кавказскими и беловежскими зубрами, по-видимому, основаны на субъективных впечатлениях исследователей. Следствием этого является отнесение кавказского подвида одними специалистами к типичным жителям гор (Pfizenmauer, 1929; Гептнер и др., 1961), тогда как другие уверены в его слабой адаптации к обитанию в условиях крутосклонного рельефа (Заблоцкий, 1965; Соколов, 1971). Вместе с тем, неполнота сведений о зубрах кавказского подвида, по крайней мере, в некотором отношении может быть восполнена сведениями о беловежском подвиде, изученном значительно полнее, чем горные животные. Подробные для своего времени материалы о численности и образе жизни беловежцев были получены уже для середины XIX века (Далматов, 1849; Усов, 1865; Крестовский, 1876; Карцов, 1903; и др.). Однако имеющиеся сведения, как и в случае кавказского зубра, не дают всестороннего освещения биологии зубров. Так, например, осталось совершенно не изучено поведение диких зубров (Баскин, 1976). Причина такого положения, как справедливо отметил З. Пуцек (1969), более чем ясна: в то время когда биология других копытных изучалась современными методами, зубр давно уже не жил в свободном состоянии.

Редкий и малоисследованный в прошлом зверь стал объектом внимания многих специалистов только когда начался этап его восстановления. Итоги этого мероприятия, проводившегося с большим размахом в различных регионах Российской Федерации, а также на Украине, в Бело-

русии и Азербайджане, еще не подведены. Можно, однако, утверждать, что его конечный результат пока не достигнут. Вид, как совокупность репродуктивно независимых популяций, населяющих исторический ареал зубра, до сих пор не воссоздан. Более того, численность с таким трудом восстановленных животных за последние 10 лет упала до опасного предела. В то же время, нельзя отрицать очевидных успехов, обязанных правильному выбору места разведения и исходного поголовья, а также соответствующей постановке дела. Это относится к многолетней работе по созданию природной популяции горных зубров на базе Кавказского государственного природного биосферного заповедника.

В основу предлагаемой книги положены новые, а также ранее опубликованные данные по истории развития, морфологии, генетике и разным аспектам экологии и охраны зубров на Кавказе. Особое внимание уделено современным горным зубрам Северо-Западного Кавказа. Это не только первая вольная популяция, созданная в России, но и самая жизнеспособная и многочисленная, несмотря на резкое сокращение поголовья в последние годы из-за браконьерства невиданных масштабов. На протяжении всей истории существования этой популяции за ее состоянием велись пристальные и разносторонние наблюдения. Результаты этих наблюдений были обобщены в диссертационной работе А. С. Немцева (1988), однако не получили достаточно подробного освещения в широкой печати и остались неизвестными большей части зоологов, включая многих специалистов по разведению зубров, особенно за пределами стран русского языка.

Как известно, в 20-е годы прошедшего века уцелел и оставил потомство лишь один зубр кавказского подвида (бык Кавказ, № 100), и в настоящее время существуют только потомки от его скрещивания с самками беловежского подвида (так называемая кавказско-беловежская линия разведения зубров)¹. Поэтому создать вольную популяцию аборигенного подвида было невозможно, и задача восстановления зубра на Кавказе сводилась к стабилизации фенотипа животных в типе горного зубра, устойчиво передающих свои признаки потомству и обладающих морфо-функциональными особенностями полностью истребленного кавказского подвида (Калугин, 1958; Заблоцкий, 1960б). С этой целью в 1940 г. из заповедника Аскания-Нова в Кавказский государственный заповедник завезли пять гибридов между зубрами и зубробизонами разной кровности по зубру и разводили их в питомнике полувольного содержания; с 1948 по 1958 гг. сюда доставили еще 15 чистокровных кавказско-беловежских самцов и скрещивали с ними коров формируемой горной линии (Павлов, 1999). В 1960 г. была прекращена подкормка животных и содержание в питомнике в зимнее время. К этому времени в процессе размножения, смены поколений и целенаправленного поглотительного скрещивания примесь бизона удалось снизить до нескольких процентов (Немцев, 1988).

¹ Название «кавказско-беловежская линия» было предложено и использовалось зоологами и зуброводами для обозначения всех чистокровных зубров, в родословной которых значится бык Кавказ (№ 100 по ЕВРВ). Иногда эту линию обозначают «беловежско-кавказская», аргументируя это изменение названия тем, что относящиеся к ней животные несут лишь малую «долю крови» кавказского подвида и большую — беловежского (помимо Кавказа основателями данной линии являются 11 беловежских зубров). Однако именно по этой причине более корректным является старое название линии (кавказско-беловежская), ибо согласно правилам русского языка и традициям употребления сложных эпитетов главной является характеристика, передаваемая полной формой прилагательного и стоящая в конце сложного эпитета. Так сине-зеленые водоросли в основном зеленые с добавлением синего цвета; сосново-березовый лес — это березняк с примесью сосны, а березово-сосновый сосняк — с примесью березы, и не наоборот (Видина, 1974, с. 55). Кроме того, без особой необходимости не стоит изменять сложившиеся термины (тем более, когда они более правильные). На английском языке данную линию более правильно называть Lowland-Caucasian breeding line. Но в русских текстах мы будем использовать термин кавказско-беловежская линия разведения зубров.

Оценка значения современных горных зубров для восстановления вида в целом вызывает немало споров. Так, специалисты, изучавшие их в Кавказском заповеднике, отмечают, что среди всех современных зубров эта форма фенотипически наиболее близка к аборигенному кавказскому подвиду и не несет практически никаких признаков специфического сходства с американскими бизонами (Немцев, 1988; Раутиан и др. 2000б). Она прошла этап селекции, существенно снизивший генетический вклад бизонов, и, что самое главное, после выпуска в природную среду направленно менялась в сторону адаптации к условиям горно-лесного пояса Северо-Западного Кавказа. Приспособление новой линии зубров к условиям не типичным ни для равнинных зубров (генетический вклад которых в выпущенную на волю популяцию был около 90%), ни, тем более, для степных бизонов протекало в условиях периодических колебаний численности (Немцев, 1985б, 1988), что, как известно, повышает скорость формирования адаптаций. Вероятно, именно это определило облик современных горных зубров и привело к увеличению сходства с кавказским подвидом. Вместе с тем, возникли и новые признаки, отличающие горных зубров от любой из их предковых форм. Это позволило выделить их в новый подвид зубров *Bison bonasus montanus* Rautian, Kalabushkin, Nemtsev, 2000, представляющий собой продукт заводского искусства (на этапе формирования горной линии) с последующей доработкой в условиях свободной жизни (Раутиан и др., 2000б). По мнению описавших его авторов, из всех современных форм горный подвид наиболее приспособлен к условиям жизни в горно-лесном поясе Северо-Западного Кавказа.

Однако существует и другая точка зрения, в рамках которой горным зубрам отказано в праве на существование. Они рассматриваются как «межвидовые гибриды разной степени кровности» (см. например, Заболоцкий, Заболоцкая, 1986; Заболоцкий и др., 1999), опасные своим гибридным влиянием на чистокровных — кавказско-беловежских животных в случае возможного в будущем перекрывания ареалов их обитания. В этой связи, предлагается срочно освободить Северо-Западный Кавказ от горных зубров для расселения там кавказско-беловежских (Заболоцкий и др., 1999). Подобные суждения не основаны на каких-либо исследованиях горных зубров, их адаптационных, морфологических и генетических особенностях, отношениях с другими формами рода *Bison*, или хотя бы на оценке «кровности», т. е. размера генетического вклада бизонов. Единственный априорный аргумент — это отнесение горных зубров к гибридам, непригодным для дальнейшей работы по восстановлению вида в целом. При этом многолетняя работа сотрудников Кавказского заповедника по созданию местных вольных стад зубров объявляется досадной ошибкой, нуждающейся в немедленном исправлении путем уничтожения результатов их труда (там же).

Мы не можем согласиться с такой точкой зрения. Во-первых, называть современных горных зубров гибридами некорректно с биологической точки зрения. Действительно, в соответствии с общепринятым определением, гибридом называется «организм, полученный в результате скрещивания генетически различающихся родительских форм (видов, пород, линий и др.)» (БЭС, 1991). Современные зубры Кавказского заповедника (*B. b. montanus*) не подходят под это определение, т. к. родились в результате скрещивания животных, относящихся не к разным, а к одной и той же форме, длительно существующей и устойчиво воспроизводящейся, не расщепляясь, в природных условиях. Гибридами (зубробизонами) были некоторые из предков горного подвида. Точно так же гибридами (между разными подвидами) были некоторые предки кавказско-беловежских зубров, однако, сейчас последних рассматривают как линию разведения и не называют гибридами. И они, и горные зубры гибриды не более, чем любое живое существо, являющееся гибридом своих отца и матери. Однако при таком понимании термин «гибрид» утрачивает свое

значение и становится синонимом термина «особь». Таким образом, наиболее корректно называть гибридами только первые поколения, жившие в питомнике Кавказского заповедника и давшие начало современным зубрам Северо-Западного Кавказа. Для следующего этапа их жизни лучше всего подходит термин горная линия разведения, развитие которой в природных условиях под контролем естественного отбора привело к формированию горного подвида зубров.

Во-вторых, межвидовые и даже межродовые гибриды регулярно возникают в природе, но это не таит никакой опасности для нормального существования видов (Панов, 1989). Возникновение гибридов крайне нежелательно только при содержании животных в неволе, поскольку жизненный и репродуктивный успех в этом случае в значительной степени определяется человеком, а не естественными факторами. В природе, напротив, гибриды вступают в борьбу за существование, в которой только и может выясняться их значение для вида в целом. В частности, ряд генетических исследований последних лет показывает, что многие вольные популяции современных американских бизонов несут существенную примесь крупного рогатого скота (Janecsek et al., 1996; Ward et al., 2001). В данном случае речь идет о более отдаленной (межродовой) гибридизации, и тем не менее никто не предлагает на этом основании рассматривать соответствующие популяции бизонов как неполноценные.

В-третьих, история спасения исчезающих видов знает примеры использования животных с генетической примесью другого вида в качестве племенного материала. Так, при восстановлении лошади Пржевальского рекомендовалось использовать животных, имеющих до 15% примеси (у горных зубров примесь бизона значительно меньше), и выбраковывать только животных большей кровности по домашней лошади (Рекомендации..., 1988).

В-четвертых, не следует преувеличивать значения происхождения животных и недооценивать роль адаптации путем естественного отбора в условиях природной среды. Длительное, в сравнении с другими современными вольными популяциями, приспособление горных зубров к условиям вольной жизни сделало их не только ценной природной формой Кавказа, заслуживающей охраны самой по себе, но и источником генетического материала для «улучшения породы» других вольно живущих популяций. Поэтому следует бояться не гибридизации чистых зубров кавказско-беловежской линии разведения с «нечистым» горным подвигом, а того, что этого может не произойти, поскольку ареалы популяций не соприкоснутся.

Для того чтобы надежно обосновать сделанные утверждения, необходимо дать характеристику и провести комплексный сравнительный анализ современных и исчезнувших зубров Кавказа по всем доступным для изучения параметрам. Эту задачу ставят перед собой авторы настоящей работы.

Книга состоит из четырех частей, характеризующих различные аспекты биологии зубров Кавказа. Первая часть посвящена происхождению и истории распространения зубров на Кавказе. В ней обобщены данные о позднеплиоценовых, плейстоценовых и голоценовых находках зубров и других форм настоящих быков (подтрибы *Vovina*) на Кавказе. Большое разнообразие и широкое распространение представителей *Vovina* в этом регионе на протяжении всей истории существования этой подтрибы свидетельствует о ее приспособленности к местным ландшафтам и характеризует Кавказ как один из регионов, наиболее благоприятных для существования быков и, в частности, европейского зубра. Эволюционное развитие рода бизонов в плейстоцене и голоцене проходило на фоне значительных климатических и ландшафтных преобразований, с чем были связаны изменения экологической ниши, занимаемой представителями рода *Bison*, самый поздний из которых — европейский зубр — возник и развивался вместе с распространением лесных и лесостепных ландшафтов и на Кавказе всегда был приурочен к горно-лесному поясу.

Во второй главе рассмотрена история создания и заселения Северо-Западного Кавказа горными зубрами, заменившими здесь зубров кавказского подвида. На основе генеалогического анализа, охватывающего родословные основателей всех современных зубров, рассчитана примесь крови бизонов на момент выпуска горных зубров на территории Кавказского заповедника и создания вольной популяции (1960 г.). Она составила 6,4%, причем с вымиранием старших поколений популяции и сменой их более новыми ожидалось снижение этого показателя до 5,9%. Показано, что горные зубры происходят от большего числа основателей, чем остальные линии разведения зубров, т. е. изначально обладали наиболее гетерогенным генетическим материалом. Более того, они характеризуются значительно меньшими различиями между генетическими вкладками отдельных основателей, что имеет большое значение для поддержания генетического полиморфизма популяции.

Вторая часть посвящена морфологическому анализу зубров Кавказа в сравнении с другими родственными формами. Рассмотрены экстерьерные, интерьерные признаки и дана подробная краниологическая и краниометрическая характеристика. Основное внимание уделено современным горным зубрам, их положению среди других форм рода *Bison*. Обосновано отнесение зубров Северо-Западного Кавказа к самостоятельному подвиду (*Bison bonasus montanus*) в рамках вида зубр. Умелая селекция на ранних этапах формирования горной линии зубров и последующее развитие в условиях вольной популяции, занимающей территорию прежнего распространения кавказского подвида, привели к сближению горных зубров с последним, появлению адаптаций свойственных горным млекопитающим различных таксономических групп и практически полному отсутствию признаков, указывающих на примесь бизонов.

Обобщены ранее опубликованные и новые данные по параметрам, отражающим стабильность индивидуального развития (флуктуирующая асимметрия по фенам черепа, нарушения в зубной системе). Эти параметры оказались связанными друг с другом и с условиями жизни популяции; в частности, все современные вольные популяции отличаются от выборок из зубропитомников относительно низким уровнем флуктуирующей асимметрии и лучшим состоянием зубной системы, т. е. более высокой стабильностью развития. Все это в полной мере относится и к вольно живущим зубрам Кавказа.

В третьей части рассмотрены все имеющиеся популяционно-генетические данные о зубрах, включая современных горных. Исследование уровня генетической дифференциации современных стад зубров и американских бизонов по антигенам групп крови показало, что оба вида близки по этому параметру. Генетические дистанции между стадами зубров отражают в первую очередь происхождение животных из того или иного питомника, а не принадлежность к определенной линии разведения. Сравнительно-генетические исследования представителей подтрибы быков позволяют выявить несколько уровней дифференциации, отражающих последовательность и время дивергенции филогенетических ветвей и показывают достаточно низкий уровень дифференциации, характерный для всех групп с высокими темпами эволюционных преобразований на поздних этапах филогенетического развития.

Четвертая часть посвящена разностороннему анализу экологических особенностей горного подвида зубров, включая характеристики популяционной структуры, образа жизни, поведенческих адаптаций, а также вопросы охраны и использования. Рассмотрены основные черты популяционной экологии и процесс акклиматизации горных зубров на Северном Кавказе. Обсуждаются проблемы охраны современных зубров и особенности охраны зубров на Кавказе. Кавказ — одно из немногих мест на земле, где могут жить вольные стада зубров численностью до 5000 голов. Однако на сегодня ведущим фактором, сдерживающим рост численности

зубров, является безнаказанное браконьерство, от которого не спасают даже охранные мероприятия на территории заповедника.

Таким образом, предлагаемая монография охватывает широкий круг вопросов, характеризующих прошлое и настоящее зубров на Кавказе. Комплексное изучение зубра позволит не только описать его современное состояние и исследовать теоретические вопросы, связанные с процессами, протекающими в малочисленных популяциях, но и выявить информативные параметры для оценки состояния популяций, сохранения и восстановления зубра. В последние годы, впервые после второй мировой войны, наблюдается сокращение мирового поголовья зубров, наиболее сильно выраженное в вольных популяциях Кавказа. Вопросы изучения, охраны и рационального использования зубров Кавказа, в этой связи, становятся крайне актуальными. Мы надеемся, что наш коллективный труд внесет заметный вклад в решение этих вопросов и будет полезен и интересен как специалистам в различных областях биологии копытных животных, так и всем, кого заботят задачи охраны и восстановления исчезающих видов.

Авторы глубоко признательны всем коллегам, чья помощь и критические замечания позволили улучшить содержание работы, и сотрудникам заповедников и музеев, помогавшим в проведении исследований, составивших основу настоящей книги, в особенности А.К. Агаджаняну, Г.Ф. Барышникову, И.П. Белоусовой, А.Н. Буневичу, П.И. Вейнбергу, И.А. Дуброву, Н.Б. Ескину, В.Д. Казьмину, А. В. Лопатину, В.Р. Мироненко, К.В. Мироненко, А.С. Москвину, И.Н. Ньюберг, А.С. Раутиану, Ю.Н. Спасовскому, С.А. Трепету и И.Г. Удиной, а также администрации Кавказского государственного природного биосферного заповедника за всемерную поддержку и помощь в ее опубликовании.

Наша работа была поддержана Нидерландским Фондом Международной Охраны Природы (The Netherlands Foundation for International Nature Protection: Van Tienhoven Foundation) и Российским Фондом Фундаментальных Исследований и представляет собой вклад в программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» и «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

ИСТОРИЯ ЗАСЕЛЕНИЯ КАВКАЗА ЗУБРАМИ

Глава 1. ИСКОПАЕМЫЕ ЗУБРЫ И РОДСТВЕННЫЕ ИМ ФОРМЫ НА КАВКАЗЕ

Быки занимали важное место в разнообразных плиоценовых и плейстоценовых фаунах млекопитающих Кавказа и прилегающих территорий. Об этом свидетельствует многообразие форм настоящих быков¹, описанных из местонахождений этого относительно небольшого региона. Здесь обнаружены представители восьми родов (*Ioribos*, *Leptobos*, *Adjiderebos*, *Dmanisibos*, *Protobison*, *Bison*, *Urmiabos*, *Bos*), относящиеся к филогенетическим ветвям лептобосов-бизонов² и собственно быков. Последние представлены на Кавказе несколькими видами: *Bos caucasicus* Burtshak-Abramovich et Vekua, 1980 (карьер Гирей, Краснодарский край; нижний плейстоцен), *Bos trochoceros* Meuser, 1932 (окрестности г. Еревана; средний плейстоцен; а также ущелье р. Алгети, Восточная Грузия; нижний плейстоцен), *Bos mastanzadei* Burtshak-Abramovich, 1952 (с. Бинагады, Апшеронский п-ов, Азербайджан; средний плейстоцен) и *Bos primigenius* Vojanus, 1827, широко распространенный в плейстоцене и голоцене Азии и Европы (Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980, 1999).

Уже в раннем плиоцене на территории, прилегающей к Кавказскому перешейку с юга (северный Иран), существовал *Urmiabos azerbaijanicus* Burtshak-Abramovitsch, 1950 (Бурчак-Абрамович, 1952б). По строению черепа этот древний бык сближается с родом *Bos* по тем признакам, которые отличают последний от бизонов, лептобосов и родственных им родов. И.И. Соколов (1953, с. 58, рис. 17; с. 83) отмечал, что *Urmiabos* близок к родам *Bos* и *Poephagus* характером изгиба и направлением роговых стержней и отличается от них лишь чертами примитивности: слабым развитием межрогового валика, менее сдвинутыми назад лобными костями и менее укороченным зароговым отделом черепа. На этом основании Соколов предлагал рассматривать *Urmiabos* как общего предка *Bos* и *Poephagus*. По нашему мнению, *Urmiabos* можно рассматривать как предковую форму только для рода *Bos*. Дело в том, что анализ генетических и морфологических признаков в трибе быков и буйволов показал, что род *Poephagus* скорее всего происходит от общего предка с родом *Bison* и приобрел черты сходства с *Bos* в результате параллельной эволюции на относительно поздних этапах (Duerst, 1905; Раутиан, Агаджанян, 1999; Раутиан и др., 2000а). Вместе с тем, в пользу происхождения *Bos* от *Urmiabos* говорят не только морфологические признаки, но и зоогеографические данные. Так, на Кавказе, т. е. в непосредственной близости от места обнаружения *Urmiabos*, род *Bos* представлен несколькими видами. Напротив, яки или их прямые предки никогда не наблюдались в фаунах Кавказа, они были отмечены в плейстоценовых отло-

¹ Термин «быки» неоднозначен и может употребляться как для обозначения настоящих быков и буйволов, т. е. трибы *Bovina* в понимании И.И. Соколова (1953), так и для подтрибы *Bovina* или рода *Bos*. Чтобы избежать неопределенности, будем называть членов данной подтрибы настоящими быками, а представителей рода *Bos* — быками собственно или употреблять латинские названия.

² Вслед за Флеровым (1979) и рядом других авторов мы называем бизонами всех ископаемых и современных представителей рода *Bison*, а зубрами — только *Bison bonasus* с его подвидами. В русскоязычной литературе ископаемых бизонов нередко называют зубрами, первобытными зубрами, празубрами и т. п. (см., например, Громова, 1935, 1965; Верещагин, 1959; Ермолова, 1978).

жениях Северного Китая, Алтая, предгорий Саян, Забайкалья, верховий Енисея, Якутии и Аляски (Matsumoto, 1918; Frick, 1937; Верещагин, 1954; Дуброво, 1957; Цейтлин, 1974; Ермолова, 1980; Абрамова, 1989; Деревянко и др., 1990; Kahlke, 1994; Markova et al., 1997; Барышников, 1998). В современной фауне дикий як (*Poephagus mutus* Przewalski, 1883) сохранился только в Тибете. Это является дополнительным зоогеографическим аргументом в пользу независимости филогенетической линии яков от рода *Bos* и свидетельствует об их существенно более восточном происхождении, как и рода бизонов, наиболее ранние формы которого обнаружены в Индии (см. ниже). Вместе с тем, развитие филогенетической линии *Urmiabos*—*Bos*, вероятно, было непосредственно связано с Кавказом.

Из верхнего плиоцена Кавказа описано несколько родов быков, относящихся к группе лептобосов-бизонов. Они включают представителей рода *Leptobos* Rutimeyer, 1877, который был широко распространен в позднем плиоцене и раннем плейстоцене южной и умеренной областей Европы и Азии. У этих быков рога, по-видимому, имели только самцы, а самки были безрогими. Остатки *Leptobos* обнаружены в верхнеплиоценовых отложениях Западного Предкавказья, на левом берегу р. Псекупс (Громов, 1948), в местонахождении Коцахурис-кеди в Восточной Грузии (Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980) и в местонахождении Палан-Тюкан в Азербайджане (Сотникова, Саблин, 1993). В позднеплиоценовой фауне Квабеби (Восточная Грузия) представлен бык, близкий лептобосам, *Ioribos aceros* Vekua, 1972. У этой формы как самки, так и самцы лишены рогов (Векуа, 1972). Из верхнеплиоценового местонахождения Кушкун (Казахский район, Западный Азербайджан) были описаны еще два рода быков — *Protobison* Burtshak-Abramovich, Gadziev et Vekua, 1980 и *Adjiderebos* Dubrovo et Burtshak-Abramovich, 1984. *Protobison* описан по единственному фрагменту черепа с основанием рогового стержня, характеризующегося относительно мелкими размерами и рядом других признаков, архаичных для бизонов в целом (Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980). *Adjiderebos* также описан по единственному черепу, сочетающему признаки строения, характерные для бизонов и лептобосов (Дуброво, Бурчак-Абрамович, 1984). Это показывает тесную филогенетическую связь этих групп и их противопоставленность филогенетической ветви *Urmiabos*—*Bos*.

Из нижнеплейстоценовых отложений Восточной Грузии описан *Dmanisibos georgicus* Burtshak-Abramovich et Vekua, 1994, еще один представитель группы бизонов-лептобосов, занимающий по строению черепа промежуточное положение между *Adjiderebos* и примитивными представителями рода *Bison* (Бурчак-Абрамович, Векуа, 1994, 1999). В более поздних отложениях Кавказа встречаются многочисленные остатки быков, относящихся к *Bos* и *Bison*.

Таким образом, ископаемые представители подтрибы *Vovina* весьма разнообразны на Кавказе; из 16 известных современных и вымерших родов настоящих быков (McKenna, Bell, 1997) здесь представлены восемь. Среди них обнаружены формы, характеризующиеся примитивными признаками двух основных филогенетических ветвей — собственно быков и бизонов-лептобосов. На этом основании Бурчак-Абрамович и Векуа (1980, 1999) высказали предположение, что Кавказ и Передняя Азия были местом становления этих групп. Однако обычно центром происхождения большинства родов трибы *Vovina* считается полуостров Индостан и сопредельные территории, что представляется более обоснованным (Соколов, 1953). Кавказ, по-видимому, можно рассматривать как регион с подходящими условиями для адаптивной радиации быков и развития форм, существенно различающихся экологически. Для целей нашего исследования важным является сам факт широкого распространения различных типов быков и бизонов на Кавказе, свидетельствующий о том, что на протяжении всего времени существования подтрибы *Vovina* здесь были представлены фаунистические комплексы и ландшафтно-климатические условия, обеспечивающие процветание этой группы.

Род *Bison* представляет собой самостоятельную филогенетическую ветвь, отошедшую от общего предкового ствола быков, по-видимому, не позднее позднего миоцена, т. е. более 5 млн. лет назад (Соколов, 1953). Древнейший представитель рода *Bison*, *Bison sivalensis* Lydekker, 1878, известен из верхнего плиоцена Индии (Пинджор, Сивалики). Остатки несколько более позднего и очень близкого к сиваликскому *Bison palaeosinensis* Chardin et Piveteau, 1930 были найдены в нижнеплейстоценовых отложе-

ниях Северо-Восточного Китая (Нихован³). В этой связи обычно принимается южноазиатское происхождение рода бизонов. Отсюда он распространился в Европу и большую часть Азии, а позднее — на Североамериканский континент (см. Флеров, 1979).

В Европе самые ранние бизоны обнаружены в составе таманского териокомплекса⁴, описанного из нижнеплейстоценовых отложений Западного Предкавказья (табл. 1, рис. 1). Это была небольшая форма, выделенная Н.К. Верещагиным как самостоятельный вид *Bison tamanensis* Verestchagin, 1959. Помимо типового местонахождения, этот бизон (или очень близкая к нему форма) обнаружен также в Восточном Закавказье — с. Кушчи (Азербайджан). *Bison tamanensis* во многом похож на примитивных индийских и китайских бизонов, что позволило К.К. Флерову (1972) объединить их в один подрод *Eobison*⁵, противопоставленный более поздним бизонам подрода *Bison*. К *Bison tamanensis* Бурчак-Абрамович и Векуа (1980) предположительно отнесли также остатки, определенные как *Bison* sp. из озерного местонахождения Ахалкалаки в Южной Грузии. Однако этот бизон, скорее всего, относится к более поздней форме *Bison schoetensacki lagenocornis* Flerov, 1969, поскольку размеры метаподиальных костей из Ахалкалаки полностью соответствуют таковым бизона из Тирасполя (Барышников, 1993). А тираспольский бизон был отнесен к *B. schoetensacki lagenocornis* (Flerov, 1969; Флеров, 1979).

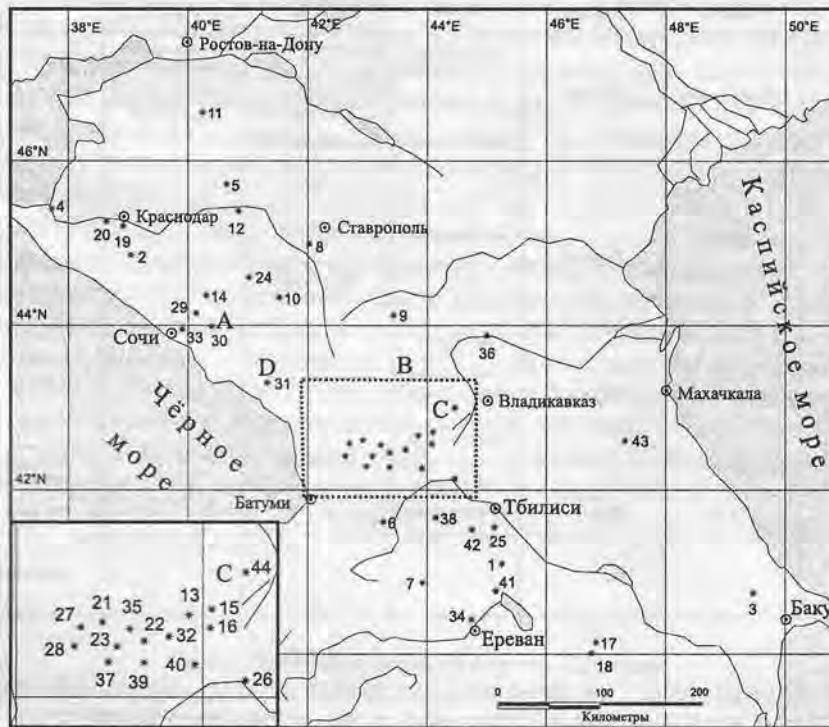


Рис. 1. Карта местонахождений ископаемых представителей рода *Bison* и современных популяций зубра на Кавказе; обозначения и список местонахождений представлены в табл. 2.

³ Во время описания *B. palaeosinensis* нихованский ярус относили к верхнему плиоцену, в связи с чем в старых работах данная форма рассматривается как позднелиоценовая. В настоящее время, в связи с пересмотром стратиграфической шкалы четвертичной системы, нихованские отложения относят к эоплейстоцену (нижнему плейстоцену) (Постановления межведомственного..., 1998). То же относится к верхнеашперонским отложениям и обнаруженному в них *B. tamanensis* (см. ниже).

⁴ См. предыдущую сноску.

⁵ Подчеркивая различия ранних и поздних бизонов, некоторые исследователи предлагают придать *Eobison* родовой ранг (Sher, 1997; Бурчак-Абрамович, Векуа, 1999). Это представляется нецелесообразным, поскольку *Eobison* и *Bison*, несомненно, относятся к единой филогенетической ветви быков, отличающейся по адаптивному направлению от других, и повышение их таксономического ранга неизбежно потребовало бы пересмотра структуры и ранга других форм подтрибы *Vovina*.

Стратиграфическое распространение бизонов Крымско-Кавказского региона

Стратиграфические подразделения Европы по региональным шкалам										Фаунистические комплексы Восточной Европы (Громов, 1948; Никифорова и др., 1980)	Формы бизонов, отмеченные на Кавказе		
Глобальная		Российская		Альпийская	Северо-Западная Европа (Kofschoten, 1990)	Восточная Европа (горизонты) (Никифорова и др., 1980)	Черное море (горизонты) (Федоров, 1963, 1978)	Каспийские море (горизонты) (Федоров, 1963, 1978)					
1	2	3	4	5									
0,01	ГОЛОЦЕН				Голоцен	Голоцен	голоценовые	черноморский	новокаспийский	современный	Зубр европейский (<i>B. bonasus</i>)		
		ПЛЕЙСТОЦЕН	ВЕРХНИЙ	НЕОПЛЕЙСТОЦЕН	Верхнее	Вюрм	Висла	валдайский	новозвксинский	верхнехвалынский	верхне-палеолитический	Бизон первобытный (<i>B. priscus</i>)	
	Рисс-Вюрм					Эм	микулинский	послекарангатский	нижнехвалынский				
	СРЕДНИЙ		Среднее		Рисс	Заале	московский	узуларский	древнезвксинский	нижнехазарский	хазарский		
					Миндель-Рисс	Гольштейн	лихвинский				палеоузуларский		сингильский
	НИЖНИЙ		Нижнее		Миндель	Эльстер	окский	верхнечаудинский	урунджикский	тираспольский	Бизон Шетензака (<i>B. schoetensacki</i>)		
					Гюнц-Миндель	Кромер	колкотовский						верхнебакинский
	0,5		НИЖНИЙ		ЗОПЛЕЙСТОЦЕН	Верхнее	Гюнц	Бавелий	морозовский	чаудинский (гурия)	апшеронский		одецкий
							Дунай-Гюнц	Ваалий	ногайский				
		жеваховский		бошерницкий									
0,8	НИЖНИЙ	Нижнее	Дунай	Эбуроний	домашкинский			Бизон таманский (<i>B. tamanensis</i>)					
			1,8	плиоцен				хапровский					

Таманский фаунистический комплекс включал весьма разнообразных животных, приспособленных к жизни в степи (лошади), в древесно-кустарниковых зарослях (носороги, лесные антилопы, олени) и в озерах и протоках (бобры) (Борисяк, 1914; Верещагин, 1951, 1957, Бурчак-Абрамович, 1952а). Это свидетельствует об умеренно теплом климате Западного Предкавказья того времени и о наличии открытых равнин с реками, окаймленными густыми зарослями кустарников и деревьев лиственных пород (Верещагин, 1959). Строение черепа *Bison tamanensis* показывает, что он редко опускал и поднимал голову в отличие от степных животных, достающих пищу с земли, и обитал в лесах, лесных долинах и прибрежных зарослях, питаясь мягкими лесными травами, веточным кормом, листьями и корой деревьев и кустарников (Флеров, 1979).

До недавнего времени считалось, что на пути из Азии в Европу бизоны «задержались» на Кавказе и юге Украины, и далее на запад распространились заметно позже уже в форме более продвинутого подрода *Bison* (Бурчак-Абрамович, 1949; Громова, 1965; Флеров, 1979). Однако недавно в местонахождениях Вента Мицена (Испания) и Пирро Норд (Италия) были отмечены *Bison* sp., датированные самым концом виллафранка (что соответствует времени существования таманской фауны) и близкие морфологически к таманскому и южноазиатским бизонам (De Giuli et al., 1986; Moyà-Solà, 1987; Sher, 1997). Таким образом, подрод *Eobison* достиг Западной Европы, причем его

распространение от Кавказа на запад произошло практически моментально (в геологическом масштабе времени).

Более поздние формы бизонов (подрод *Bison*) отличались существенно более крупными размерами, формировались уже в Европе и отсюда широко распространялись на восток. В миндельское время по всей территории от Западной Европы до Средней Сибири встречался *Bison schoetensacki* Freudenberg, 1910. Он был обитателем лесов со всеми характерными морфологическими адаптациями лесного типа: загнутые рога; зубные коронки, лишенные дополнительных упрочняющих структур, т. е. приспособленные для перетирания мягких растительных кормов и подрезания коры и др. (Flerov, 1969; Флеров, 1979). На Кавказе бизоны этого типа (*Bison cf. schoetensacki*) отмечены в нескольких ниже- и среднеплейстоценовых местонахождениях (табл. 2, рис. 1): на Таманском полуострове, в нижних горизонтах аллювиальных песков карьера Гирей на Прикубанской равнине, в древних озерных отложениях уже упоминавшегося местонахождения Ахалкалаки на юге Грузии, на трассе Кубано-Егорлыкского канала (западная окраина Ставропольской возвышенности), а также в нижнеашельских слоях палеолитических стоянок в пещерах Азых (Азербайджан, Нагорный Карабах) и Треугольная (бассейн р. Уруп в Карачаево-Черкесии) (ссылки см. в табл. 2). Из приведенного списка видно, что бизон Шетензака был широко распространен на территории Кавказа, встречаясь как в Закавказье, так и Предкавказье. По-видимому, к этой же форме бизонов относятся остатки из нижнеашельских слоев многослойных пещерных стоянок Кударо 1, Кударо 3 и Цона в Юго-Осетии, определенные как *Bison sp.* Этот вывод основан на том, что по времени существования и включенной териофауне эти отложения соответствуют нижнеашельским слоям пещер Треугольная и Азых, а также среднеплейстоценовому тираспольскому териокомплексу Восточной Европы (Барышников, 1987), в который входит *Bison schoetensacki lagenocornis* Flerov, 1969. Во всех перечисленных местонахождениях доля остатков бизонов не превышала нескольких процентов от общего количества костей крупных млекопитающих (табл. 3). Небольшое относительное количество остатков бизонов Шетензака, вероятно, связано с тем, что они не образовывали больших стад, а держались группами, скрываясь на облесенных территориях. Самая высокая встречаемость этого вида отмечена в слоях 5б и 5в пещеры Треугольной (10%, что вдвое больше их доли в слоях 4 и 6 этой же пещеры). Слои 5б–5в включают представителей теплолюбивой фауны и, по-видимому, соответствуют внутриминдельскому потеплению (Барышников, 1993). Потепления приводили к развитию лесов, расширению ареалов лесных видов млекопитающих и повышению их численности (Верещагин, 1959), с чем, вероятно, и можно связать увеличение доли *Bison schoetensacki* в слоях этого времени.

Таблица 2

Представители рода *Bison* на Кавказе

№ п/п	Местонахождение	Регион Кавказа	Форма бизона	Источник
1	Кушкун	Западный Азербайджан, Акстафинский р-н	<i>Protobison</i>	Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980
2	Станицы Бакинская и Саратовская	Закубанская, наклонная равнина, р. Псекупс	<i>Bison sp.</i>	Громов, 1948
3	Кушчи	Азербайджан, Западный Кобыстан	<i>Bison sp.</i>	Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980
4	Синяя Балка, Сенная, Фонталовская, Кучугур, Капустина Балка	Таманский п-ов	<i>B. tamanensis</i> и <i>B. schoetensacki</i>	Верещагин, 1959
5	Гирей	Прикубанская равнина, ст. Кавказская	<i>B. cf. schoetensacki</i>	Верещагин, 1959

№ п/п	Местонахождение	Регион Кавказа	Форма бизона	Источник
6	Ахалкалаки	Юго-Западное Закавказье	<i>Bison</i> sp. (? <i>B. schoetensacki lagenocornis</i>)	Векуа, 1961; Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980 Барышников, 1993
7	Казачий пост	Армения, окраины Ленинканан	<i>B. priscus</i>	Богачев, 1938
8	Кубано-Егорлыкский канал	Ставропольская возвышенность	<i>B. schoetensacki</i>	Верещагин, 1959
9	Пятигорье	Центральное Предкавказье	<i>Bison</i> sp.	Верещагин, 1959
10	Треугольная	Северный Кавказ, Карачаево-Черкесия, бассейн р. Уруп	<i>B. schoetensacki</i> .	Барышников, 1993
11	Крыловская	Западное Предкавказье	<i>B. priscus</i>	Верещагин, 1959
12	Скобелевская	Западное Предкавказье	<i>B. priscus</i>	Верещагин, 1959
13	Цона а) энеолит б) мезолит в) мустье г) ашель	Закавказье, Юго-Осетия	а) <i>B. bonasus</i> б) <i>B. bonasus</i> в) <i>Bison</i> sp. г) <i>Bison</i> sp.	а) Бендукидзе, 1979; б-г) Барышников, 1987
14	Даховская	Предкавказье, ущелье р. Белая	<i>B. priscus</i>	Верещагин, 1959
15	Кударо 1 а) мустье б) мустье в) ашель	Центральное Закавказье, Юго-Осетия	а) <i>B. priscus</i> б) <i>Bison</i> sp. в) <i>Bison</i> sp.	а) Верещагин, 1959 б, в) Барышников, 1977
16	Кударо 3	Центральное Закавказье, Юго-Осетия	<i>Bison</i> sp.	Барышников, 1977
17	Азых	Азербайджан, Нагорный Карабах	<i>B. schoetensacki</i>	Барышников, 1987
18	Таглар, Дашталыхлы	Азербайджан, Нагорный Карабах	<i>Bison</i> sp.	Барышников, 1987
19	Ильская 1	Северный Кавказ, Закубанская равнина	<i>B. priscus</i>	Громова, 1937; Верещагин, 1959
20	Ильская 2	Северный Кавказ, Закубанская равнина	<i>B. priscus</i>	Baryshnikov, Hoffecker, 1994
21	Дзудзуан	Западная Грузия, Имеретия	<i>B. priscus</i>	Бендукидзе, 1979
22	Хергулис-Клде	Западная Грузия, Имеретия	<i>B. priscus</i>	Бендукидзе, 1979
23	Таро-Клде	Грузия, Имеретия	<i>B. bonasus</i> ? <i>caucasicus</i>	Верещагин, 1959
24	Баракаевская и Монашеская	Северный Кавказ, р. Губс	<i>B. priscus</i>	Барышников, 1991

Продолжение таблицы 2

№ п/п	Местонахождение	Регион Кавказа	Форма бизона	Источник
25	Цопи	Восточная Грузия Марнеульский р-н	<i>B. priscus</i>	Барышников, 1987
26	Двойной грот Бронзовая Медвежья Верхняя	Западная Грузия, пещеры Цуцхватского комплекса	<i>B. priscus</i>	Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980
27	Сакажиа (Вирхова)	Западная Грузия, Колхида	<i>B. priscus</i>	Громов, 1948; Верещагин, 1959
28	Гроты Уварова и Бараташвили	Западная Грузия, Колхида, ущелье р. Цхалитела	<i>B. priscus</i>	Верещагин, 1959
29	Мезмайская	Северо-Западный Кав- каз, берег р. Сухой Курджипс	<i>B. priscus</i>	Baryshnikov et al., 1996
30	Грот Матузка	Предкавказье, бассейн р. Белая	<i>B. bonasus</i> или <i>B. priscus</i>	Барышников, Голованова, 1989
31	Холодный грот а) палеолит б) мезолит	Причерноморский Кавказ	а) <i>B. priscus</i> б) <i>B. bonasus</i>	а) Верещагин, 1959 б) Бендукидзе, 1979
32	Мгвимеви	Западная Грузия, Чиатурский р-н	<i>B. priscus</i>	Громова, 1948; Верещагин, 1959
33	Ахштырская (Мал. Воронцовская)	Причерноморский Кавказ	<i>B. priscus</i>	Верещагин, 1959
34	Ереванская	Армения, г. Ереван	<i>B. priscus</i>	Барышников, 1987
35	Гварджилас-Клде	Западная Грузия, Имеретия	<i>B. bonasus</i> <i>? caucasicus</i>	Смирнов, 1923-1924; Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980
36	Моздок	Восточное Предкав- казье, р. Терек	<i>B. priscus</i>	Громов, 1940, 1948
37	Сагварджиле	Западная Грузия, Терджольский р-н	<i>B. bonasus</i> <i>? caucasicus</i>	Бурчак-Абрамович, 1972; Бендукидзе, 1979
38	Зуртакетская	Южная Грузия, Цалкинское плато	<i>B. priscus</i>	Бурчак-Абрамович, 1951
39	Самеле-клде	Западная Грузия, Чиатурский р-н	<i>B. bonasus</i>	Бурчак-Абрамович, Бендукидзе, 1969; Бендукидзе, 1979
40	Грот Сацурблиа	Западная Грузия	<i>B. priscus?</i>	Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980
41	Севан	Армения, оз. Севан	<i>B. bonasus major</i>	Громова, 1935
42	Арухло-1	Восточная Грузия, Болнисский р-н	<i>B. bonasus</i>	Бендукидзе, 1979
43	Чох	Внутренний Дагестан, Гунибский р-н	<i>B. bonasus</i> <i>? caucasicus</i>	Бендукидзе, 1979
44	Бассейн Уруха (4 дзуара из 18)	Центральный Кавказ, Северная Осетия	<i>B. bonasus</i> <i>caucasicus</i>	Верещагин, 1959

№ п/п	Местонахождение	Регион Кавказа	Форма бизона	Источник
A	Кавказский заповедник	Северо-Западный Кавказ	<i>B. bonasus montanus</i>	Раутиан и др., 2000б
B	Нальчикское охотхозяйство	Кабардино-Балкария	<i>B. bonasus</i> , кавказско-беловежско-горная форма	Павлов, 1999
C	Цейский заказник и Северо-Осетинский заповедник	Центральный Кавказ	<i>B. bonasus</i> , кавказско-беловежская линия	ЕВРВ
D	Тебердинский заповедник	Западный Кавказ	<i>B. bonasus</i> , кавказско-беловежская линия	ЕВРВ

Таблица 3

Доля остатков бизонов от общего количества определенных костных фрагментов крупных млекопитающих в местонахождениях Кавказа

Местонахождение	Доля костей бизонов, %	Доминирующая форма	Источник
<i>Bison cf. schoetensacki</i>			
Треугольная слои 1—3	0	благородный олень	Барышников, 1993
слои 4	4.0		
слои 5	10.3		
слои 6—7	4.0		
Ахалкалаки	3.8	<i>Equus sussenbornensis</i>	Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980; Барышников, 1993
<i>Bison priscus</i>			
Ильская 1	92.3	бизон	Hoffecker et al., 1991
Ильская 2			Baryshnikov, Hoffecker, 1994
слои 2—3	99	бизон	
слои 4—5	11	хазарский слон	
слои 6	0	хазарский слон	
Даховская	20	бизон	Верещагин, 1959
Баракаевская	48.8	бизон	Барышников, 1991
Мезмайская			Baryshnikov et al., 1996
слои 1—2	5.6	<i>Capra/Ovis</i>	
слои 2a	16.7	<i>Capra/Ovis</i>	
слои 2b	52.4	бизон	
слои 3	76.3	бизон	
слои 4	10	<i>Capra caucasica</i>	
слои 5—7	0	пещерный медведь	
Ахштырская:		пещерный медведь	Верещагин, 1959
средний палеолит	0.3		
верхний палеолит	0		
Холодный грот и Кей-Богаз	3	кабан	Верещагин, 1959
Сакажиа	72	бизон	Верещагин, 1959

Местонахождение	Доля костей бизонов, %	Доминирующая форма	Источник
Гроты Уварова и Бараташвили	20	кавказский тур	Верещагин, 1959
Мгвимеви	34	бизон	Верещагин, 1959
Зуртакети	25	лошадь	Бурчак-Абрамович, 1951
<i>Bison bonasus</i>			
Гварджилас-Клде	41	кавказский тур	Верещагин, 1959
Холодный грот	2.7	пещерный медведь	Бендукидзе, 1979
Сагварджиле	4.4	кабан, благородный олень	Бендукидзе, 1979
Цона:			
мезолит	2.1	кавказский тур,	Бендукидзе, 1979
энеолит	0	благородный олень	
Самеле-клде	0.6	кабан	Бендукидзе, 1979
Арухло-1	5.0	благородный олень	Бендукидзе, 1979
Чох	0.2	горный баран	Верещагин, 1959
Дзуары басс. Уруха	6.1	благородный олень	Верещагин, 1959

После миндельского времени на обширной территории от Западной Европы до востока Азии распространяются степные и лесостепные популяции нового вида *Bison priscus* Vojanus, 1827 — гигантского потомка *B. schoetensacki* — самого крупного представителя рода бизонов. Некоторые формы этого вида превосходили по росту современных слонов, а по размаху рогов⁶ достигали 2 м.

Ранние бизоны, по-видимому, были обитателями лесов и питались слабо абразивными кормами (листва, ветки и кора деревьев и кустарников и лесные травы), что характерно для исходного типа всего подсемейства Bovinae (Соколов, 1953). Об этом свидетельствуют следующие особенности строения челюстного аппарата. Передний отдел межчелюстных костей не был расширен, симфиз нижней челюсти узкий, резцы прямые, долотообразные, способные выдерживать давление при подрезании коры. Дентальный отдел нижней челюсти низкий, вздутый, коренные и предкоренные зубы без дополнительных образований для перетирания пищи. *Bison priscus* освоил открытые ландшафты, что потребовало существенного преобразования челюстного аппарата для перетирания жестких степных трав с примесью частиц грунта, существенно повышающих абразивную нагрузку на зубную систему. Передний отдел межчелюстных костей, симфиз нижней челюсти и коронки резцов расширились, что позволяло подрезать большее количество травы; горизонтальная ветвь нижней челюсти стала выше и уже; коренные и предкоренные зубы увеличились в размерах и приобрели дополнительные структуры, препятствующие стиранию, на жевательной поверхности (Флеров, 1979).

Та же смена видового состава бизонов произошла и на территории Кавказа. Бизон Шетензака полностью исчез в среднем плейстоцене, и широкое распространение приобрел *Bison priscus*, доживший здесь до начала голоцена. Остатки этого вида отмечены в Восточном (1-я надпойменная терраса р. Терек под Моздоком) и Западном Предкавказье (возле станиц Скобелевская и Крыловская на среднем Челбасе, в мустьерских слоях стоянок Ильская 1 и 2, Мезмайская, Даховская, Баракаевская, Монашеская,

⁶ По данным А.В. Шера (Sher, 1997) увеличение размеров *Bison priscus* проявлялось главным образом в признаках черепа и особенно рогов; в посткраниальном скелете наблюдалось увеличение массивности, тогда как по росту этот вид был сопоставим или даже уступал некоторым представителям более ранних бизонов, например, крупным формам *B. schoetensacki* и *B. menneri* Sher, 1997.

Ахштырская, Малая Воронцовская), в Имеретии (мустьерские стоянки Хергулис-Клде, Сакажиа, пещеры Цуцхватского комплекса, Мгвимеви, Дзудзуан, гроты Уварова и Бараташвили), Западной Грузии (гроты Холодный и Сацурблиа), Восточной Грузии (Цопи, Зуртакет), Армении (Казачий пост на южной окраине Ленинакана, Ереванская) (табл. 2, рис. 1).

В Восточном Закавказье, на Армянском и Иранском нагорьях бизоны в плейстоцене были редки или даже полностью замещались первобытным туром (Верещагин, 1959).

Изучение фаун, в составе которых обнаружены первобытные бизоны, показывает, что они населяли открытые безлесные ландшафты предгорий и горных плато. Похолодания сопровождались перестройкой системы вертикальной поясности Кавказа; климат был суше, чем в наши дни, массивы горного леса, очевидно, располагались значительно выше, и альпийские луга могли непосредственно смыкаться со степями (Верещагин, 1959; Барышников, 1979). Освоение этих пространств бизонами сопровождалось существенной перестройкой экологических адаптаций, о чем можно судить по современным степным бизонам (*Bison bison bison*), потомкам *Bison priscus*, проникшим в плейстоцене в Северную Америку через Берингийскую сушу и до настоящего времени сохранившим связь с открытыми ландшафтами.

Становление этих адаптаций, по-видимому, протекало в Западной Европе еще на стадии перехода от *Bison schoetensacki* к *Bison priscus* и было связано не только со сменой питания и пищевых адаптаций, но и со значительным усилением стадности, миграционной активности, увеличением абсолютных и относительных размеров черепа и повышением численности популяции. На последнее указывает, в частности, резкое увеличение доли костей бизонов в «кухонных остатках» палеолитических стоянок, где по числу обнаруженных костей они занимают второе место после пещерного медведя, а на некоторых стоянках резко преобладают (табл. 3).

В палеолитических слоях стоянок Холодный грот и Ахштырская (черноморское побережье Кавказа) *Bison priscus* присутствует, но его кости составляют лишь очень небольшую долю остатков крупных млекопитающих. Судя по составу сопутствующей фауны, окрестности пещер Холодный грот и Ахштырская отличались сильной облесенностью (Верещагин, 1959). Более того, изучение многослойной Ахштырской пещеры показало изменение фаунистического состава «кухонных остатков» от нижних слоев (среднепалеолитических) к верхним (верхнепалеолитическим), свидетельствующее о прогрессивном развитии лесных ландшафтов. В поздних слоях этой пещеры первобытный бизон полностью отсутствует среди большого числа определенных костей (576). Это дополнительно свидетельствует о приуроченности *Bison priscus* к открытым степным пространствам, с отступлением которых отступал и этот вид. В качестве еще одного примера можно привести многослойную пещерную стоянку Мезмайская, в которой значительный рост доли бизонов сопряжен с похолоданиями и распространением степных ландшафтов (Baryshnikov et al., 1996).

В процессе освоения обширных территорий Евразии, а затем и Северной Америки, первобытные бизоны дифференцировались, и возник ряд локальных и временных форм, значительно отличавшихся друг от друга. Однако, выделение подвидов у представителей рода *Bison* существенно затруднено высокой индивидуальной изменчивостью и половыми различиями. Половой диморфизм по размерам черепа проявляется наиболее ярко в лобном и затылочном отделах, включая роговые стержни (Громова, 1935), т. е. именно в тех частях, которые чаще всего сохраняются в ископаемом состоянии и служат основным материалом для исследований. Более того, половые различия по этим параметрам, по-видимому, превосходят географическую изменчивость и изменчивость во времени (Пузаченко, Раутиан, 2001). Вместе с тем, до последнего времени не было предложено надежного метода определения пола по черепу у *Bison priscus* и *B. schoetensacki*, в связи с чем в подавляющем большинстве случаев пол животных не известен, и ископаемые формы нередко характеризуются значениями промеров, усредненными для самцов и самок взятых вместе (см., например, Верещагин, 1959, с. 450). В результате ненадежного определения половой принадлежности ненадежной оказывается и отнесение отдельных экземпляров к определенным внутривидовым формам.

Остаткам ископаемых бизонов придается большое значение при изучении стратиграфии четвертичных отложений, так как на протяжении плейстоцена род *Bison* прошел ряд филогенетических этапов, связанных с изменением его адаптаций и морфологических признаков (Громова, 1935, 1965; Верещагин, 1959; Вангенгейм, 1961; Флеров, 1979;

Алексеева, 1990 и др.). Из всех внутривидовых форм, описанных для *Bison priscus* Евразии, большинство исследователей признает подвиды *B. priscus longicornis* Grom., 1935 и *B. priscus deminutus* Grom., 1935, выделенные В.И. Громовой (1935) на основании изучения имевшегося в то время черепного материала⁷. К *B. p. longicornis* отнесены наиболее крупные бизоны Евразии с максимальными абсолютными и относительными размерами рогов (длина роговых стержней по большой кривизне не менее 550 мм, а отношение этого промера к анатомической мозговой оси всегда больше 200%). Громова предполагала, что этот подвид приурочен к среднеплейстоценовому хазарскому териокомплексу и был предковой формой для позднеплейстоценового *B. p. deminutus*. Последний отличался ясными признаками измельчания и значительным укорочением рогов.

Диагностические признаки роговых стержней подвидов бизонов, приведенные Громовой (1935), продолжают использоваться до сих пор без всякой коррекции на возможные региональные вариации размеров и формы рогов. Длиннорогий подвид (*B. p. longicornis*) рассматривается как руководящая форма среднеплейстоценовых отложений, а короткорогий *B. p. deminutus* — позднеплейстоценовых. Вместе с тем, накопление новых материалов выявило примеры совместного нахождения остатков бизонов обеих форм в одних и тех же слоях. Так, на Ильской стоянке многочисленные остатки бизонов включали как относительно мелкие кости, так и крупные, неотличимые от соответствующих костей бизонов из хазарского яруса (среднеплейстоценового) средней и нижней Волги (Верещагин, 1959). С.А. Лаухин (1968) показал, что большинство известных *B. p. cf. longicornis* Восточной Сибири происходит из поздних отложений, нередко включающих представителей верхнепалеолитического (мамонтового) фаунистического комплекса. Н.М. Ермолова (1978) отмечала, что в верхнем плейстоцене Южной Сибири наряду с короткорогими присутствовали длиннорогие бизоны, некоторые из которых превосходили по размерам самых крупных хазарских *B. p. longicornis*. М. Скиннер и Г. Кайзен (Skinner, Kaisen, 1947) отмечали, что в Северной Америке одновременно встречались и длиннорогие и короткорогие особи широко распространенного здесь *Bison priscus crassicornis* (Richardson, 1854).

Подобные примеры, а также соответствие между признаками полового диморфизма и различиями длиннорогих и короткорогих бизонов показывают, что экземпляры, определенные как *B. p. longicornis* и *B. p. deminutus*, часто или даже в большинстве случаев представляют собой самцов и самок *Bison priscus*. Это тем более вероятно, поскольку максимальные половые различия в роде *Bison* проявляются именно по длине и обхвату роговых стержней и превосходят географическую и временную изменчивость этих параметров (Пузаченко, Раутиан, 2001). Таким образом, сами по себе короткорогость и длиннорогость бизонов не могут рассматриваться как критерии для определения форм бизонов и геологического возраста отложений, вмещающих их остатки. В связи с этим мы рассматриваем распространение *Bison priscus* на Кавказе без подразделения его на внутривидовые формы.

Очевидно, что изменчивость *B. priscus* не ограничивалась только половыми и индивидуальными различиями, но несомненно проявлялась во времени и пространстве. Неоднократно отмечалось, что в популяциях Западной Европы длиннорогие бизоны были редки и никогда не достигали размеров восточных, а наиболее крупные экземпляры обнаружены на территории Северной Азии и Северной Америки (Громова, 1935, 1965; Ермолова, 1978; Флеров, 1979). Бизоны Кавказа уступали в размерах животным Русской равнины того же времени (Верещагин, 1959). Значительные изменения размеров, укрупнение и измельчание, были ведущими компонентами не только географической изменчивости бизонов, но и изменчивости во времени. Аналогичные колебания размеров и «моды» на измельчание прослеживаются у многих крупных млекопитающих (например, *Alces*, *Cervus*, *Capreolus*, *Ovis*, *Sus*, *Saiga*, *Elephas* и др.) и, вероятно, подчиняются общим закономерностям.

Общее увеличение размеров животных легко объяснить такими индивидуальными адаптациями как снижение доступности для хищников и повышение эффективности

⁷ К.К. Флеров (1979) свел эти подвиды в синонимы ранее описанных *B. priscus priscus* Bojanus, 1827, *B. priscus crassicornis* (Richardson, 1854) и *B. priscus mediator* (Hilzheimer, 1918), предполагая очень широкие ареалы этих подвидов. Однако большинство исследователей, работавших на территории бывшего СССР, придерживались внутривидовой структуры, предложенной Громовой (1935), либо же определяли первобытных бизонов до вида.

использования пищевых ресурсов в процессе роста и жизнедеятельности. Поэтому тенденция укрупнения существует всегда, если не приходит в противоречие с воздействием каких-либо иных факторов. Напротив, уменьшение размеров особей по сравнению с непосредственными предками (измельчение) часто не удается интерпретировать с точки зрения индивидуальных приспособлений. Адаптивное значение измельчения, по-видимому, состоит в поддержании необходимой численности популяции при ухудшении условий существования. Действительно, ухудшение условий означает сокращение территории, занимаемой популяцией, и (или) необходимых жизненных ресурсов. В результате снижается суммарная биомасса популяции, которую способны поддерживать имеющиеся ресурсы. Это может осуществляться как за счет уменьшения численности, так и за счет уменьшения размеров отдельных особей. Эффективная численность становится важным лимитирующим фактором, так как ее снижение ниже определенного уровня приводит к потере устойчивости популяции (способности надежно воспроизводиться в череде поколений), и любые случайные причины могут привести к ее полному исчезновению. Иными словами, измельчение представляет собой адаптивную реакцию популяции (не сводимую к индивидуальным приспособлениям) на ухудшение условий, при которой допустимая биомасса оказывается представленной относительно мелкими, но более многочисленными животными.

Таким образом, единовременно существующие популяции могут быть дифференцированы по размеру входящих в их состав особей, причем относительно маленькие по численности популяции, существующие в субоптимальных условиях, должны состоять из более мелких особей. При прочих равных условиях такие популяции чаще встречаются на периферии видového ареала и на островах⁸, тогда как животные наиболее крупных размеров характерны для центральных областей распространения вида (Флеров, 1979), где эффективная численность популяций обычно высока как за счет обширной территории, обеспечивающей жизненные ресурсы, так и за счет свободного обмена особями с соседними популяциями.

Поскольку Кавказ и Западная Европа представляли собой окраины огромного ареала *B. priscus*, вполне закономерно, что они были населены относительно мелкими формами бизонов.

Укрупнения или измельчения в ответ на локальные изменения обстановки могут происходить в разных частях ареала независимо. Так, в среднем плейстоцене наиболее крупные бизоны были распространены в Восточной Европе, Сибири и Монголии (*B. p. gigas* Flerov, 1969), а также в южной части США и в Северной Мексике (*B. p. latifrons* Harlan, 1825). Очевидно, оба подвида приобрели крупные размеры независимо.

Расцвет *B. priscus* происходил в условиях похолодания и развития открытых ландшафтов и был связан с формированием челюстного аппарата, приспособленного к питанию высоко абразивными луговыми травами (Верещагин, 1959; Флеров, 1979). Вместе с потеплением климата открытые пространства сокращались и возникали обширные массивы леса, что ограничивало территории, пригодные для обитания степных форм бизонов. В результате происходило сокращение численности популяций и измельчение животных, что наиболее отчетливо прослеживается, начиная со времени ресс-вюрмского межледниковья. В разных частях ареала первобытного бизона этот процесс развивался независимо и диахронно. Так, в Западной и Центральной Европе измельчение бизонов началось раньше, чем в Восточной Европе и особенно в Азии; популяции Западной Сибири ресс-вюрмского времени еще состояли из крупных бизонов, а измельчение началось в начале вюрма. В это же время в Восточной Сибири, на Аляске и в Канаде еще жили крупные длиннорогие *B. priscus* (Ермолова, 1978; Флеров, 1979).

Сокращение территорий, занятых открытыми пространствами, и развитие лесов привело в самом конце плейстоцена к исчезновению первобытного бизона. Наиболее поздние находки *Bison priscus* на Кавказе отмечены Бурчаком-Абрамовичем и Векуа (1980) в голоцене Западной Грузии (неолитические отложения Грота Сацурблиа). В

⁸ Подчеркнем еще раз, что сказанное об адаптивном значении измельчения относится только к крупным млекопитающим. Для островных фаун известны яркие примеры значительного увеличения размеров рептилий, насекомых, грызунов и др. (см., например, Voegtschoten, Sondaar, 1972; Heaney, 1978). Их, как правило, можно объяснить внедрением этих форм в экологическое пространство, не полностью занятое крупными млекопитающими. Вопрос о гигантских формах мелких млекопитающих несомненно заслуживает отдельного подробного обсуждения, но не в рамках настоящей работы.

это время и даже раньше уже существовал зубр (*Bison bonasus*), а первобытный бизон практически исчез на всей территории своего некогда обширного ареала. Сохранение поздних популяций *B. priscus* именно на Кавказе, по-видимому, вполне закономерно и является лишь одним из серии примеров переживания здесь древних реликтовых форм в те геологические времена, когда на территории Западной и Восточной Европы они уже полностью исчезли (Верещагин, 1959; Бендукидзе, 1979; Барышников, 1987). Этому способствовали расчлененность горного рельефа, разнообразие ландшафтов и богатство растительного мира, а в позднем плейстоцене и голоцене к этим факторам добавлялась еще относительно малая доступность горных местообитаний для человека.

Позднеплейстоценовое измельчание наблюдалось по всему ареалу бизонов. С их исчезновением в конце вюрмского времени появились зубры, в связи с чем создавалось впечатление, что бизоны «везде превращаются в мелкого тонкорогого *Bison bonasus*» (Громова, 1965, с. 113). Аналогичный вывод сделал Верещагин (1959, с. 376—377) в отношении зубров кавказского подвида (*B. bonasus caucasicus*), рассматривая их как несомненных прямых потомков местных плейстоценовых бизонов. Однако такое представление подразумевает, что дивергенция подвидов зубров произошла еще на стадии обособления европейских и кавказских популяций первобытного бизона, т. е. раньше, чем появился сам вид зубр. Независимое возникновение каждого из подвидов зубра от местных форм *B. priscus* равносильно признанию их подвидами последнего (точнее, в соответствии с правилами зоологической номенклатуры, понижением ранга первобытного бизона до подвида в составе *B. bonasus*), либо же самостоятельными видами, независимо возникшими от общего предка. Если же следовать общепринятой точке зрения, т. е. рассматривать зубров как самостоятельный и единый вид, включающий несколько подвидов (кстати, это мнение разделяют Громова и Верещагин), то необходимо признать, что измельчание первобытных бизонов завершилось их вымиранием на большей части ареала, а появление зубров произошло однократно и в пределах ограниченной территории, населенной генетически связанной популяцией.

Наиболее существенным параметром, обозначающим формирование вида *Bison bonasus* был не размер животных, а утрата адаптаций, связанных с жизнью в открытых ландшафтах, и приспособление к жизни в смешанных лесах (т. е. изменение занимаемой экологической ниши). Этот процесс, по-видимому, проходил в периферийных популяциях (вероятно, в Западной Европе), где никогда не возникали наиболее специализированные гигантские формы *B. priscus* и признаки измельчания появились раньше, чем в других частях ареала. Это позволило осуществить смену типа адаптаций раньше, чем произошло полное вымирание. Появление зубра в остальных частях ареала следует признать результатом миграций, которые, как можно видеть на примере древнейших представителей *Bison*, могут занимать минимальные отрезки геологического времени и выглядеть как моментальное событие.

Конец вюрма в Европе характеризуется присутствием формы промежуточного размера между измельчавшими *B. priscus* и современными *B. bonasus*. Эта форма была описана М. Хильцгеймером (Hilzheimer, 1918) как подвид зубров *B. bonasus major* Hilzheimer, 1918. Экземпляры, отнесенные к данному подвиду известны и на Кавказе — из песчано-гравийного слоя окрестностей озера Севан у истоков р. Занги (Громова, 1935).

Судя по сопутствующей фауне и реконструкциям голоценовых ландшафтов, а также по строению челюстного аппарата, зубры Кавказа были обитателями мезофитной лесостепи и широколиственных лесов горных склонов по долинам рек и на высоких плоскогорьях. Начиная с раннего голоцена, их остатки встречаются как среди кухонных отбросов, так и в отложениях, не связанных с деятельностью древнего человека.

По-видимому, к зубру следует отнести некоторые материалы, датированные самым концом плейстоцена, в частности, образцы из стоянки Матузка на Кубанском Кавказе, определенные как *Bison* sp. (Барышников, Голованова, 1989). Об этом свидетельствуют малые размеры верхнего моляра M^3 из этого местонахождения ($29,1 \times 16,5$ мм), соответствующие, по нашим данным, наименьшим значениям этих параметров у современных зубров кавказского и беловежского подвидов⁹. Поскольку обсуждаемый M^3 обнаружен в

⁹ Напомним, что преобразование зубного аппарата (сокращение размеров и упрощение жевательной поверхности) было одним из ведущих признаков при смене открытых ландшафтов (характерных для *B. priscus*) на лесостепные и лесные местообитания.

мустьерском слое, подстилающем голоценовые отложения (Барышников, Голованова, 1989), можно предположить, что зубр появился на Кавказе еще в конце плейстоцена, т. е. в самом начале существования этого вида.

В начале голоцена ареал зубра на Кавказе (как и в остальных частях Евразии) был значительно больше, чем в историческое время, и включал Западное Закавказье и Малый Кавказ; в Восточном Закавказье, на Армянском и Иранском нагорьях зубры никогда не были многочисленны, но встречались по крайней мере во 2—3 тысячелетии до н.э., а возможно, и существенно позже (рис. 1). Ранние зубры заметно превосходили современных по размеру. Это, вероятно, отражает большую эффективную численность популяций, связанную с относительно благополучными условиями существования на более обширных территориях. Так, например, у вышеупомянутого зубра с побережья оз. Севан (ЗИН № 13284) продольный и поперечный диаметры рогового стержня равны 83×75 (Громова, 1935), тогда как у самцов поздних кавказских и беловежских зубров эти промеры, по нашим данным, составляют в среднем $76,9 \times 69,2$ и $74,3 \times 68,4$ мм, соответственно (у самок роговые стержни еще тоньше).

Зубр, хотя и имел достаточно широкое распространение на Кавказе, очевидно, занимал менее видное место в голоценовых сообществах, чем первобытный бизон — в сообществах позднего плейстоцена. Так, доля костей зубров в «кухонных остатках» обычно не превышает нескольких процентов (табл. 3). Исключение составляет пещера Гварджилас-Клде (Западная Грузия), где 41% костей был отнесен к *Bison bonasus ?caucasicus* (Верещагин, 1959, с. 122—124). Столь высокая доля зубров резко отличает данное местонахождение от всех остальных, включая другие голоценовые стоянки Западной Грузии (Холодный Грот, Самеле-Клде, Сагварджиле). Весьма возможно, остатки *Bison* из Гварджилас-Клде (или их часть) были отнесены к *Bison bonasus* ошибочно, тем более что при первоначальном описании в фауне этой стоянки был указан *B. priscus*, а не *B. bonasus* (Смирнов, 1923—1924); присутствие *B. priscus* в Гварджилас-Клде упомянуто и Верещагиным (1959, с. 449) при обсуждении географической и стратиграфической изменчивости бизонов (к сожалению, в этом разделе автор не приводит данные о доле или количестве костей, обнаруженных в местонахождении). В то же время, первобытные бизоны нередко составляют значительную часть остатков крупных млекопитающих в палеолитических слоях, что было зарегистрировано, в частности, в верхнеплейстоценовых стоянках Западной Грузии: Сакажиа, Гроты Уварова и Бараташвили, Мгвимеви (Верещагин, 1959), пещеры Цуцхватского комплекса (Бурчак-Абрамович, Векуа 1980). Таким образом, бизон, обнаруженный в Гварджилас-Клде, видимо, является *B. priscus* с типичным для него высоким процентом от общего количества костей крупных млекопитающих.

Помимо перечисленных местонахождений, остатки *Bison bonasus* известны также в мезолитических слоях многослойной пещеры Цона (Закавказье, Южная Осетия), на стоянках Арухло-1 (Восточная Грузия), Чох (внутренний Дагестан) и в четырех дзуарах (капищах) в бассейне р. Урух в Северной Осетии (Дигоризед, Лесгор 1 и 2, Дунта) (Бурчак-Абрамович, Наниев, 1954; Верещагин, 1959; Бендукидзе, 1979). Ни в одном из этих местонахождений доля зубров не превышала нескольких процентов от общего количества костей крупных млекопитающих, что, по-видимому, свидетельствует об относительно невысокой плотности их популяций в пределах всего Кавказского перешейка. Сравнительно малая роль зубра как промыслового вида косвенно подтверждается практически полным отсутствием скульптурных и плоских изображений этого зверя у древних племен Кавказа (Верещагин, 1959); не дошли до нашего времени и старые песни или легенды о зубрах (Башкиров, 1939). Топонимическим исключением является гора Домбай-Ульген — одна из высочайших вершин в западной части Главного Кавказского хребта — несомненно получившая свое название от когда-то водившихся здесь зубров (домбай — зубр по-осетински).

Таким образом, различные формы бизонов известны на Кавказе на протяжении всей четвертичной истории вплоть до современности (табл. 1). Они последовательно сменяют друг друга во времени и представляют почти все основные этапы развития этой филогенетической ветви:

(1) Древнейшие бизоны Кавказа (они же древнейшие бизоны Европы) — *Bison tatanensis* Verestchagin, 1959 — отличаются мелкими размерами и небольшими относительно массивными рогами.

(2) Значительно более крупный *Bison schoetensacki* известен из нескольких местонахождений как Предкавказья, так и Закавказья.

(3) Самый крупный (по крайней мере в отношении размеров черепа) представитель рода бизонов *Bison priscus* представлен во многих средне- и верхнеплейстоценовых местонахождениях вплоть до голоцена; в среднем плейстоцене он достигал особенно крупных размеров (хотя и уступал первобытным бизонам Русской равнины и Сибири), но значительно измельчал к концу плейстоцена.

(4) Резко измельчавший в послеледниковье *Bison bonasus*, сформировавший на Кавказе самостоятельный подвид *B. bonasus caucasicus* Satunin, 1904 и доживший здесь до 1927 г.

Таким образом, на Кавказе не представлены только самый ранний этап развития бизонов (*Bison sivalensis*, известный только из позднеплиоценовой фауны южной Азии) и локальные формы, например, американские бизоны (*Bison bison bison* и *B.b.athabascae*).

Вслед за Громовой (1935) большинство российских и иностранных исследователей рассматривают приведенный ряд форм, сменяющих друг друга во времени, и как филогенетическую последовательность. Однако существует альтернативная точка зрения на эволюцию рода *Bison*, предполагающая, что в Европе сосуществовали две параллельные ветви, которые с раннего миндель-рисса развивались самостоятельно (Hilzheimer, 1918). Одна ветвь (*Bison priscus*) освоила открытые и полуоткрытые пространства и существовала в Европе до конца рисс-вюрма, оставив современных потомков только в фауне Америки (*Bison bison*). Вторая ветвь, ведущая свое начало от поздних *Bison schoetensacki*, существовала в лесных областях Европы вплоть до конца вюрма, когда она превратилась в настоящего зубра *Bison bonasus*. Иными словами, эта гипотеза рассматривает *Bison priscus* и *Bison bonasus* не как предка и потомка, а как сестринские формы и сближает зубра с бизоном Шетензака¹⁰.

Флеров (1979, с. 121) считал, что наиболее существенное возражение против представлений Хильцхаймера состоит в том, что с позднего Зюссенборна (поздний миндель) до позднего Таубаха (поздний рисс-вюрм) не известно остатков лесных бизонов. Для этого отрезка времени пока известны только бизоны открытых пространств. Вместе с тем, он отмечал, что это не может считаться доказательством отсутствия лесных бизонов, т. к. они могли быть оттеснены в это время в ограниченные по площади районы, где по тем или иным причинам не было сделано палеонтологических находок.

К этим аргументам можно добавить еще результаты сравнительных генетических исследований (см. главу 8). Современные зубры и американские бизоны оказались очень близки друг другу генетически (как формы одного вида), в связи с чем независимое развитие их предков на протяжении значительной части плейстоцена представляется маловероятным.

Таким образом, гипотеза о филогенетической преемственности форм в ряду *Bison tatanensis*—*B. schoetensacki*—*B. priscus*—*B. bonasus* и, в частности, о происхождении зубра от *B. priscus* представляется более обоснованной фактическими данными, чем альтернативная точка зрения.

Помимо раннего *Bison bonasus major* Hilzheimer, у зубров выделяются еще четыре подвида:

(1) Номинативный подвид *Bison bonasus bonasus* Linnaeus (беловежский, или литовский, зубр) — обитатель равнинных смешанных лесов с низким снежным покровом и умеренным климатом; был полностью истреблен в природе в 20-х годах XX века, сохранился в зоопарках и частных парках, благодаря чему был восстановлен.

(2) Трансильванско-карпатский *Bison bonasus hungarorum* Kretzoi, 1946 — система Карпат и Трансильвания; полностью истреблен около 1790 г.

(3) Кавказский подвид *Bison bonasus caucasicus* Satunin 1904; первоначально был широко распространен на Кавказе, в Закавказье и Северном Иране. В историческое время ареал сократился, и зубр сохранился только в северо-западной части Главного Кавказского хребта; полностью истреблен в 1927 г.; среди современных зубров представлены потомки от гибридизации кавказского и беловежского зубров (см. главу 2).

¹⁰ Эту гипотезу нередко называют дифилетической (Громова, 1935, 1965; Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980) в отличие от монофилетической гипотезы Громовой. По нашему мнению, такое название неудачно, т. к. термины монофилетический и дифилетический обозначают происхождение какого-либо таксона от одной или двух предковых групп, соответственно. Обсуждаемые гипотезы отличаются по оценке родства и преемственности между видами *B. schoetensacki*, *B. priscus* и *B. bonasus*, но ни одна из них не утверждает, что современные зубры происходят от обоих плейстоценовых видов.

(4) Горный зубр *Bison bonasus montanus* Rautian, Kalabushkin, Nemtsev, 2000 — современная форма зубров, восстановленная в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике (Северо-Западный Кавказ) на территории, ранее населенной кавказским подвидом.

Вопрос о времени и месте возникновения каждого из подвидов (кроме последнего, который будет подробно охарактеризован в последующих главах настоящей работы) остается открытым. Остатки ископаемых зубров, обнаруженные на Кавказе, нередко определяют как *Bison bonasus ?caucasicus* (см. Верещагин, 1959). Возможно, такое определение — дань представлениям о происхождении кавказского подвида непосредственно от местных *B. priscus* (см. выше). Если же исходить из возникновения зубра где-то в Западной Европе, то он должен был распространиться в дальнейшем по всему своему ареалу и сформировать локальные географические формы. Как отмечалось выше, зубр появляется на Кавказе примерно тогда же (в геологическом масштабе времени), когда обособливается как самостоятельный вид. Вполне возможно, что основной комплекс особенностей кавказских зубров также сформировался очень рано. Так, С.С. Шварц (1980) показал, что таксоны разного ранга, в частности, подвиды и включающие их виды, могут быть одного возраста, т. е. возникать в результате одного и того же акта адаптивной радиации. Темпы эволюции, которые развивают крупные млекопитающие, нередко бывают очень высоки, поэтому можно предположить, что формирование подвидовых особенностей кавказского зубра заняло минимальный отрезок времени.

Интересно, что у трансильванско-карпатских и кавказских зубров отмечены близкие комплексы отличий от равнинных беловежских зубров: более легкое тело и череп, плоская лобная поверхность, короткий и курчавый волосяной покров и др. Эти признаки могли сформироваться параллельно в процессе адаптации к локальным горным условиям, но могли развиваться и благодаря взаимодействиям между популяциями, как на этапе расселения зубра, так и в более поздние времена. Это было возможно, поскольку кавказские и восточно-европейские популяции зубров, по-видимому, сохраняли связи по лесистой долине Дона до средневекового времени (Верещагин, 1959), а возможно, и позднее (Кириков, 1979).

Таким образом, бизоны Кавказа развивались в тесной связи с популяциями остальных частей ареала. Расцвет рода был связан с похолоданиями и приходился на средний и поздний плейстоцен — времена широкого распространения многочисленных стад степных форм *B. priscus*. Наступившее после вюрма потепление оказалось пагубным для всей мамонтовой фауны, приспособленной к жизни на открытых пространствах, и для первобытного бизона, как одного из ее основных членов. Негативный эффект климатических и связанных с ними ландшафтных преобразований усугублялся нарастающим антропогенным прессом — прямым истреблением и оккупацией человеком открытых ландшафтов. Появление зубров (*B. bonasus*) означало возврат к лесному образу жизни, характерному для «прапразубров» — *B. shoetensacki*, и позволило перейти на использование ресурсов, предоставляемых расширившимися лесными и лесостепными ландшафтами. Вместе с тем, ни по ареалу, ни по численности популяций зубр уже не мог сравниться с *B. priscus*, представляя, по выражению Верещагина (1959, с. 450), «реликт плейстоценовой эпохи».

Резкая активизация деятельности человека и превращение его в глобальный геологический фактор предопределили судьбу зубров. Как прямое истребление зубра, так и сокращение территорий, пригодных для жизни этого вида, привели в конце концов к его полному уничтожению в природе. Не была исключением и территория Кавказского перешейка, хотя здесь исчезновение зубра произошло позже, чем в остальных частях ареала.

Сведения о распространении кавказского зубра и динамике его ареала¹¹ немногочисленны и относятся почти исключительно к XVIII, XIX и началу XX вв. О предшествующих эпохах существуют только отрывочные данные. Первые письменные упоминания о зубрах Кавказа встречаются в описании охот Абала-хана в Аране (зимой 1275—1276 г.) и Газан-хана в Тальше (1301—1302), где среди прочей дичи летописец Рашид-Ад-Дин упоминает «горных буйволов». Слухи о каких-то диких быках в горах Тальша и Эльбурса сохранились до 19 столетия. Возможно, вымирание зубров здесь произошло примерно в то же время, что и в лесах Центрального Кавказа, или несколько раньше, т. е. в XVIII—XIX вв.

¹¹ По Башкирову (1939), Верещагину (1959), Соколову (1959), Гептнеру и др. (1961).

Об обитании зубров на ныне обезлесенной наклонной равнине и в горах Центрального Предкавказья говорят «коллекции» черепов в осетинских святилищах-дзуарах XVIII—XIX веков (Верещагин, Наниев, 1949); упоминается о зубрах Центрального Кавказа и в государственных документах Российской империи середины XVII века («Полное собрание законов Российской Империи с 1649 года», цит. по Гептнер и др., 1961).

Зубры несомненно были широко распространены в Предкавказье, и ареал их здесь соединялся с ареалом донских популяций, о чем свидетельствуют находки остатков зубра в средневековой крепости Саркел в низовьях Дона у станицы Цимлянкой (VIII—XIII вв.). В первой половине XVII века зубры встречались по обоим берегам Днестра и заходили в Молдавию из Подолии и причерноморских степей; в бассейне нижнего течения Дона они местами оставались еще в первой половине XVIII века и исчезли, по-видимому, к концу этого столетия (Кириков, 1979).

В XIX веке зубр встречался в лесной зоне северного склона Главного Кавказского хребта и его предгорий от западной оконечности в районе рек Пшехи и Пшиша и по крайней мере до р. Урух на восток, а весьма вероятно, что и до Военно-Грузинской дороги. На южном склоне Главного хребта звери жили в это время только на самом западе, доходя до границы тогдашних Абхазии и Мегрелии. Они встречались на Абхазском хребте и в горах над Сухуми.

Область обитания очень быстро сокращалась, чему безусловно способствовало распространение дальнобойного оружия у населения и сведение лесов. На востоке в бассейне Уруха зубр исчез в самом начале XIX в. и лишь немногим позже на территории нынешней Кабардино-Балкарии. Общая численность зубров в 70-х годах XIX века, по-видимому, еще превышала 2000 голов, но резко сокращалась в дальнейшем.

На рубеже XIX и XX веков ареал сократился до «очага» в верховьях р. Кубань (бассейны рек Лаба, Белая, Уруп) под охраной в угодьях Великокняжеской Кубанской Охоты (ныне Кавказский государственный природный биосферный заповедник), где обитало несколько сотен зубров. Кубанская охота (общей площадью 522 тыс. га) приобрела статус охраняемой территории в 1888 г., специально для организации здесь «правильной охоты» и сохранения кавказского зубра. Возможно, в то время небольшая популяция зубров сохранилась также в верховьях речек Шахэ, Сочи, Мзымты, Псоу, Бзыби, Кодори и Ингури.

К 1917 году численность зубров, по-видимому, не превышала 500 голов. Появление на территории Кубанской охоты после Октябрьского переворота 1917 г. пастухов со стадами скота, лесорубов, дезертиров и охотников, вооруженных трехлинейными винтовками, ознаменовало последний этап существования кавказского зубра. Большая часть зверей была быстро перебита, а в 1919 г. вспыхнула эпизоотия, вероятно, занесенная в горы домашним скотом. К 1920 г. поголовье зубров сократилось до 50, в том числе в районе Киши—Хамышки обитало не менее 20 животных.

Преследование зубров браконьерами продолжалось даже после организации Кавказского заповедника на месте Кубанской охоты (1924 г.). С 1921 по 1926 г. было отмечено несколько случаев убоя зубров: близ станицы Линейной, в 50 км западнее Майкопа (1921 г.), близ горы Гефо (1923 г.), в верховьях Кодера (1925—1926 гг.), на Алоусе и Мастакане. В 1927 г. на горе Алоус браконьеры убили последних трех кавказских зубров (Башкиров, 1939). С этого момента вольно живущих зубров не осталось, поскольку в Беловежской пуше они были полностью истреблены уже в 1921 г. Для последующего возрождения зубров и возвращения их в природную среду были использованы животные, жившие в неволе.

Все современные вольные популяции этого вида созданы человеком и не могут существовать без постоянной охраны. Поэтому проблема сохранения зубра еще не может считаться решенной. В последние годы, в связи с экономическими проблемами в нашей стране и других странах СНГ, положение зубров резко ухудшилось, и мировое поголовье сократилось впервые со времен Второй мировой войны. Больше всех пострадали зубры Кавказа, численность горного подвида уменьшилась втрое и почти полностью истреблены вольные популяции кавказско-беловежской линии. В этой связи, сейчас необходимы экстренные меры для спасения зубра, чтобы история 1920-х годов не повторилась вновь.

Глава 2. ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЗУБРОВ КАВКАЗА

Историю зубров в XX веке можно разделить на несколько этапов. В начале века существовали вольные популяции Беловежской пуши и Северо-Западного Кавказа, состоявшие из нескольких сотен особей каждая. Затем их численность резко сократилась, и вид был полностью истреблен в природе, лишь несколько десятков экземпляров сохранились в частных парках и зоологических садах. Последовавший за этим этап спасения зубра состоял в получении максимально большого потомства путем разведения в вольерах под контролем человека. И, наконец, возросшая численность животных позволила приступить к их реинтродукции в природу.

В настоящее время на Кавказе существует четыре популяции зубров, одна из которых населяет Кавказский государственный природный биосферный заповедник (КГЗ) и относится к горному подвиду (*Bison bonasus montanus*), две — к кавказско-беловежской линии разведения (Северо-Осетинский и Тебердинский государственные заповедники) и одна — смешанного происхождения — основана горными зубрами из КГЗ и кавказско-беловежскими из нескольких зубропитомников (табл. 4). Еще три созданные популяции — две на Центральном Кавказе (Ассинский заказник и Сунженское охотхозяйство) и одна в Закавказье (Исмаиллинский заповедник) — полностью истреблены к началу 1990-х годов (Павлов, 1999).

Разведение зубров в неволе хорошо документировано, что позволяет проследить историю формирования современных популяций Кавказа и генеалогические связи

Таблицы 4

Количество и происхождение животных, давших начало вольным популяциям Кавказа (в сравнении с крупнейшими популяциями мира)

Популяция	Завезено зубров		Годы завоза зубров	Питомник поставщик животных
	всего	самок		
Кавказский государственный природный биосферный заповедник	20	4	1940—1959	Аскания-Нова, ПБП, ПТЗ
Нальчикское охотхозяйство, Кабардино-Балкария	35	17	1959—1967	КГЗ, ПТЗ, ОГЗ, БП
Цейский заказник и Северо-Осетинский заповедник	48	32	1964—1968	ПТЗ, БП
Тебердинский заповедник, Архызский участок	29	13	1968—1981	ПТЗ, ОГЗ
Ассинский заказник Центральный Кавказ	49	26	1970—1975	ПТЗ, ОГЗ, БП
Сунженское охотхозяйство Центральный Кавказ	10	5	1987	ОГЗ
Исмаиллинский заповедник, Азербайджан	12	6	1969	ПТЗ, ОГЗ
Беловежская пуца, Беларусь	49	18	1964—1991	БП, ПТЗ, ПБП
Беловежская пуца, Польша	38	24	1952—1966	ПБП
Буковинское и Зубровица о/х	23	14	1970—1977	БП, ПТЗ, ОГЗ
Бещады	63	29	1963—1982	ПБП
Цуманское и Клеванское о/х	23	14	1965—1968	БП

Примечание: БП — Беловежская пуца (Беларусь); ПБП — Беловежская пуца (Польша); КГЗ — Кавказский государственный природный биосферный заповедник; ОГЗ — Окский государственный заповедник; ПТЗ — Приокско-Террасный государственный заповедник.

животных из питомников и зоопарков на протяжении значительной череды поколений от основателей¹ до выпуска животных в природу.

Как известно, кавказский подвид зубра (*Bison bonasus caucasicus*) был полностью истреблен, и среди родоначальников современных зубров значится единственный представитель этого подвида по кличке Кавказ, ЕВРВ² № 100 (рис. 2а). По данным племенных книг он был пойман в трехмесячном возрасте егерями Кубанской охоты, в мае 1907 г., на склоне горы Пшекиш в Тишковой балке (Северо-Западный Кавказ). Его родители не известны. В том же году зубренка доставили в зверинец Беловежской пуши, а в 1909 г. Николай II подарил его графу Арниму, который временно передал его на содержание известному торговцу животными Гагенбеку (Гамбург). В Гамбурге зубр жил до 1922 г., когда был перевезен Арнимом в Бойтценбург (Boitzenburg), где он дожил до естественной смерти 26 февраля 1925 г. в возрасте около 18 лет. От скрещивания Кавказа с беловежскими зубрицами родилось семь телят (3 быка и 4 коровы) — первых представителей кавказско-беловежской линии разведения зубров.

По данным Государственной племенной книги (ГПК, 1956) во второй половине XIX века было поймано и доставлено в Москву и Беловежскую пушу еще по крайней мере два живых зубренка кавказского подвида. Один из них — бык 1866 г. р. (названный Казбич, ГПК³ № 38), пойманный в урочище Верхний Уруп (Карачаево-Черкесия), был привезен в Московский зверинец в 1867 г.

Еще один бычок, родившийся 12 мая 1899 года, 25 мая того же года был доставлен в Кубанскую охоту (Псебай), а в октябре — в Беловежский зверинец. Там он жил в течение несколько лет под именем Казан, ГПК № 58 (Карцов, 1903; Заблоцкий, 1956, с. 39). Документы, касающиеся Беловежской пуши, были утрачены во время Первой мировой войны. По этой причине для Казбича и Казана (как и для большинства животных, родившихся в XIX веке) указаны только даты рождения и перемещения. Сведения об участии в размножении и продолжительности жизни не сохранились.

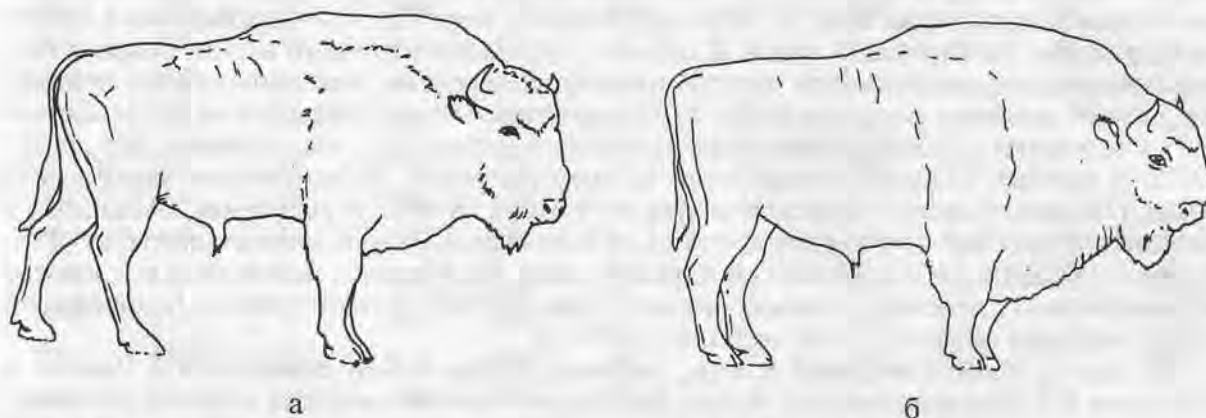


Рис. 2. Прорисовки с фотографий представителей кавказского и беловежского подвида зубров: а — бык Кавказ № 100, основатель современных горной и кавказско-беловежской линий разведения зубров. Его «генетический вклад» в отдельные вольные популяции составляет в среднем от 3 до 6%; б — бык Плебейер № 45 — предок всех ныне живущих зубров, внесший наибольший генетический вклад (по сравнению со всеми остальными родоначальниками современных зубров). Он является препотентным производителем и присущие ему признаки экстерьера широко представлены у зубров. По прорисовкам хорошо видны особенности экстерьера: у кавказца более легкое телосложение, голова относительно большая, лицевой отдел вытянутый. У беловежца лицевой отдел значительно короче, туловище более растянуто, выражена холка и большая глубина груди, что создает более массивный формат.

¹ Основателями или родоначальниками современных зубров называют неродственных друг другу животных (точнее, животных, для которых нет информации о кровном родстве друг с другом), родившихся в самом конце XIX и начале XX века, сохранившихся после полного истребления вида в природе и внесших вклад в генофонд современных зубров.

² European Bison Pedigree Book (1947—1998) — регулярно издаваемый список всех зубров; для родившихся и живущих в неволе указаны родители, дата и место рождения, перемещения, дата смерти и пр.

³ Наряду с номерами, присвоенными каждому зубру в ЕВРВ, в России одно время использовали также независимую нумерацию по Государственной племенной книге (ГПК, 1956). В тех случаях, когда животные не имеют номера по ЕВРВ, мы приводим их номер по ГПК.

Вместе с тем, в конце XIX века широко дискутировалась проблема неблагополучного состояния зубров Беловежской пуши (Büchner, 1895; Карцов, 1903; Кулагин, 1919; и др.), и в качестве одной из основных причин выдвигалось вырождение в результате близкого родства зубров пуши. Поэтому одна из целей привоза кавказских зубров в Беловежский зверинец состояла в «освежении крови», и Казана с самого начала предполагалось использовать в качестве производителя. Судя по датам рождения, потомками Казана потенциально могли быть шесть животных, родившихся в Беловежском зверинце⁴ и ставших прародителями современных зубров: Биберштейн (ЕВРВ № 85m⁵), Бильдунг (86f), Бильма (89f), Гарде (95f), Гатчина (96f) и Бибер (123m). Однако, за отсутствием надежных сведений, принято считать, что эти животные происходят от неизвестных родителей беловежского подвида, а Казбич и Казан потомства не оставили (Башкиров, 1939; ГПК, 1956), и их генетический вклад в популяцию современных зубров никогда не берется в расчет.

Таким образом, кавказская генетическая составляющая современных зубров (как горных, так и кавказско-беловежских) рассчитывается по генетическому вкладу (доли крови) быка Кавказа (№ 100). Поскольку в 1927 г. был убит последний представитель кавказского подвида, восстановление зубра на Кавказе можно было вести только на основе равнинных животных с примесью кавказских.

История беловежского или литовского подвида зубра (*Bison bonasus bonasus*) достаточно подробно освещена в литературе (Усов, 1865; Крестовский, 1876; Карцов, 1903; Кулагин, 1919; Wróblewski, 1927; Заблоцкий, 1959; Гептнер и др., 1961; Русек, 1991; и др.), и в наши задачи не входит ее изложение, поскольку чистокровных беловежцев никогда не выпускали на территории Кавказа. Мы рассмотрим только некоторые аспекты разведения беловежских зубров, важные для понимания их роли в восстановлении зубров на Кавказе⁶.

Накануне первой мировой войны численность зубров беловежского подвида составляла около 1000 голов. Большая часть (735—785) обитала в Беловежской пуше, единственном месте в природе, где благодаря специальным охранным мерам сохранилась вольная популяция. Еще 22 зубра содержали в зверинце, организованном в 1860 г. на территории Беловежской пуши. В течение длительного времени в пуше сохранялась ограниченная по численности популяция зубров, вероятно, связанных более или менее тесным кровным родством (табл. 5). В зверинце обычно содержали не более 20 особей, в основном потомков животных из вольной популяции, скрещивавшихся между собой и поэтому связанных еще более тесным родством. В охотничьем парке князя Плесс (Пшина, Верхняя Силезия) обитало 74 зубра. В 1917 г. 36 зубров находилось в Гатчинской царской охоте (окрестности С.-Петербурга), 22 — в охотничьем парке «Пилявино» (Украина) и 9 в Крымской царской охоте. Кроме того, небольшое количество зубров обитало в зоосадах и парках разных стран. Все они происходили из Беловежской пуши, главным образом, из ее зверинца (табл. 6).

В период первой мировой войны, последовавших за ней революций в России и Германии и в годы гражданской войны погибли все вольно живущие зубры. В Беловежской пуше последний зубр был убит 9 февраля 1921 г.; в Пилявино — в 1917 г.; в Гатчинской охоте и в Крыму — в 1919 г. От стада, принадлежавшего князю Плесс, уцелело всего три зубра (Юргенсон, 1956).

Таким образом, зубры сохранились только в неволе, причем и здесь их численность сократилась к 1927 г. до 48 особей⁷. Это объяснялось тем, что в условиях зоопарков зубры размножались плохо или не размножались совсем. Чтобы изменить положение, было открыто несколько новых зубропитомников в Польше, Германии и Швеции. Это дало свои плоды, и в 1944 г. мировая популяция зубров достигла 146 особей.

⁴ Указания И.П. Белоусовой (1993а, 1999) о том, что эти животные были отловлены из «дикого беловежского стада» ошибочны, см. ГПК (1956, с. 42—44).

⁵ Здесь и далее, если не указано иное, мы приводим номера животных по ЕВРВ, значок f после номера обозначает самку и m — самца.

⁶ В основном, по П.Б. Юргенсону (1956) и М.А. Заблоцкому (1959).

⁷ В СССР в это время зубры были только в заповеднике Аскания-Нова: одна бесплодная корова (Бируля, ЕВРВ № 61) и два быка Бирон (№ 126) и Белизар (№ 23), которых использовали для возвратного скрещивания с асканийскими зубробизонками.

Динамика численности зубра в Беловежской пушке и зверинце при ней по Карцову (1903) с дополнениями

Год	Число в Пушке		Год	Число в Пушке		Число в зверинце	Год	Число в Пушке		Число в зверинце
	всего	из них приплод		всего	из них приплод			всего	из них приплод	
1809	350	—	1851	1642	90	0	1885	433	72	8
1813	363	54	1852	1748	148	0	1886	427	52	8
1816	483	114	1853	1802	160	0	1887	438	60	11
1817	497	111	1854	1824	169	0	1888	—	—	11
1818	546	117	1855	1824	—	0	1889	380	56	10
1819	504	97	1856	1771	—	0	1890	403	53	12
1820	528	102	1857	1898	—	0	1891	479	47	15
1821	508	89	1858	1434	—	0	1892	491	49	15
1822	477	65	1860	1575	159	14	1893	494	—	18
1823	515	67	1861	1447	151		1894	496	—	22
1824	572	32	1862	1251	127		1895	561	66	26
1826	653	47	1863	874	79		1896	561	77	28
1827	690	49	1864	—	—	17	1897	637	60	32
1829	711	78	1865	724	85		1898	662	72	32
1830	772	—	1866	—	—	21	1899	661	113	21
1831	657	—	1867	—	—	18	1900	727	102	17
1832	770	58	1868	559	108	17	1901	747	85	17
1833	768	53	1869	541	49	17	1902	665	88	19
1834	810	53	1870	542	41	18	1903	700 ¹	—	—
1835	845	68	1871	528	51	—	1908	—	—	—
1836	858	78	1872	528	—	43	1909	677 ²		19 ²
1837	860	58	1873	527	41	42	1910			
1838	906	54	1874	536	36	32	1911	600 ¹		
1839	932	46	1875	558	39	23	1912	700 ³	—	—
1840	817	35	1876	561	33	26	1914	737 ⁴		—
1841	946	71	1877	559	38	27	1915	785 ²		22 ⁵
1843	984	109	1878	565	33	26	1916	178 ⁵		—
1844	993	—	1879	571	38	26	1917	168 ⁷		36 ⁶
1845	1025	80	1880	579	43	24	1918	76 ⁸		11 ⁶
1846	1095	77	1881	574	48	24	1919	4—8 ⁹		9 ⁶
1848	1264	108	1882	600	52	20	1920	5 ¹		0 ⁶
1849	1354	100	1883	592	49	16	1921	0 ⁶		0
1850	1560	170	1884	384	47	6				

— данные отсутствуют; ¹ по Mohr, 1952; ² по Wroblewski, 1932; ³ по Заблоцкий, 1968; ⁴ данные Хильцхеймера (Брэм, 1923); ⁵ по Wroblewski, 1927; ⁶ по Заблоцкий, 1959; ⁷ по Шостак, 1978; ⁸ по Заблоцкий, 1947; ⁹ по Ручек, 1991.

В последние годы Второй мировой войны Западная Европа стала местом ожесточенных боев, и многие пункты разведения попали в зону военных действий. В результате численность зубров снизилась до 84 особей, т. е. до уровня 1937 г. В послевоенные годы были предприняты новые усилия для разведения зубров, в чем принимал активное участие Советский Союз, получивший животных из Польши. Зубры быстро размножались, что позволило значительно увеличить общую численность и перейти к следующему этапу восстановления вида — созданию вольных популяций.

**Вывоз зубров из Беловежской пуши и, начиная с 1860 г.,
из Беловежского зверинца за границу по Карцову (1903) и Заблоцкому (1956)**

№¹	Пол	Кличка	Год рождения	Год перевозки	Вывезен
Г10	м	Лондон	1846	1847	в Лондон
Г11	ф	Леди	1846	1847	в Лондон
Г16	м	Шершень	1850	1852	в Шенбрун
Г17	ф	Шехерезада	1850	1852	в Шенбрун
Г18	м	Париж	1850	1853	в Париж
Г19	ф	Парижанка	1850	1853	в Париж
Г28	м	Мол	1861	1864	в Москве и с 1865 в Париже
Г29	м	Аметист	1861	1862	в Амстердам
Г30	ф	Амбиция	1861	1862	в Амстердам
Г31	м	Плывун	1863	1865	в Плесс (Пшина)
Г32	ф	Плитка	1863	1865	«
Г33	ф	Плюсна	1863	1865	«
Г34	ф	Плавная	1863	1865	«
Г35	ф	Моль	1864	1864	в Москве и с 1865 в Париже
Г49	м	Бедовый	1872	1873	в Берлин
Г50	ф	Бедовая	1872	1873	«
Г53	ф	Плотва	1892	1893	в Плесс (Пшина)
Г54	ф	Пломба	1892	1893	«
Г55	ф	Пламенная	1893	1893	«
Г56	ф	Планшетка	1893	1893	«
Г57	ф	Плюска	1893	1893	«
Е68	м	Биг-бен	1898	1900	в Вобурн-Аббей
Е69	ф	Бигамие	1898	1900	«
Е70	ф	Биланце	1898	1900	«
Г58	м	Казан	1899	1899	с Кавказа в Беловежский зверинец
Е50	м	Белосток	1900	1902	в Асканию-Нова
Е51	ф	Биала	1900	1902	«
Е71	ф	Биология	1901	1908	в Вобурн-Аббей
Е121	м	Бианхе	1901	1903	в Шенбрун
Е122	ф	Бирке	1901	1903	«
Е76	ф	Галинуле ²	1903	1903	в Вобурн-Аббей
Е123	м	Бибер ²	1906	1907	в Шенбрун
Е85	м	Биберштейн ²	1907	1912	в Будапешт
Е100	м	Кавказ	1907	1907	привезен с Кавказа
				1909	в Гамбург, затем в Бойтценбург (1922)
Е86	ф	Бильдунг ²	1907	1912	в Гамбург, затем в Будапешт (1912)
Е95	ф	Гарде ²	1907	1909	в Гамбург, затем в Бойтценбург (1922)
Е62	ф	Билуга ²	1907	1910	в Асканию-Нова
Е61	ф	Бируля ²	1908	1910	«
Е96	ф	Гатчина ²	1911	1913	в Гамбург, затем в Шарбов (1916), в Познань (1924), в Беловеж (1931)
Е89	ф	Бильма ²	1913	1915	в Гамбург, затем в Стокгольм (1916), в Беловеж (1935)
Е66	м	Гараван ²	1916	1918	в Ригу, затем в Гамбург, в Бойтценбург (1922)

¹ Номера зубров по Г — Государственной племенной книге (ГПК, 1956) и Е — ЕВРВ.

² Зубры, которые могли быть потомками Казана (ГПК № 58) кавказского подвида.

Вместе с тем, при восстановлении зубров стояла задача не только получения максимально возможного количества животных, но и сохранения определенных качественных характеристик. Одна из решавшихся проблем — это высокое кровное родство между всеми зубрами, связанное с их происхождением от считанного числа не родственных основателей (табл. 7). Более того, отсутствие данных о родстве, вовсе не означало, что соответствующие животные в действительности не родственны друг другу. Поскольку все они происходили в недавнем прошлом из зверинца при Беловежской пушце, родство между ними весьма вероятно.

Таблица 7

Зубры-родоначальники всех современных животных и их наиболее важные родственники
(жирным шрифтом выделены животные, родители которых не известны)

№ ЕВРВ	Кличка	пол	годы жизни	Происхождение
1	Планет	m	1881—1900	Плесское стадо
2	Беллоне	f	1883—1896	Берлин Зоо; предки из Беловежского зверинца с 1873 г.
3	Беролина	f	1891—1907	2f × 1m (в Берлине)
7	Плюто	m	1897—1915	Плесское стадо
15	Бегрюндер	m	1903—1919	3f (=2f × 1m) × 7m (в Берлине)
16	Плавия	f	1906—1932	Плесское стадо
19	Бегас	m	1914—1932	16f × 15m (в Берлине)
23	Белизар	m	1921—1932	16f × 19m (в Берлине)
32	Плутарх	m	1900—1917	Плесское стадо
33	Плаге	f	1900—1921	Плесское стадо
35	Плевна	f	1912—1922	33f × 32m (Плесское стадо)
36	Плеяде	f	1913—1920	33f × 32m (Плесское стадо)
42	Планта	f	1904—1931	Плесское стадо
45	Плебейер	m	1917—1937	Плесское стадо
46	Плацида	f	1918—1926	Плесское стадо
50	Белосток	m	1900—1911	Беловежский зверинец
51	Биала	f	1900—1907	Беловежский зверинец
65	Петер	m	1913—1925	Гатчинский зверинец
85	Биберштейн	m	1907—1912	Беловежский зверинец
86	Бильдунг	f	1907—1916	Беловежский зверинец
87	Билль	m	1913—1929	86f × 85m (в Будапеште)
89	Бильма	f	1913—1939	Беловежский зверинец
95	Гарде	f	1907—1922	Беловежский зверинец
96	Гатчина	f	1911—1932	Беловежский зверинец
100	Кавказ	m	1907—1925	Северо-Западный Кавказ
122	Бирке	f	1901—1920	Беловежский зверинец
123	Бибер	m	1906—1921	Беловежский зверинец
126	Бирон	m	1915—1931	122f × 123m (Шенбрунский зверинец)
147	Бисмарк	m	1925—1934	125f [124f (122f × 123m) × 123m] × 126m (122f × 123m) (Шенбрунский зверинец)

Рост инбридинга мог со временем привести к наступлению инбредной депрессии и вырождению популяции. Решение этой проблемы требовало международной координации действий всех обладателей зубров и планирования схемы скрещиваний между животными с тем, чтобы по возможности снизить инбридинг получаемого потомства. С

другой стороны, с самого начала работ по восстановлению зубров была поставлена еще одна задача, противоречащая ограничению роста инбридинга. Она состояла в сохранении различных форм зубра, сложившихся в процессе восстановления вида под контролем человека. Таких форм, называемых линиями разведения зубров или племенными линиями, было три (табл. 8): беловежская (в рамках которой длительное время изолированно поддерживали особую плесскую линию), кавказско-беловежская (представленная несколькими ветвями и группами) и горная (Заблоцкий, 1960; Slatis, 1960; Калугин, 1968).

Таблица 8

Номера родоначальников, внесших вклад в разные линии разведения зубров

Плесская (ныне — часть беловежской)	Линия разведения		
	Беловежская	Кавказско-беловежская	Горная
42f	42f	42f	42f
45m	45m	45m	45m
	87m* (86f, 85m)	87m* (86f, 85m)	87m* (86f, 85m)
	89f*	89f*	89f*
	524f* (1m, 2f, 7m, 16f, 122f, 123m)	147m* (122f, 123m)	126m* (122f, 123m)
		15m (1m, 2f, 7m)	15m (1m, 2f, 7m)
		16f	16f
		95f*	95f*
		96f*	96f*
		100m	100m
		35f (32m, 33f)	36f (32m, 33f)
		46f	
			50m
			51f
			65m
			бизонка, ГПК № 7 «Б»
			бизон, ГПК № 15 «Б»
			бизон, ГПК № 21 «Б»

Примечание: В скобках указаны номера предков, внесших генетический вклад в последующие поколения линии только через данного основателя.

* Зубры, которые могли быть потомками Казана (ГПК № 58) кавказского подвида.

Плесская линия происходит всего от двух родоначальников беловежского подвида по кличке Планта (№ 42f) и Плебейер (№ 45m, рис. 26), сохранившихся в охотничьем парке князя Плесс (Пшина). Они внесли наибольший вклад в общий генофонд современных зубров всех племенных линий. Изолированное разведение этой линии продолжалось до 1952 г., когда было принято решение о его прекращении в связи с катастрофическим нарастанием инбридинга и проявлением инбредной депрессии (Заблоцкий, 1968). Данная форма была включена в беловежскую линию. Из Пшинского парка происходят также следующие зубры, потомство которых представлено в других линиях разведения: Планет (ЕВРВ № 1m), Плото (7m), Плавия (16f), Плутарх (32m), Плаге (33f) и Плацида (46f).

Плесский зверинец, известный позднее как Пшинский, был основан в 1865 г., когда из Беловежского зверинца завезли одного самца и трех самок 1863 года рождения (табл. 6). Вторая партия зубров из Беловежского зверинца была доставлена в 1893 г. и состояла из пяти самок 1892 и 1893 г. р. (табл. 6). В 1883 г. Плесский зверинец приобрел двух быков из Дрезденского и Берлинского зоопарков с целью «освежения крови». Бык из Дрезденского зоопарка был потомком пары зубров, родившихся в вольном стаде Беловежской пуши в 1850 г. (Шершень, ГПК № 16m, и Шехерезада, № 17f), отловленных в 1851 и в 1852 г. доставленных в Императорский Шенбрунский Зверинец (Австрия). Содержавшиеся там зубры регулярно размножались, и к 1964 г. стадо насчитывало 14 голов. Именно Шенбрунский зверинец снабдил зубрами Дрезденский зоопарк.

Бык, привезенный в Плесс из Берлинского зоопарка, был потомком другой пары зубров, отловленных в Беловежской пуше в 1872 г. (Бедовый, ГПК № 49m, и Бедовая, ГПК № 50f) и в 1873 г. доставленных в Берлинский зоопарк.

Таким образом, все зубры, которые могли быть предками плесской линии относились к беловежскому подвиду и не могли нести примеси кавказского.

Беловежская линия. Как отмечено выше, в настоящее время изолированное разведение плесской линии не практикуется, она включена в беловежскую. Последняя объединяет потомков зубров № 42f и № 45m, а также следующих животных, родители которых не известны: Планет (ЕВРВ № 1m), Плюто (№ 7m), Плавия (№ 16f), Беллоне (№ 2f), Биберштейн (№ 85m), Бильдунг (№ 86f), Бильма (№ 89f), Бирке (№ 122f) и Бибер (123m). Первые три из перечисленных (№№ 1, 7 и 16) родились в Плесском стаде, зубрица № 2 — в Берлинском зоопарке. Остальные пять зубров происходят из Беловежского зверинца (ГПК, 1956) и, как отмечено выше, четыре из них могли быть потомками зубра кавказского подвида Казана. Следовательно, нельзя исключить, что у современных зубров беловежской линии разведения изначально присутствует примесь кавказского подвида (табл. 8).

Кавказско-беловежская линия включает всех животных, имеющих в своей родословной самца кавказского подвида Кавказа (№ 100), т. е. несомненно несущих гены этой формы. Остальная часть генофонда данной линии унаследована от животных беловежского подвида, включая всех вышеперечисленных предков плесской и беловежской линий, а также следующих зубров, родители которых не известны: Плутарх (№ 32m), Плаге (№ 33f) и Плацида (№ 46f) из Плесского стада, а также Гарде (№ 95f) и Гатчина (№ 96f) из Беловежского зверинца. Две последние самки потенциально могли быть потомками Казана, что означало бы, что примесь кавказского подвида у зубров кавказско-беловежской линии больше, чем считается обычно (принимая в расчет только вклад Кавказа).

Обычно в качестве основателей беловежской линии указывают всего пять зубров, а кавказско-беловежской — 12, а не 17 перечисленных животных (Slatis, 1960; Белоусова, 1993а, 1999). Причем для некоторых основателей известно не только место (и в большинстве случаев) время рождения, но и родители. Так, бык Бегрюндер (№ 15m) родился от скрещивания № 3f × № 7m, а его мать от № 2f × № 1m (табл. 7, Приложение 1). Однако эту информацию обычно опускают и прослеживают какую-либо конкретную генеалогическую ветвь не от № 2 и № 1, а только от № 15. То же относится к корове-основателю № 35 (родившейся от скрещивания № 33f × № 32m) и быкам № 87 (№ 86f × № 85m) и № 147 {№ 125f [124f (122f × 123m) × 123m] × № 126m (122f × 123m)}. Эти упрощения родословных схем связаны с тем, что во всех перечисленных случаях исходные особи (родители, бабушки, дедушки, прабабушки животных) сделали свой генетический вклад в популяцию современных зубров через единственного потомка, который и значится в качестве основателя. По этой же причине, при анализе родословных беловежской линии разведения в качестве основателя рассматривают зубрицу по кличке Беста (№ 524f), поскольку только через нее последующие поколения зубров этой линии получили генетический материал от № 1m, 2f, 7m, 16f, 122f, и 123m.

Горная линия имеет для Кавказа особое значение. Она была создана специально для заселения этого региона и нигде больше не встречается. Не представлены эти зубры и в питомниках⁸. Горные зубры образуют самую крупную популяцию в мире, обитающую в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике (КГЗ). Родоначальниками этой линии являются зубр кавказского подвида (Кавказ № 100), 13 особей беловежского подвида (шесть из которых могли быть потомками Казана — зубра кавказского подвида, см. выше) и три американских бизона, живших в заповеднике Аскания-Нова на рубеже XIX и XX веков (табл. 8).

Список зубров основателей горной линии не полностью совпадает с родоначальниками кавказско-беловежской линии. Зубрица № 46 не представлена, зато присутствуют три беловежских зубра, внесшие генетический вклад только в горную линию. Это быки Белосток (№ 50) и Петер (№ 65) и корова Биала (№ 51). Белосток и Биала были первыми зубрами, привезенными в зоопарк Аскания-Нова из Беловежского зверинца в 1902 г. в возрасте двух лет. Здесь их скрещивали как между собой, так и с бизонами и крупным рогатым скотом для изучения особенностей гибридизации этих животных. Именно от них происходят зубробизоны, использованные впоследствии

⁸ Поскольку современные горные зубры (*B. b. montanus*) представлены только вольной популяцией, генеалогические данные имеются только до момента прекращения племенной работы (1960 г.). Родословные (Приложение 1) составлены на основе литературных и архивных данных (ЕВРВ, 1947—1974; ГПК, 1956; Заблоцкий, 1939; Архив КГЗ, папки № 187, 188).

для получения линии горных зубров путем серии возвратных скрещиваний с самцами чистокровных зубров.

Петер (№ 65m) родился в 1913 г. в зоопарке Петербурга от зубров, вывезенных из Великокняжеской Гатчинской охоты (окрестности С.-Петербурга). Гатчинское стадо было создано в 1861 г., когда сюда привезли несколько зубров из Царского села и пару четырехлетних животных, отловленных в 1858 г. в вольном стаде Беловежской пуши (Карцов, 1903; Заблоцкий, 1956). Царскосельские зубры включали трех животных, отловленных в пуше в 1846—1851 гг. и их потомство. В 1867—1869 гг. в Гатчину были дополнительно привезены семь молодых зубров из Беловежской пуши и в 1900 еще два самца (табл. 9). В остальном гатчинское стадо размножалось в себе и включало около 20 зубров, наибольшая численность в 40 голов была достигнута только перед самым концом его существования (Заблоцкий, 1959).

Таблица 9

Ввоз и вывоз зубров Гатчинского зверинца
по Карцову (1903) и Заблоцкому (1956)

№ ¹	Пол	Кличка	Год рождения	Год перевозки	Перемещение
Г12	м	Цибик	1846	1848	из Беловежской пуши в Царское село, с 1861 — в Гатчину
Г13	ф	Циновка	1846	1848	то же
Г21	ф	Цитра	1851	1851	то же
Г20	м	Ценитель	1951	1861	из Царского села в Гатчину
Г22	м	Гость	1857	1861	из Беловежской пуши в Гатчину
Г23	ф	Гостья	1857	1861	в 1863 г. возили в Москву на выставку, устроенную обществом акклиматизации, и назад
Г39	м	Гонец	1866	1867	то же
Г40	ф	Гончая	1866	1867	из Беловежской пуши в Гатчину
Г41	м	Горн	1866	1867	то же
Г42	ф	Горелка	1866	1867	то же
Г43	м	Гонт	1867	1868	то же
Г44	ф	Горка	1867	1867	то же
Г45	м	Годик	1868	1869	то же
Г59	м	Гордец	1892	1900	то же
Г60	м	Горыныч	1893	1900	из Гатчины в Беловежский зверинец
Г61	м	Горлопан	1895	1900	то же
Г62	м	Господарь	1896	1900	то же
Г63	м	Готовный	1897	1900	из Беловежского зверинца в Гатчину
Г64	м	Горемыка	1897	1900	то же
Е77	ф	Габи	1906	1912	из Гатчины в Беловежский зверинец из Гатчины в Гамбург, затем в Вобурн-Аббей, Лондон, в Вобурн-Аббей (1922)

¹ Номера зубров по Г — Государственной племенной книге (ГПК, 1956) и Е — ЕВРВ.

В настоящее время в зоомузеях ЗИН РАН и МГУ хранятся небольшие серии костных материалов по гатчинским зубрам, что позволяет сравнить их с другими беловежскими зубрами. Оказалось, что около 50% черепов этих животных имеет редкий вариант формы подбородочного отверстия (foramen mentale), который в других популяциях зубров и бизонов встречается с частотой 0—8% (наши данные). Этот факт свидетельствует о несомненном своеобразии гатчинского стада. Поскольку эта популяция долгое время развивалась автономно, было принято решение использовать ее для освежения

крови зубров Беловежской пуши, и в 1900 г. четверых самцов доставили из Гатчины в Беловежский зверинец. Они могли быть отцами следующих родоначальников современных зубров: Биберштейн (№ 85m), Бильдунг (86f), Бильма (89f), Гарде (95f), Гатчина (96f), Бирке (122f) и Бибер (123m). Однако, ввиду отсутствия надежных сведений, принято считать, что эти животные происходят от неизвестных родителей из Беловежского зверинца, а потомков гатчинских зубров не сохранилось. Напротив, происхождение Петера от гатчинских зубров не вызывает сомнений. Таким образом, горные зубры являются единственными несомненными носителями генетического материала от этой популяции.

Кроме того, горные зубры отличаются от других линий разведения основателями, через которых был передан генотип особей № 32m, 33f, 122f и 123m: для кавказско-беловежской линии основателем является Плевна № 35f (32m × 33f), а для горной — ее полная сестра Пляеде (№ 36f); кавказско-беловежские зубры получили генетический материал от 122f и 123m через зубра № 147m, а горные — через его отца Бирона (№ 126m). Таким образом, значительная часть генофонда, унаследованная горными зубрами от основателей беловежского подвида отличается от таковой кавказско-беловежских зубров.

Однако наиболее существенное отличие горных зубров — присутствие в их родословной американских бизонов (*Bison bison*). Это обстоятельство является постоянным источником споров о значении современных горных зубров для вида в целом. По нашему мнению, участие бизонов в формировании генофонда современных горных зубров — факт, несомненно, важный, но не единственный, имеющий значение для содержательного обсуждения этой проблемы. История спасения исчезающих видов знает и другие примеры использования животных с генетической примесью другого вида в качестве племенного материала. В частности, при восстановлении лошади Пржевальского маточное поголовье имело в среднем 6% примеси домашних лошадей, и в племенные книги заносили и использовали для селекционной работы животных, имеющих до 15% примеси (Рекомендации..., 1988). Наличие примеси крупного рогатого скота (другого рода!) в вольных популяциях американских бизонов было показано в недавних генетических исследованиях (Janecsek et al., 1996; Ward et al., 2001). Поэтому и в случае с зубрами не следует основывать суждения единственно на наличии примеси, а необходимо принимать во внимание всю совокупность данных о морфологии, экологии и генетике, адаптациях и адаптационном потенциале. В первую очередь, необходимо оценить размер примеси бизона. К счастью, эта задача может быть выполнена благодаря наличию полной документации по схеме скрещиваний, начиная с получения первых гибридов зубробизонов до момента перевода животных на полностью вольное содержание в Кавказском заповеднике (см. Приложение 1).

Рассмотрим происхождение зубробизонов, участвовавших в формировании горной линии зубров. В 80-х годах XIX века естествоиспытатель Ф.Э. Фальц-Фейн — старший сын южнорусского помещика — основал ныне всемирно известный степной заповедник Аскания-Нова на Украине. Здесь проводились опыты по акклиматизации, гибридизации, искусственному оплодотворению животных и связанные с этим исследования (Колодыко, 1928). Среди разнообразных домашних и диких животных из России и других стран, Фальц-Фейн содержал и разводил американских бизонов. Первая пара бизонов была приобретена в годовалом возрасте у известного торговца животными Гагенбека (Гамбург) и привезена в заповедник 23.10.1897 (ГПК, 1956) — Бизон А (ГПК № 1 «Б») и Бизонка Б (ГПК № 2 «Б»). В 1899 г. из того же источника поступил Бизон В (ГПК № 3 «Б») также 1896 г. р. От скрещивания № 2 «Б» × № 3 «Б» в 1903 г. родилась бизонка Старшая (ГПК № 7 «Б») — одна из родоначальниц горных зубров. Второй бизон-родоначальник горных зубров по кличке Лифляндец 1910 г.р. (ГПК № 21 «Б») был привезен из Рижского зоопарка в 1913 и пал в 1920. Известно, что он был потомком двух бизонов родившихся в зоопарке до 1907 года. О происхождении третьего бизона-основателя (Американ, ГПК № 15 «Б») информации не сохранилось; известно только, что в Асканию-Нова его привезли в 1912 году и пал он в 1918 году (ГПК, 1956). Вероятно, после завоза из Америки предки этих бизонов жили в Европе на протяжении нескольких поколений.

В 1902 г. Фальц-Фейн привез пару двухлетних зубров из зверинца Беловежской пуши. Это были бык Белосток (№ 50) и корова Биала (№ 51). Позднее были приобретены

еще две молодые зубрицы из Беловежской пуши (1910 г.) и три быка: из Ленинградского зоопарка — Петер № 65 (1925 г.); из Шенбрунского зубрового парка в Австрии — Бирон № 126 (1925 г.); и из Берлинского зоопарка — Белизар № 23 (1927 г.). От скрещивания зубров между собой в Аскании-Нова родилось 13 телят. Однако к 1933 г. все привозные и рожденные здесь зубры пали, не оставив после себя чистокровных потомков (Заблоцкий, 1939, табл. 10).

Таблица 10

Динамика численности стада зубров в Аскании-Нова с момента завоза зубров в 1902 г. до 1933 г. по Заблоцкому (1939)

Годы	Прибыло			Убыло пало	Годы	Прибыло			Убыло пало
	на начало года	куплено	родилось			на начало года	куплено	родилось	
1902		2			1918	4			
1903	2				1919	4			1
1904	2		1		1920	3			
1905	3		1	1	1921	3			
1906	3		1		1922	3			
1907	4		2	2	1923	3			
1908	4		1	2	1924	3			2
1909	3		1		1925	1	2		1
1910	4	2	1	1	1926	2			
1911	6		1*	3	1927	2	1		
1912	4		1		1928	3			
1913	5		2	1	1929	3			
1914	6		1	1	1930	3			
1915	5			1	1931	3			2
1916	4				1932	1			1
1917	4		1	1	1933	0	1		
Итого за 31 год							8	13	20

* Эмбрион

Как и можно было ожидать, зубры чувствовали себя в Аскании-Нова значительно хуже бизонов. Лесному животному трудно было адаптироваться в условиях содержания на огороженном участке степи, где недостаточно укрытий от солнца и практически отсутствовала древесная растительность, активно употребляемая зубрами в естественных условиях как летом, так и зимой. В частности, среди бизонов смертность от желудочно-кишечных заболеваний составляла 20%, а у зубров — 50% (Заблоцкий, 1939). Другие причины гибели зубров, по-видимому, сводились к неподходящим условиям содержания, раннему отъему детенышей от матерей, нарушениям гигиенических требований, что выявило повышенную чувствительность зубров к этим факторам. Иначе обстояло дело с гибридами между зубрами и бизонами, оказавшимися более жизнеспособными в условиях заповедника Аскания-Нова.

Эксперименты по межвидовой гибридизации животных проводились в Аскании-Нова, начиная с 1902 г. В числе прочих, были получены гибриды зубров с бизонами (Фортунов, 1926; Заблоцкий, 1939). Зубр и бизон свободно скрещиваются между собой и в любых комбинациях дают плодовитое потомство, что рассматривается некоторыми исследователями как аргумент в пользу отнесения их к разным подвидам одного вида. Однако существенные морфологические, экологические и адаптационные различия этих животных свидетельствуют, что правильнее рассматривать бизона и зубра в качестве генетически близких, но морфофункционально самостоятельных видов (Гептнер и др., 1961).

Первый зубробизон по кличке Смелый (СГЗА⁹ № 3) был получен в Аскании-Нова в 1907 г. от скрещивания зубра Белостока с бизонкой Старшей. В дальнейшем от этой пары и других животных здесь родилось немало зубробизонов разной кровности, которые в большинстве своем чувствовали себя вполне удовлетворительно и активно размножались (табл. 11). Как видно из таблицы, гибридных животных было получено в пять раз больше, чем чистокровных зубров и никаких признаков снижения приспособленности у них не наблюдалось (Заблоцкий, 1939). Отметим, что превосходство межвидовых гибридов по жизнеспособности над родительским видом является редчайшим исключением из общего правила и свидетельствует об очень высоком генетическом сходстве между зубром и бизоном. В исследованиях кариотипов разных представителей рода *Bison* (Melander, 1959; Орлов, Чудиновская, 1979; Шумов, 1980; Sipko et al., 1997) и в работах последнего времени по таксонопринтному анализу (Рысков и др., 1993, 1994; Потапов др., 1994; Сипко и др., 1997; Ломов и др., 1999) необычно высокое для разных видов генетическое сходство зубров и бизонов подтверждено современными генетическими методами.

Таблица 11

Количество зубробизонов разной степени кровности, полученных в заповеднике Аскания-Нова с 1902 по 15.05.1938 г. по Заблоцкому (1939)

Период	Кровность (× 64)		Количество		
	по зубру	по бизону	самцы	самки	всего
1924	12	52		1	1
1917—1936	16	48	3		3
1920—1936	24	40	1 (1)	1	2 (1)
1907—1929	32	32	5	6 (1)	11 (1)
1932	36	28	1 (1)		1 (1)
1922—1933	40	24		4	4
1926—1932	44	20	4 (2)	3	7 (2)
1912—1933	48	16	7 (2)	5 (1)	12 (3)
1933—1934	50	14	2		2
1926—1937	52	12	2 (1)	4 (1)	6 (2)
1934—1938	54	10	2	1	3
1930—1937	56	8	5 (1)	1	6 (1)
1929—1937	58	6	5	3	8
Всего			37 (8)	29 (3)	66 (11)

Примечание. В скобках указаны преждевременно родившиеся или мертворожденные.

Однако, еще не зная о грядущих результатах генетических работ, сотрудники Аскания-Нова были глубоко убеждены, что путем поглотительного скрещивания и снижения кровности по бизону из гибридов могут быть получены животные, ни в чем не уступающие чистокровным зубрам и способные жить не только в условиях питомников и зоопарков, но и в природной среде. Плановая племенная работа по восстановлению зубра началась в Аскании-Нова с 1921 г. по инициативе и под руководством Б.К. Фортунатова (1922, 1928а, 1928б; Юргенсон, 1956). Такой путь сохранения зубров был избран, поскольку в СССР не было способных к воспроизводству чистокровных зубриц и отсутствовали возможности их приобрести.

Поэтому, когда в 1932 г. в Аскании-Нова остались только гибридные зубробизоны разной кровности, а все зубры пали, было необходимо приобрести чистокровного самца для продолжения работ по поглотительному скрещиванию и выведению условно чистых зубров. За таковых были приняты зубробизоны с кровностью по бизону не выше 4/64, т. е. 6,25% (Заблоцкий, 1939). В 1933 г. после полуторалетнего перерыва в

⁹ СГЗА — список гибридов асканийского происхождения (по Заблоцкий, 1939, с. 124—137).

Асканию-Нова был завезен из Бойтценбурга (Германия) трехлетний зубр-самец — Бодо ЕВРВ № 193 (ГПК, 1956).

Бодо был первым зубром в Аскании-Нова с примесью крови быка-основателя Кавказа (№ 100), причем он наследовал этот генетический материал по трем линиям предков и получил от Кавказа 25% своего генотипа; более того, некоторые из его предков могли быть потомками еще одного кавказского зубра (Казана, ГПК № 58), и, следовательно, его кровность по кавказскому подвиду могла быть еще больше (табл. 12). Все зубры, привезенные в Асканию-Нова ранее, относились к беловежскому подвиду, и только один (Бирон № 126) мог быть потомком Казана. Благодаря соответствующему кормлению и уходу, Бодо продолжил свое развитие в Аскании-Нова, вырос и стал прекрасным производителем, покрывавшим наиболее ценную часть племенного стада зубробизонок.

Таблица 12

Происхождение чистокровных самцов зубров, внесших вклад в генофонд современных горных зубров через зубробизонок

Петер ЕВРВ № 65, 1913 г. р. (в Аскании-Нова 25.05—29.09.1925)							
Гатчинский зверинец				Гатчинский зверинец			
Бирон ЕВРВ № 126, 1908 г. р. (в Аскании-Нова 1925—1931)							
Бирке № 122				Бибер № 123*			
Беловежский зверинец				Беловежский зверинец			
Белизар ЕВРВ № 23, 1921 г. р. (в Аскании-Нова 1927—1932)							
Плавия № 16				Бегас № 19			
Плесский зверинец				Плавия 16		Бегрюндер 15	
				Плесский зверинец		Беролина 3	Плюто 7
						2	1
Бодо ЕВРВ № 193, 1930 г. р., (в Аскании-Нова 1933—1946)							
Боргильд № 157*				Шалль № 117*			
Беттина № 25		Шаттен № 113*		Шарбина № 109*		Гаген 101*	
Бермуда 21	Бегас 19	Гатчина 96*	Гаген 101*	Плеяде 36	Гаген 101*	Гарде 95*	Кавказ 100
16	15	16	15	100	95*	33	32
						100	95*

Примечание: * зубры, которые могли быть потомками Казана (ГПК № 58).

К концу 1930-х гг. асканийские зубробизоны достигли численности 60 голов. Встал вопрос об их расселении в места последующей акклиматизации. Главное управление по заповедникам решило, по совету проф. А.А. Браунера, начать восстановление зубра в Крымском заповеднике (Башкиров, 1939б). Подготовку и проведение этой работы возглавил И.С. Башкиров, откомандированный в 1937 г. из Кавказского заповедника в Крымский. Осенью того же года заповедник получил первую партию животных, включавшую одного быка и четырех коров. Зубры хорошо чувствовали себя на новом месте, и к 1941 г. достигли численности 14 голов. В результате временной оккупации Аскании-Нова и Крымского полуострова фашистскими войсками все зубробизоны были там уничтожены (Юргенсон, 1956). Потомки асканийских зубров уцелели только в Кавказском заповеднике и некоторых зоопарках.

Подготовительными работами по разведению зубров в Кавказском заповеднике также руководил И.С. Башкиров (1939а, 1939б, 1940). Но в связи с его переводом в Крымский заповедник, практические работы возглавил М.А. Заблоцкий.

В 1940 г. группа зубробизонок была отправлена из Аскании-Нова в Кавказский заповедник¹⁰. Она состояла из самца по кличке Журавль (СГЗА № 209) и четырех самок: Волна, Еруня, Жанка и Лира (СГЗА № 106, 132, 233 и 245) разной кровности по зубру (Приложение 1). Две коровы (СГЗА № 106 и 132) были покрыты Бодо (еще до отправки из Аскания-Нова) и в том же году родили двух телок (уже в

¹⁰ История развития горной линии зубров в КГЗ изложена на основе работ Юргенсона (1956) и Калугина (1958, 1965, 1968а, 1968б) и по Архиву КГЗ (папки 187, 188).

Кавказском заповеднике). Таким образом, можно считать, что в заповедник поступило сразу семь животных. Журавль был сыном Бодо и гибридной самки, т. е. унаследовал 12,5% своего генотипа от зубра кавказского подвида; самки имели в среднем 8,33% примеси зубра Кавказа ЕВРВ № 100 (рассчитано по данным СГЗА)¹¹. Следует отметить, что привезенные животные несли генетический материал всех не родственных друг другу зубров, когда-либо живших в Аскании-Нова и оставивших жизнеспособное потомство, что обеспечивало исходное генетическое разнообразие формируемой популяции.

Животных поместили в большой загон так называемого Кишинского зубрового парка, расположенного на южном склоне хребта Сосняки в 7 км от кордона Киша на высоте 1400 м н.у.м. Многочисленные поляны среди леса с богатой и разнообразной травянистой растительностью, пологие склоны южной экспозиции, дикие фруктарники и широколиственные древесные породы делали местность благоприятной для летнего и зимнего обитания зубров.

Первоначально стадо содержали в вольере под пристальным контролем, и к 1946 г. оно выросло до 11 голов (Крайнова, 1947). К этому времени привезенный самец Журавль пал, и место производителей заняли его сыновья. Несмотря на определенный риск потерять ценное стадо, с 1946 г. животных перевели с загонной системы содержания на подкормочно-выпасную. Зубры паслись на воле под наблюдением человека в течение 240—300 дней в году, в зависимости от состояния снежного покрова, получая подкормку лишь в виде поваренной соли. В зимний период их заманивали в вольеры и подкармливали сеном, свеклой и овсом. В результате увеличения потребления естественных кормов постепенно снижались нормы зимней подкормки. Этот шаг, по-видимому, был очень важен, поскольку способствовал развитию навыков самостоятельной жизни в местных лесах и внедрению в естественную экосистему заповедника. Таким образом, начиная с самого раннего этапа формирования линии горных зубров, племенная работа в Кавказском заповеднике сочеталась с адаптацией животных к местным условиям обитания.

Животных разводили «в себе» до 1949 г., когда появилась возможность завезти в Кавказский заповедник чистокровных самцов зубров кавказско-беловежской племенной линии (табл. 13). Их получили из Польской Народной Республики и из питомников СССР, где, начиная с 1946 г., разводили зубров, также полученных из Польши (Юргенсон, 1956).

Племенная работа в Кавказском заповеднике перешла в новую стадию: местных самок начали скрещивать с привезенными чистокровными кавказско-беловежскими самцами при полном отстранении от размножения гибридных самцов. Сразу после поступления первого польского самца (Пушанин, ЕВРВ № 695) все самки были «поставлены под него» и, начиная с 1950 по 1959 г., от гибридных быков родилось всего 11 зубрят, причем все они пали в раннем возрасте или были впоследствии отстреляны (см. Приложение 1). В этот период и до выхода на пенсию (1976) работу с зубрами возглавлял С.Г. Калугин.

С 1949 по 1954 г. зверей принудительно перегоняли на высокогорные пастбища, и позднее они стали осуществлять эти миграции самостоятельно. Для расширения ареала зубра в 1951—1953 гг. был создан второй зубропарк в урочище Умпыр на р. Малой Лабе в 70 км по прямой линии от Кишинского парка (Юргенсон, 1956). Сюда через перевал перегнали часть кишинского стада. В первый год животные вернулись обратно, но в следующем году там удалось оставить стадо в 18 голов. В 1953 г. перегнали еще 13 зубров (9 взрослых и 4 теленка). В 1959 г. умпырское стадо было пополнено четырьмя кавказско-беловежскими самцами, полученными из Центрального зубропитомника.

Начиная с 1954 г., зубров начали переводить на вольное содержание. В зимний период подкармливали только сеном, в течение всего года — поваренной солью. В 1959—1960 гг. подкормку грубыми кормами полностью прекратили, сохранив лишь минеральную подкормку. Управление зверями со стороны человека стало затруднено.

¹¹ Кроме перечисленных животных, в 1941 г. из Московского зоопарка в Кавказский заповедник были эвакуированы бизон по кличке Бостон (ГПК № 38) и гибриды — Жах (СГЗА № 140), Едра (СГЗА № 133) и их дочь Зорька (СГЗА № 189). Первые три пали от геморрагической септицемии вскоре после прибытия на Кавказ, а Зорька прожила здесь до 1948 г., но участия в размножении не принимала (Архив КГЗ, папка 187).

Кавказско-беловежские самцы зубры, завезенные
в Кавказский государственный природный биосферный заповедник

№ п/п	№ ЕВРВ	Кличка	Годы жизни	Год завоза в КГЗ ¹	Источник ¹	Число потомков ²
1	695	Puszczanin (Пущанин)	1946—1960	1949	Польша	76
2	746	Puchar (Пухар)	1948—1957	1951	Польша-ПТЗ	21
3	773	Byelik (Беляк)	1949—1955	1952	БП	10
4	800	Byerkut (Беркут)	1950—1960	1952	БП	45
5	835	Murasz (Мураш)	1951—1956	1952	ПТЗ	17
6	873	Byeslan (Беслан)	1952—1961	1957	БП	20
7	990	Muskat (Мускат)	1955—1967	1958	ПТЗ	6
8	991	Murzuk (Мурзик)	1955—1965	1958	ПТЗ	5
9	1040	Byerit (Берит)	1956—1964	1958	БП	0
10	1041	Byerest (Берест)	1956—?	1959	БП	1
11	1047	Byeskies (Бескис)	1956—?	1959	БП	0
12	1052	Byeresklet (Бересклет)	1956—?	1958	БП	0
13	1090	Byelok (Белок)	1957—?	1958	БП	0
14	1091	Byegunok (Бегунок)	1957—1962	1959	БП	0
15	1097	Byekas (Бекас)	1957—?	1959	БП	0
16	2585	Muzkol (Музкол)	1970—1974	1973	ПТЗ	—
17	2587	Muztau (Музтау)	1970—1974	1973	ПТЗ	—
18	2891	Medior (Медиор)	1972—1974	1973	ОГЗ	—
19	2893	Medlitel (Медлитель)	1972—1974	1973	ОГЗ	—
20	2894	Metan (Метан)	1972—1974	1973	ОГЗ	—
21	2900	Memuar (Мемуар)	1972—1974	1973	ОГЗ	—
22	2901	Mecenos (Меченос)	1972—1974	1973	ОГЗ	—

¹КГЗ — Кавказский государственный природный биосферный заповедник; ОГЗ — зубровый питомник при Окском государственном заповеднике; БП — питомник в Белорусской части заповедника Беловежская пуща; ПТЗ — Центральный зубровый питомник при Приокско-Террасном государственном заповеднике. Происхождение каждого завезенного самца прослежено до основателей в Приложении 1.

²Данные на момент выпуска (1960 г.), когда популяция приближалась к численности 200 особей, и роль каждого отдельного производителя значительно снизилась. Кроме того, размножение стало осуществляться естественным путем, т. е. к нему были допущены самцы горной линии. Можно предположить, что измененные питомцы вольерного разведения имели мало шансов в борьбе за самку и, следовательно, не могли внести дополнительный генетический вклад в популяцию.

? — Дата смерти неизвестна, так как в 1960 г. всех животных Кавказского заповедника перевели на полностью вольное содержание и прекратили вести племенные записи.

С 1960 г. зубров можно считать самостоятельно обитающими в вольных условиях и находящимися в состоянии натурализации. В это время популяция достигла численности в 185 голов (96 самцов и 89 самок). Как показывают проведенные нами расчеты на основе полной родословной (Приложение 1), генетическая составляющая бизонов в генофонде снизилась до 6,4%¹² (табл. 14), т. е. почти до того значения, которое плани-

¹² Ранее Сипко (1990) приводил заниженную оценку данного параметра (5%), полученную в результате анализа неполной родословной.

ровали в 1921 г. в самом начале работ по восстановлению условно чистых зубров из зубробизонов. При этом у более старых животных примесь бизона была несколько выше, тогда как у молодых — ниже. Исключив из расчета зубров, родившихся до 1950 г., получим для остальной части популяции (172 особи) среднее значение примеси бизонов, равное 5,9%. Поэтому со временем можно было ожидать снижения генетического вклада бизонов естественным путем без дополнительных «вливаний» чистокровных зубров извне, а просто вместе с вымиранием старшего поколения. Однако проследить этот процесс с помощью данных о скрещиваниях животных не представляется возможным, поскольку в 1960 г. племенные записи были прекращены.

На основе родословных мы оценили генетические вклады в популяцию горных зубров на момент ее выпуска на волю не только для бизонов, но и для каждого зуброродоначальника и сопоставили полученные результаты со структурой генетических вкладов основателей в других вольных популяциях, а также в основных центрах разведения зубров (табл. 14). Можно видеть, что зубры Кавказского заповедника не только происходят от большего числа родоначальников (см. табл. 8), но и различия между генетическими вкладами отдельных основателей у них значительно меньше. Действительно, основатели, имеющие гипертрофированный вклад в мировую популяцию (№ 42 и 45), особенно в беловежскую линию разведения, здесь внесли менее 32% генофонда; и наоборот, на основателей с низкими вкладами в мировую популяцию здесь приходится большая доля генофонда. Этот момент немаловажен, поскольку неравномерное распределение вкладов основателей способствует дальнейшей потере генетического разнообразия в процессе существования популяций, особенно малочисленных.

Важным популяционно-генетическим параметром является также большой размер популяции горных зубров, значительно снижающий темпы потери генетического разнообразия в результате случайных процессов. Поэтому можно уверенно утверждать, что и генетическая структура горных зубров не только своеобразна, но и наиболее богата и заслуживает бережного сохранения как самый крупный генетический резерв вида зубр.

Расчеты были сделаны также для умпырской и кишинской группировок по отдельности. Два стада оказались близки друг другу по вкладам отдельных основателей, в кишинской группировке примесь бизона была несколько больше, чем в умпырской.

Как видно из табл. 13, в 1973 г., уже после завершения этапа племенной работы и перевода зубров на полностью вольное содержание, в Кавказский заповедник было доставлено дополнительно семь молодых кавказско-беловежских самцов из питомников Приокско-Тerrasного и Окского заповедников. Цель завоза этих животных не ясна, поскольку в это время размер популяции достиг 750 голов, и семь самцов не могли внести сколько-нибудь существенный вклад в ее генофонд. Более того, сломав ограждение построенного для них загона, эти бычки вырвались на свободу. Обнаружив заросли чемерицы (*Veratrum lobelianum* Bernh.), звери начали жадно ее поглощать и через короткое время пали от тимпанита, несмотря на попытки работников заповедника спасти их. Надо сказать, что местные зубры адаптировались к потреблению данного растения, входящего в группу его второстепенных кормов (Александров, 1958). Случаи отравления ядовитыми травами были зарегистрированы только на раннем этапе перехода зубров на вольное содержание (Архив КГЗ, папки 187, 188). Эти факты указывают на важное значение мероприятий по натурализации зубров в местах их выпуска.

Позже в Кавказский заповедник животных не привозили, популяция развивалась изолированно и достигла максимального расцвета в конце 1980-х годов, когда ее численность составила около 1400 голов (см. глава 9), и зубры стали активно осваивать территорию, прилегающую к заповеднику. В последние годы наблюдается резкое падение численности, связанное, как и везде на Кавказе, с небывалым уровнем браконьерства.

Успехи возрождения зубров в Кавказском заповеднике содействовали созданию еще одной популяции в Нальчикском гослесохозяйстве Кабардино-Балкарии. Начало этому положил завоз в 1959 году трех самок и двух самцов из Кавказского заповедника. По нашим оценкам кровности этих особей, структура генетических вкладов родоначальников в этом небольшом стаде была приблизительно такой же как в целом в популяции горных зубров Кавказского заповедника. В последующие годы, с 1960 по 1967 г. сюда завезли из различных зубропитомников 20 быков и 13 коров кавказско-беловежской племенной линии (ЕВРВ, 1960—1967), что должно было существенно снизить генетическую составляющую бизона в этой популяции. К сожалению, мы не располагаем данными об участии разных особей в размножении и не можем оценить динамики этого процесса.

Генетический вклад («доля крови») основателей в современных популяциях зубра на Кавказе и некоторых других вольных популяциях, а также основных центрах разведения зубров, % (рассчитано на основе племенных записей ЕВРВ, данных о скрещиваниях в Аскании-Нова [Заблоцкий, 1939, приложение] и в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике [Архив КГЗ]), см. Приложение 1

Популяция	№ ЕВРВ зубров-основателей											Бизоны <i>B. bison</i>
	45 + 42	89 + 87	15 + 16	123 + 122 ²	100	96 + 95	32 + 33 ²	46	50 + 51 + 65	6.40 ⁴		
Кавказский заповедник (суммарно)	31.4	17.63	18.58	1.86	5.29	10.42	1.81	0	6.61 ³	6.40 ⁴		
КГЗ, северная часть (у р. Киша)	28.54	17.84	18.83	2.79	5.63	10.74	2.05	0	6.77	6.82		
КГЗ, восточная часть (у р. Умпыр)	34.25	17.41	18.35	0.86	4.95	10.1	1.58	0	6.46	5.99		
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		
Буковинское хозяйство	62.80	18.94	9.59	1.06	2.32	6.96	0	0	0	0		
Цуманское хозяйство	58.81	20.54	0.70	0	2.67	8.02	0	0	0	0		
Великоозерское хозяйство	94.29	2.98	1.90	0.88	0	0	0	0	0	0		
Усть-Кубенское хозяйство	75.43	11.96	7.10	0.20	1.32	3.94	0	0	0	0		
Фоминское	55.27	18.80	13.35	0	3.45	8.35	0.62	0.15	0	0		
Брянский лес	57.56	20.07	10.73	0	3.08	8.19	0.29	0	0	0		
Орловское полестье	76.32	6.77	9.09	0.06	1.97	5.80	0.05	0	0	0		
Скнятинское хозяйство	57.15	20.03	11.05	0.02	2.64	7.73	0.06	0	0	0		
Польша, Беловежская пуца	73.3	8.4	13.8	4.6	0	0	0	0	0	0		
Беларусь, Беловежская пуца	78.77	11.82	6.37	2.65	0	0	0	0	0	0		
Авеста (Avesta) ¹	25.9	33.4	16.7	0	6.9	15.2	1.8	0	0	0		
Шпринге (Springe) ¹	35.1	22.3	18.4	2.4	7.0	9.9	3.0	2.1	0	0		
Hardehausen ¹	32.9	8.4	18.4	1.1	13.8	11.7	8.0	5.8	0	0		
Damerover Werder ¹	49.5	27.6	10.8	0	3.2	8.6	0.3	0	0	0		
Topol'cianku ¹	46.6	28.9	9.8	0	4.3	9.2	1.2	0	0	0		
Whipsnade ¹	56.3	13.1	14.7	2.5	4.8	5.3	2.8	0.7	0	0		
Sababurg ¹	47.3	21.1	12.6	0	6.0	9.8	2.4	0.9	0	0		
Окский заповедник	53.1	18.9	11.1	0	2.8	7.9	0.1	0	0	0		
Приокско-террасный заповедник (беловежская линия)	94.6	3.6	1.3	0.4	0	0	0	0	0	0		
Приокско-террасный заповедник (кавказско-беловежская линия)	53.2	18.7	12.5	0.1	3.8	8.1	1.1	0.21	0	0		
мир (1980—1984) ¹	46.3	17.8	14.8	0.6	6.7	9.2	3.2	1.3	0	0		

¹по W. Olech (1989).

²Горные зубры получили генотип зубров № 32 и 33 через № 36, а кавказско-беловежская линия — через № 35; горные зубры получили генотип зубров № 122 и 123 через № 126, беловежская — через № 524, кавказско-беловежская линия — через № 147 (см. табл. 8).

³Из них 5.18% унаследовано от Белостока (ЕВРВ № 50), 0.69% — от Биалы (ЕВРВ № 51) и 0.69% от Петера (ЕВРВ № 65).

⁴Из них 4.23% — от бizonки Старшая (ГПК № 7 «Б»), 0.50% — от Американа (ГПК № 15 «Б») и 1.60% от Лифляндца (ГПК № 21 «Б»).

По М.А. Заблоцкому (1975), к 1969 г. в Нальчикском гослесохозяйстве находилось 27 чистокровных кавказско-беловежских зубров. Такое же количество указано и по состоянию на 1973 г. Вероятно, такая оценка популяции связана с принятием в расчет только зубров, привезенных из питомников, тогда как данную популяцию правильнее считать смешанной (гибридной), состоящей из горных, кавказско-беловежских зубров и их помесей. Реальная численность нальчикских зубров возросла за 24 года в 3,5 раза и стабилизировалась к 1980 г. на уровне 100 голов (Язан, Немцев, 1985). По данным статистического отчета Главохоты РСФСР к 1990 г. численность зубров там достигла 380 особей. Вероятно, эта цифра завышена, т. к. таких высоких темпов роста не было даже в питомнике Кавказского заповедника. Вместе с тем, перспективы роста этой популяции рассматривались как очень хорошие (Павлов, 1999). По нашему мнению, репродуктивный успех этой популяции в значительной степени определялся влиянием основателей — горных зубров — и участием равнинных зубров из разных питомников, т. е. относительно гетерогенных генетически. К сожалению, потенциал нальчикской популяции в настоящее время не может реализоваться в полной мере из-за значительного роста браконьерства, приведшего к катастрофическому падению численности.

Как следует из данных по расселению, параллельно с созданием новой горной формы зубра осуществлялась акклиматизация кавказско-беловежских зубров в трех пунктах Северного Кавказа и в Закавказье. Лучшие результаты этой работы были получены после выпусков зубров в буково-широколиственный лес в междуречье Ардона и Фиагодона. Этот район входит в уголья Цейского заказника, занимающего в Северной Осетии склоны ряда хребтов Центрального Кавказа. Одно время численность этого стада превысила 200 голов, однако потом резко снизилась. В 1998 г. сохранилось примерно столько же зубров, сколько, в свое время, было завезено для создания этой популяции — 50—60 особей (Вейнберг, Комаров, 1999). Невелико поголовье и кавказско-беловежских зубров Тебердинского заповедника, по официальным данным на 1997 г. — 43 особи (Бобырь, 1999). По полученным нами устным сообщениям, в конце 2000 г. численность каждой из трех популяций не превышала 10—15 голов. Остальные стада зубров на Кавказе (Ассинский заказник и Сунженское охотхозяйство на Центральном Кавказе и Исмаиллинский заповедник в Закавказье) истреблены полностью (Павлов, 1999).

Сравнивая динамику численности в перечисленных популяциях с аналогичными данными для горных зубров, нельзя не отметить, что прирост поголовья шел значительно медленнее, чем в Кавказском заповеднике, несмотря на более высокую стартовую численность (табл. 4). И если для популяции Тебердинского заповедника рост поголовья ограничен природными условиями (Бобырь, 1999), то у остальных таких ограничений нет. Это позволяет предположить, что, по крайней мере в настоящее время, адаптационные возможности и репродуктивный успех кавказско-беловежской линии уступает таковому горных зубров, в особенности в горной местности.

Заключение

Все популяции зубров, населяющие Кавказ в настоящее время, были созданы после полного истребления кавказского подвида на основе главным образом равнинных беловежских зубров. Восстановительные работы были начаты на территории Кавказского заповедника в 1940 г., через 13 лет после исчезновения аборигенных зубров. Первые привезенные животные происходили не только от зубров, но и от зубробизонов, полученных в заповеднике Аскания-Нова в начале XX века, и имели значительную примесь крови американских бизонов.

Замечательной особенностью зубробизонов и их потомков при скрещиваниях с зубрами является очень высокая жизнеспособность, не только не уступающая, а даже превосходящая жизнеспособность родительского вида (зубра), по крайней мере в некоторых условиях (например, условиях Аскании-Нова). Как правило, межвидовые гибриды, если даже возникают и сохраняют плодовитость, существенно уступают родительским видам по приспособленности. Однако у зубробизонов не наблюдается никаких негативных проявлений их гибридного происхождения. Это позволило поставить задачу получения из гибридов условно чистых зубров (с примесью бизона не более 1/16) путем поглотительного (возвратного) скрещивания с самцами зубра. Плановая племенная работа по восстановлению зубра началась в Аскании-Нова с 1921 г., а завершилась в 50-е годы в Кавказском заповеднике.

В настоящей главе показано, что задача снижения кровности по бизону до уровня приблизительно 1/16 (6,25%) была успешно выполнена в 1960-е годы. Для обоснования этого утверждения мы проанализировали полную родословную популяции восстановленных зубров (достигшей на момент окончания племенных работ численности около 200 голов).

Вместе с тем, для создания жизнеспособной вольной популяции требовалось не только снизить долю крови бизона. Не менее важной была задача натурализации зубров, подготовки их к самостоятельной жизни в непростых условиях сильно пересеченной горно-лесной местности. Чтобы «научить» зубров жить в лесах Северо-Западного Кавказа, уже через пять лет после доставки в Кавказский заповедник их перевели на подкормочно-выпасную систему содержания. Зубры паслись на воле 240—300 дней в году и получали дополнительную подкормку только в зимний период и только в первые годы адаптации. Для освоения высокогорных пастбищ, зубров принудительно перегоняли на альпийские луга в течение нескольких лет, и позднее они стали самостоятельно осуществлять вертикальные сезонные миграции. Таким путем решалась задача развития необходимых для жизни в горах навыков и приспособлений. Благодаря развитой системе заботы о потомстве поведенческие адаптации приобретали характер традиций и способствовали выживанию и быстрому росту численности популяции.

Таким образом, в настоящей главе рассмотрены истоки современных зубров Кавказа. В последующих главах рассматривается, какими они стали, как живут и с какими проблемами сталкиваются.

МОРФОЛОГИЯ

После полного истребления в природе зубр сохранился только благодаря специальным мерам по охране и разведению. Непосредственные предки всех современных животных в течение ряда поколений жили в неволе, и в настоящее время зубры существуют в условиях большего или меньшего контроля со стороны человека. Для эффективности этого контроля необходимо всестороннее знание состояния и динамики преобразования отдельных его форм и вида в целом, сравнительный анализ современных и исчезнувших популяций, выявление тенденций преобразования и параметров, пригодных для мониторинга состояния популяций.

Морфологические признаки наиболее устойчивы и доступны для непосредственного сравнения у ныне живущих и исчезнувших форм. В них зафиксированы результаты адаптивных и негативных преобразований популяций, подвидов, видов на предшествующих этапах развития. Это делает морфологические характеристики ценнейшим материалом для оценки состояния и тенденций изменения изучаемых животных, столь важным для понимания и сознательного управления процессами, протекающими в популяциях.

Глава 3. КРАНИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗУБРОВ

Голова вмещает головной мозг, основные органы чувств и передний отдел дыхательных путей. Она играет ведущую роль в восприятии окружающего мира и первичной обработке пищи. Выполнение этих функций определяет основные характеристики строения черепа как органа опоры и защиты мягких тканей головы. Видоизменяясь в разной обстановке в соответствии с образом жизни животного, череп представляет собой один из наиболее богатых и надежных источников информации для реконструкции функциональных, экологических и филогенетических отношений позвоночных. Благодаря этим особенностям череп, как правило, становится наиболее изученным элементом организма, что открывает большие возможности для сравнительного анализа.

Настоящая глава посвящена краниологической и краниометрической характеристике горных и равнинных зубров, их сравнению между собой и с бизонами. В большинстве предшествующих исследований на эту тему в качестве «эталонных» рассматриваются зубры, родившиеся и выросшие в условиях питомников (Флеров, 1979; Гамбарян и др., 1979; Немцев, Киселева, 1987). Материалы по вольным популяциям XIX и XX, собранные в музейных коллекциях, крайне слабо изучены: анализ возрастной, половой, индивидуальной и географической изменчивости проводился лишь в ограниченном объеме, и выводы, полученные разными авторами, нередко противоречивы. Так, по данным К.К. Флерова (1932, 1965, 1979), цитируемым в большинстве обзорных работ по зубру (Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; Заблоцкий, 1968), беловежский подвид заметно превосходит кавказский как по размеру и весу тела, так и по промерам черепа. И.И. Соколов (1971), напротив, отмечает, что по длине позвоночного столба, основной длине черепа и ряду других промеров кавказские зубры не уступают беловежским. Оба автора солидарны в том, что по перечисленным параметрам зубры обоего пола уступают степным бизонам. Однако Дж. Аллен (Allen, 1876), исследовавший шесть скелетов бизонов и три зубра, пришел к выводу о большей величине черепа и всего скелета у *B. bonasus*.

Указанные противоречия, вероятно, возникают в связи с небольшими объемами исследованного материала и его происхождением в одних случаях из природных популяций, а в других — из питомников и зоопарков. При этом авторы, как правило, указывают лишь количество и места хранения использованных экземпляров, но не источники их поступления. Последнее, вероятно, объясняется априорным допущением о том, что звери, живущие в неволе, лишь несущественно отличаются от вольных. Однако наши исследования показали, что беловежские и кавказско-беловежские зубры из зубропитомников Приокско-Тerrasного и Окского заповедников значительно отличаются от животных из природных популяций (Пузаченко и др., 1999; Раутиан и др., 2002; см. раздел «Положение зубров среди форм рода *Bison* по кранио-

метрическим признакам»), в частности, большими средними значениями по многим промерам черепа. В этой связи, для изучения изменчивости вида, проведения внутривидовых и межвидовых сравнений и выяснения тенденций преобразования тех или иных форм необходимо знать, из каких популяций происходит материал, и в каких условиях (в первую очередь, в неволе или в природе) протекало развитие животных. Только в этом случае можно выявить соотношения между разными формами изменчивости и отделить таксономические и прочие различия от возникших в результате разных условий существования.

В настоящей работе для описания и сравнения подвидов использованы только черепа животных из природных популяций прошлого и современности. Изученные материалы хранятся в Зоологическом институте РАН (ЗИН), Зоомузее МГУ (ЗМ МГУ), Палеонтологическом институте РАН (ПИН), Национальном музее Республики Адыгея и в коллекциях Беловежской пушчи (Беларусь), Окского, Северо-Осетинского и Кавказского заповедников. Кроме того, использованы литературные данные (Флеров, 1932, 1965, 1979, Flerow, 1969; Громова, 1935; Бурчак-Абрамович, Наниев, 1954; Наниев, 1956; Бурчак-Абрамович, 1957; Skiner, Kaisen, 1947).

Краниометрическая характеристика дана на основе 61 промера (рис. 3), включая признаки, предложенные В.И. Громовой (1931, 1935), и ряд дополнительных промеров, использованных в предыдущих работах (Раутиан и др., 1998; Пузаченко, Раутиан, 2001). Усредненные данные по разным подвидам представлены для самцов и самок в табл. 15 и 16, соответственно. Для сравнения те же промеры приведены для американских бизонов обоего пола (*Bison bison*).

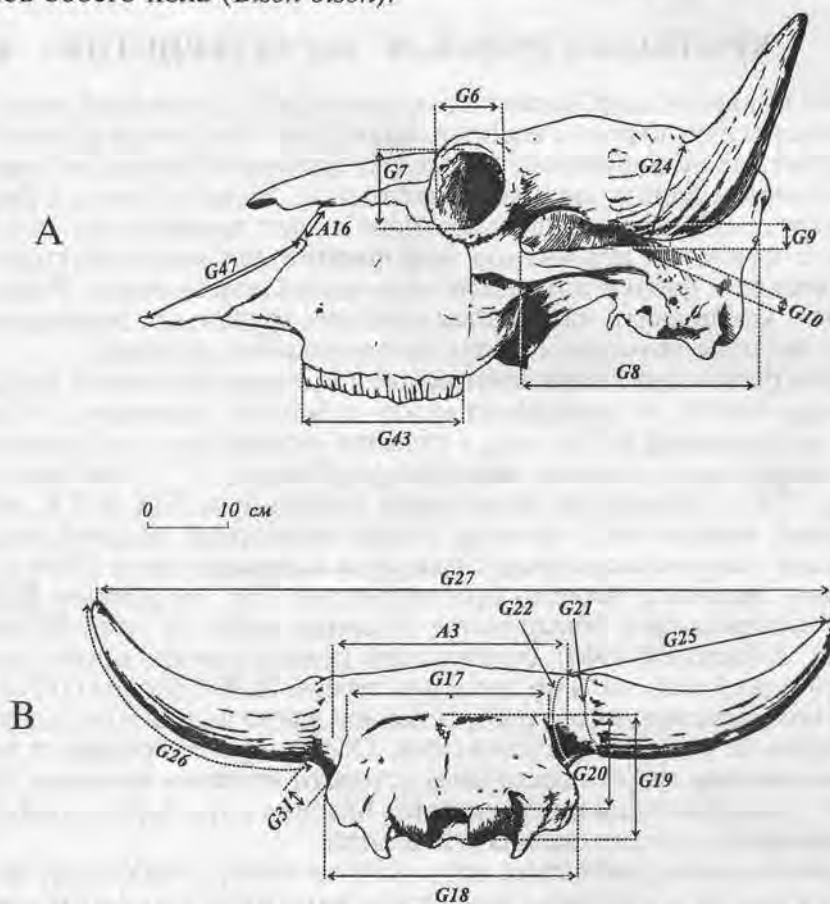
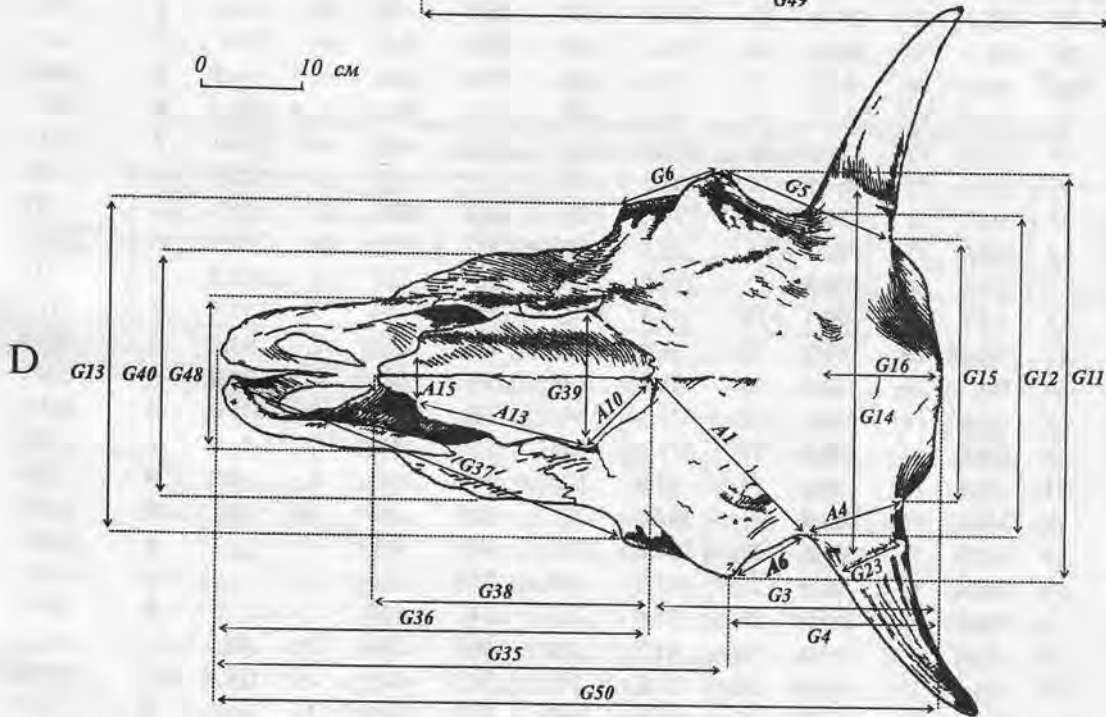
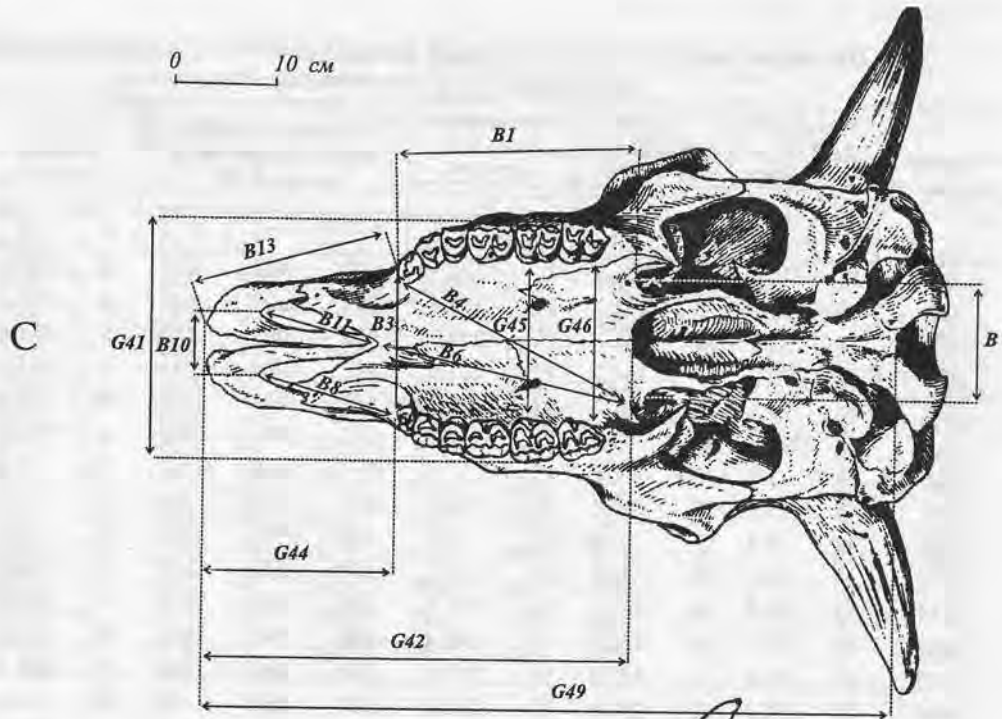


Рис. 3. Схема промеров черепов зубров и бизонов: А — вид сбоку, В — вид сзади, С — вид снизу, Д — вид сверху: G1-G50 — по Громовой (1935) и А1-А16 и В-В13 — по Пузаченко и Раутиан (2001): G1 — анатомическая мозговая ось, G2 — морфологическая мозговая ось, G3 — средняя длина лба, G4 — заглазничная длина лба, G5 — боковая длина лба, G6 и G7 — горизонтальный и вертикальный поперечники орбиты, G8-G10 — длина, ширина и глубина височной ямки, G11 — наибольшая ширина лба (по задним краям орбит), G12 — наименьшая ширина лба (по заглазничному сужению), G13 — предглазничная ширина лба, G14 — ширина лба между стержнями в середине их лобной поверхности, G15 — ширина лба между границами шероховатых колец в основании роговых стержней, G16 — длина темени, G17 — ширина темени (между вершин височных ямок), G18 — наибольшая ширина затылка (на гребне), G19 — наибольшая высота затылка, G20 — наименьшая высота затылка, G21 — обхват основания стержня, G22 — обхват стебелька стержня, G23 — лобный диаметр основания стержня, G24 — перпендикулярный к нему диаметр, G25 — прямая длина стержня, G26 — длина стержня вдоль большой кривизны, G27 — расстояние



между вершинами стержней, G31 — длина стебелька по нижней стороне, G35 — анатомическая лицевая ось, G36 — морфологическая лицевая ось, G37 — орбитальная длина лицевого отдела, G38 — длина носовых костей, G39 — наибольшая ширина носовых костей, G40 — ширина в щечных бутрах, G41 — ширина верхней челюсти у альвеолярного края, G42 — длина твердого неба, G43 — альвеолярная длина зубного ряда, G44 — длина диастемы, G45 — ширина неба между передними краями P², G46 — ширина неба между задними краями M³, G47 — длина межчелюстных костей, G48 — наибольшая ширина межчелюстных костей, G49 — основная длина черепа, G50 — передняя длина черепа от переднего края межчелюстных костей до верхнего края затылка; A1 — косая длина лба, A3 — длина затылочного гребня, A4 — расстояние между концами затылочного гребня и заглазничным сужением, A6 — расстояние между боковыми выемками заднего края костного неба, A10 — косая длина каудальной части носовой кости, A13 — боковая длина средней части носовых костей, A15 — ширина дистальной части носовых костей между задними краями вырезки, A16 — расстояние между носовым отростком межчелюстной кости и носовой костью, B — расстояние между боковыми выемками заднего края костного неба, B1 — косая длина неба (между зубными рядами), B3 — ширина неба между передними краями альвеол P², B4 — диагональная длина неба (между зубными рядами), B6 — косая длина неба от заднего края небных отростков межчелюстной кости до заднего края костного неба, B8 боковая длина диастемы от переднего края альвеолы P² до переднего края небной щели (fissura palatina), B10 — расстояние между передними краями небных щелей, B11 — расстояние от переднего края небных щелей до заднего края небных отростков межчелюстной кости, B13 — боковая длина диастемы от переднего края альвеол P² до переднего края межчелюстной кости.

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

Промер (см. рис. 3)	Кавказский зубр (<i>B. b. caucasicus</i>)		Горный зубр (<i>B. b. montanus</i>)		Беловежский зубр (<i>B. b. bonasus</i>)		Вероятность ошибки вывода о значимости различий (<i>P</i>)			<i>Bison bonasus major</i>		Бизон (<i>Bison bison</i>)	
	1		2		3		1-2	1-3	2-3	n	X	n	X
	n	X	n	X	n	X							
G1	13	220.4	15	220.3	27	226.3	.977	.109	.087	4	238.8	4	257
G2	13	252.2	13	253.7	27	255.9	.804	.393	.645	4	274.8	3	269.3
G3	22	231.2	15	242.7	27	249.2	.002	.000	.130	5	263.4	3	274.3
G4	21	189.0	15	194.3	27	201.0	.255	.004	.141	5	217.8	3	246.3
G6	34	70.1	15	73.8	57	72.3	.002	.027	.249	3	73.0	8	61.0
G5	22	144.4	15	149.8	27	152.8	.095	.014	.460	5	169.6	3	176.7
G7	20	71.7	15	69.5	28	71.9	.291	.868	.052	2	71.0	3	68.67
G8	19	175.6	15	182.3	27	176.2	.022	.735	.014	3	193.0	3	199.3
G9	17	16.1	15	19.8	27	17.5	.045	.315	.079	3	16.9	3	13.83
G10	17	43.0	15	44.8	26	42.1	.321	.506	.029	3	48.0	3	32.67
G11	34	296.9	15	307.1	54	310.1	.073	.002	.628	5	329.8	8	347.5
G12	35	247.6	15	250.0	54	248.4	.506	.740	.543	5	272.2	8	281.9
G13	22	236.4	15	241.4	53	241.3	.248	.244	.988	2	266.5	8	273.9
G14	20	256.7	15	295.9	27	283.2	.000	.000	.028	5	318.8	4	351.5
G15	20	228.2	15	264.9	26	253.4	.000	.000	.031	4	285.5	4	293
G16	22	68.0	14	66.9	27	78.6	.693	.000	.000	4	75.3	4	99.5
G17	27	137.2	15	161.1	52	166.7	.000	.000	.224	5	177.4	8	182.5
G18	19	223.2	15	236.8	52	234.9	.003	.002	.640	4	252.0	8	254.1
G19	12	126.3	13	137.1	27	135.2	.001	.001	.433	4	142.8	4	159
G20	12	91.0	15	96.1	27	96.4	.056	.034	.863	3	101.7	4	129
G21	32	229.0	15	209.1	55	226.1	.002	.562	.005	9	261.1	16	239.5
G22	21	230.3	14	210.9	21	219.0	.016	.081	.228	8	271.3	4	255
G23	32	76.9	15	69.1	55	74.3	.003	.148	.013	7	89.4	4	81.5
G24	21	69.2	15	63.5	25	68.4	.039	.726	.052	7	81.7	4	80.5
G25	9	169.1	14	176.4	19	178.3	.494	.182	.822	8	216.0	4	140
G26	8	246.0	14	254.1	19	277.3	.543	.003	.025	7	318.6	4	208.5
G27	8	558.6	14	608.4	21	578.9	.045	.214	.098	5	711.4	4	560
G31	21	32.9	15	39.7	27	43.9	.008	.000	.044	5	49.0	4	60
G35	9	348.3	13	353.4	25	342.3	.384	.237	.018			4	360
G36	9	302.9	13	306.1	25	293.8	.593	.046	.008			4	343.5
G37	9	295.4	13	295.9	25	287.3	.922	.045	.032			4	315
G38	5	194.7	9	203.2	26	185.8	.206	.043	.000			4	204.5
G39	9	93.2	9	94.0	53	95.2	.788	.502	.709	2	92.5	7	103.3
G40	16	165.1	15	169.5	28	177.2	.211	.001	.049	2	178.0	4	211.5
G41	15	155.1	14	155.6	28	155.6	.868	.831	1.00	1	165.0	4	177
G42	9	290.1	13	284.5	25	286.0	.239	.283	.687			4	312
G43	24	141.9	15	141.9	54	143.3	.980	.244	.379	1	153.0	8	152.1
G44	9	143.9	13	140.8	25	139.6	.329	.094	.614			4	148
G45	26	78.3	15	78.7	54	78.7	.824	.797	.981	2	77.5	4	95.5
G46	15	90.9	15	97.0	28	94.7	.003	.030	.254	2	92.0	4	108.5
G47	9	179.1	13	158.8	25	155.7	.000	.000	.290			4	177.5
G48	9	106.9	14	110.2	26	102.5	.217	.106	.002	1	112.0	4	119
G49	9	463.0	13	473.6	24	470.5	.136	.225	.589			4	513
G50	19	501.1	12	523.9	52	521.0	.007	.000	.641	1	50.0	4	586
A1	21	151.5	15	168.3	53	166.9	.000	.000	.595	1	168.0	8	173.9
A3	23	201.1	15	216.2	52	202.6	.000	.529	.000	3	219.7	8	215.8
A4	23	97.8	15	90.5	51	98.8	.000	.535	.000	1	112.0	8	107.8

Продолжение таблицы 15

Промер (см. рис. 3)	Кавказский зубр (<i>B. b. caucasicus</i>)		Горный зубр (<i>B. b. montanus</i>)		Беловежский зубр (<i>B. b. bonasus</i>)		Вероятность ошибки вывода о значимости различий (<i>P</i>)			<i>Bison bonasus major</i>		Бизон (<i>Bison bison</i>)	
	1		2		3		1-2	1-3	2-3				
	<i>n</i>	<i>X</i>	<i>n</i>	<i>X</i>	<i>n</i>	<i>X</i>				<i>n</i>	<i>X</i>	<i>n</i>	<i>X</i>
A6	22	57.7	15	62.5	53	64.0	.046	0.18	650	1	60.0	8	70
A10	8	83.0	9	68.4	52	68.9	.006	.000	.875			7	81.4
A13	8	97.9	9	125.9	50	106.1	.000	.032	.000			7	119.4
A15	9	39.6	9	38.4	50	39.1	.607	.798	.705			7	45.9
A16	16	12.1	14	29.7	39	34.0	.000	.000	.177			4	33
B	19	66.7	15	73.0	53	72.9	.000	.000	.964			8	80.6
B1	20	137.3	15	136.9	53	139.4	.796	.175	.162			8	156.5
B3	26	92.6	15	91.8	54	93.5	.657	.919	.301			8	97.9
B4	19	158.7	15	157.7	53	162.4	.652	.038	.026			8	178.1
B6	18	163.3	14	164.4	52	161.9	.736	.507	.302			8	176.0
B8	16	113.4	12	112.5	50	107.8	.603	.000	.003			8	108.9
B10	16	42.4	11	40.7	50	41.5	.254	.283	.504			8	42.3
B11	16	85.2	12	84.8	50	86.2	.866	.489	.444			8	89.6
B13	16	147.0	12	145.6	50	140.0	.481	.000	.008			8	143.9

Таблица 16

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

Промер (см. рис. 3)	Кавказский зубр (<i>B. b. caucasicus</i>)		Горный зубр (<i>B. b. montanus</i>)		Беловежский зубр (<i>B. b. bonasus</i>)		Вероятность ошибки вывода о значимости различий (<i>P</i>)			<i>Bison bonasus major</i>		Бизон (<i>Bison bison</i>)	
	1		2		3		1-2	1-3	2-3				
	<i>n</i>	<i>X</i>	<i>n</i>	<i>X</i>	<i>n</i>	<i>X</i>				<i>n</i>	<i>X</i>	<i>n</i>	<i>X</i>
G1	5	188.0	18	195.6	25	206.4	.064	.000	.000	2	204.5	4	220
G2	5	227.4	18	228.4	25	233.4	.828	.176	.084	2	242.5	4	244
G3	13	215.5	19	216.6	25	224.5	.767	.003	.002	2	230.0	4	229
G4	13	164.8	19	170.4	25	177.2	.062	.000	.008	2	162.5	4	192
G5	15	119.4	19	132.1	25	134.0	.000	.000	.338	2	153.5	4	141
G6	22	65.4	18	70.0	50	69.2	.018	.011	.500	2	80.3	4	60.5
G7	15	63.5	19	63.7	25	63.1	.850	.674	.448	1	67.0	4	61
G8	15	155.9	19	166.6	25	164.6	.000	.000	.212	2	173.5	4	175
G9	15	22.3	19	21.7	25	20.6	.627	.205	.303	2	25.3	4	14
G10	15	31.9	19	36.9	25	37.6	.000	.000	.426	2	39.8	4	42
G11	21	243.2	19	257.9	47	263.7	.001	.000	.083	2	278.0	4	281.3
G12	20	198.9	19	202.5	47	212.8	.253	.000	.000	2	221.5	4	222.0
G13	9	197.1	19	201.3	47	208.1	.484	.009	.054	2	230.0	4	225.0
G14	15	211.1	17	235.9	25	241.1	.000	.000	.271	2	263.5	4	261
G15	13	189.4	17	214.2	24	220.3	.000	.000	.193	2	240.5	4	228
G16	13	66.7	18	59.4	24	69.5	.003	.156	.000	2	68.0	4	72
G17	18	112.0	19	133.9	47	140.5	.000	.000	.027	2	131.0	4	140.8
G18	7	184.0	18	200.7	47	201.7	.000	.000	.654	2	226.5	4	215.8
G19	4	110.0	16	121.6	25	123.1	.000	.000	.408	2	139.0	4	136
G20	4	79.4	18	86.3	25	85.5	.030	.021	.621	2	105.0	4	98
G21	23	161.0	15	159.5	51	164.2	.698	.340	.272	4	195.0	6	156.2
G22	14	157.1	16	155.1	23	159.0	.683	.637	.280	2	192.5	4	173
G23	23	49.9	16	48.4	51	50.5	.159	.524	.106	2	63.5	4	50
G24	15	48.2	16	47.2	24	49.2	.417	.373	.097	2	59.0	4	47

Промер (см. рис. 3)	Кавказский зубр (<i>B. b. caucasicus</i>)		Горный зубр (<i>B. b. montanus</i>)		Беловежский зубр (<i>B. b. bonasus</i>)		Вероятность ошибки вывода о значимости различий (<i>P</i>)			<i>Bison bonasus major</i>		Бизон (<i>Bison bison</i>)	
	1		2		3		1-2	1-3	2-3	<i>n</i>	<i>X</i>	<i>n</i>	<i>X</i>
	<i>n</i>	<i>X</i>	<i>n</i>	<i>X</i>	<i>n</i>	<i>X</i>							
G25	9	122.3	12	123.4	23	122.3	.392	.991	.846	4	187.8	4	106
G26	9	191.2	12	166.5	22	156.5	.220	.157	.538	2	219.0	4	131
G27	5	367.4	11	438.0	23	440.7	.001	.000	.831	2	525.5	4	451
G31	15	35.8	18	34.3	24	38.2	.608	.188	.061	2	41.5	4	34
G35	5	334.2	15	342.0	24	332.5	.133	.737	.005	1	414.0	2	350
G36	8	281.6	15	294.9	24	282.2	.006	.868	.000	1	333.0	2	314
G37	8	278.0	15	286.3	24	276.5	.050	.679	.001	1	327.0	2	292
G38	4	181.0	10	193.6	23	181.0	.047	.991	.001			2	202
G39	8	75.3	12	75.6	46	78.9	.935	.104	.107			4	83.0
G40	14	146.6	18	157.1	25	165.7	.001	.000	.002	1	165.0	4	170
G41	14	140.9	18	146.5	25	151.6	.045	.000	.016	1	146.0	4	161
G42	8	271.3	15	279.3	24	279.1	.027	.027	.921	1	330.0	4	288
G43	20	140.1	19	137.2	48	137.3	.048	.063	.977	1	149.0	4	149.8
G44	8	136.6	15	135.6	24	132.3	.665	.089	.052	1	163.0	4	130
G45	19	73.8	19	74.1	48	76.8	.884	.079	.081	1	81.0	4	90
G46	15	83.3	18	89.4	25	92.8	.001	.000	.046	1	95.0	4	99
G47	8	155.9	15	151.5	24	149.2	.240	.120	.460			2	177
G48	9	91.3	16	97.8	24	93.1	.017	.430	.003			4	98
G49	4	434.8	15	451.4	24	450.1	.031	.033	.759	1	499.0	2	464
G50	11	478.6	15	489.2	49	488.8	.080	.046	.914	1	552.0	2	517
A1	9	141.4	19	153.9	46	155.3	.000	.000	.528			4	153.5
A3	10	177.3	19	195.3	47	182.1	.000	.083	.000	2	195.0	4	192.0
A4	10	75.1	19	70.9	47	79.5	.041	.031	.000	1	173.0	4	81.3
A6	10	57.3	19	62.6	48	61.0	.025	.147	.406	1	78.0	6	71
A10	5	67.8	12	60.8	46	59.5	.075	.009	.519			3	72.3
A13	4	91.1	10	117.6	44	102.9	.000	.040	.000			4	113.5
A15	4	35.9	10	35.3	44	34.9	.754	.649	.805			3	39.3
A16	9	9.8	16	28.9	51	35.1	.000	.000	.042				
B	9	62.7	19	67.5	47	71.1	.042	.000	.025			3	78.3
B1	9	129.7	19	132.2	47	136.7	.202	.000	.001			3	150.3
B3	19	88.1	19	86.5	48	90.9	.442	.103	.008			4	95.8
B4	9	150.7	119	151.6	47	159.5	.725	.000	.000			4	174.0
B6	9	155.7	19	160.4	47	159.8	.144	.055	.734			4	173.8
B8	7	112.8	15	107.0	47	104.8	.007	.000	.150			4	109.0
B10	6	37.3	14	36.8	46	37.0	.688	.728	.776			4	38.8
B11	7	84.6	15	79.0	47	81.2	.062	.243	.287			3	84.3
B13	7	141.9	15	137.5	46	135.3	.108	.010	.197			4	142.8

Описание черепа зубров, приведенное ниже, в основном, построено по схеме К.К. Флерова (1932, 1965, 1979), но существенно отличается тем, что наши данные о размахе изменчивости и средних величинах признаков относятся исключительно к животным из природных популяций, тогда как Флеров, судя по значениям промеров и списку изученных коллекций, основывал свое описание, главным образом, на зубрах из Центрального зубропитомника Приокско-Тerrasного заповедника.

Описание черепа

Европейский зубр (*Bison bonasus* L.) характеризуется мелкими и средними для рода *Bison* размерами черепа. Наибольшая длина черепа взрослых самцов составляет 480—

565, в среднем 515 мм (у самок — 430—520 и 485, соответственно)¹. Наименьшая ширина (в заглазничном сужении) у самцов — 195—270, в среднем 248 (у самок — 185—230, средняя — 205); наибольшая ширина по задним стенкам орбит — 245—340 мм, средняя — 305 (у самок — 220—285, средняя 255).

Передние концы межчелюстных костей (*os intermaxillare*) не образуют выступающих лопастей на передненаружном крае (в отличие от таковых степных бизонов); ростральная часть спереди сужена и округлена. Это связано со способом питания и коррелирует с формой резцов нижней челюсти. Зубр питается веточно-древесными кормами и мягкими лесными травами. Система резцов слабо расширена, долотообразна, в связи с чем антагонисты резцов — межчелюстные кости не расширены. Половые различия по этому признаку, как и по другим промерам неба, минимальны (сравни табл. 15 и 16, промеры неба — В—В13, G45, G46). Небные отростки межчелюстных костей широкие (до переднего края сошников), тонкие и плоские (*Bison bonasus bonasus*) или продольно вогнутые и образуют широкий желобок (*B. b. caucasicus* и *B. b. montanus*).

Носовые отростки (*processus nasalis*) межчелюстной кости значительно варьируют по длине. У зубров кавказского подвида они заканчиваются намного ближе к носовой кости, чем у беловежцев, иногда соприкасаются с ней. По данному признаку горный подвид занимает промежуточное положение между кавказским и беловежским (табл. 15, 16, промер А16).

Носовые кости широкие и короткие, овальной формы. Они достигают наибольшей ширины на расстоянии $1/3$ (*B. b. caucasicus*) или $2/5$ (*B. b. bonasus* и *B. b. montanus*) длины кости от заднего края. Этмоидальные щели имеются на большинстве черепов.

Зубры обоего пола отличаются неровным рельефом лба, сформированным несколькими впадинами и возвышенностями, тогда как у *Bison bison* и *B. priscus* лобная поверхность более или менее равномерно выпуклая. У зубров всех форм постоянно присутствует впадина между глазницами, непосредственно позади носовых костей перед теменной. Две впадины, расположенные приблизительно на уровне передних краев роговых стержней, по бокам (справа и слева) от срединной лобной возвышенности сильно варьируют по степени развития. Над орбитами спереди, в области передней трети надорбитальной борозды и по бокам задних концов носовых костей вдавлений нет. Наличие впадин на лобной поверхности зубров связано с относительно слабым развитием лобных полостей, а округло-выпуклый лоб бизонов — с сильным развитием этих полостей. Голова у бизона больше, чем у зубра, лобные кости толще, поэтому появляется необходимость облегчения головы, что достигается путем сильного развития лобных полостей.

Степень вдавления поверхности лба между глазницами коррелятивно связана с размерами, положением и формой лобного вооружения (Флеров, 1965). У видов с наиболее широким и выпуклым лбом рога загнуты назад и вниз (бизоны, буйволы) и, наоборот, у видов с узким, плоским и даже вогнутым лбом рога направлены вверх и вперед (тур, як). У зубров лоб уже и менее выпуклый, чем у бизона, и лобные кости менее массивны, поэтому и рога у зубров не «заложены» так сильно назад, как у бизонов. Это хорошо выражено даже у разных экземпляров одного и того же вида: на черепках с более выпуклым и широким лбом рога отогнуты больше, чем у узколобых. У зубров кавказского подвида лоб слабовыпуклый, а рога более сильно загнуты, чем у беловежского и горного подвида.

Стержни самцов широкие при основании, диаметр стержня в короне 52—90 мм, в среднем 74 мм (у самок — 42—56 и 49, соответственно). Основания роговых стержней не опущены, так что расстояние между ними и наружным слуховым отверстием большое, много больше вертикального диаметра большого затылочного отверстия. Рога круто спирально изогнуты: в стороны, затем вверх, назад и внутрь. Роговые стержни не отогнуты вниз ниже лобной поверхности, и их концы направлены вверх и (или) навстречу друг другу. Стержни абсолютно и относительно длинные, средняя длина вдоль большой кривизны (промер G26) составляет у самцов разных подвида 53—59% основной длины черепа (у самок — 35—45%), что значительно больше, чем у бизонов (41—48%) и

¹ Здесь и далее приведены средние значения и размах изменчивости у *Bison bonasus bonasus*, *B. bonasus caucasicus* и *B. bonasus montanus*. *Bison bonasus major* и *Bison bonasus hungarorum* известны по фрагментарным материалам, что не позволяет дать достаточно полную характеристику этих подвида. Отметим, что *B. b. major* Hilzheimer, 1918 был значительно крупнее других подвида (см. табл. 15, 16), а *B. b. hungarorum* Kretzoi, 1946 — несколько мельче (Флеров, 1979).

бизонок (28%). Расстояние между концами стержней значительно варьирует индивидуально и различается у разных подвидов, составляя у самцов 430—740 мм, и у самок — 340—500 (средние по подвидам см. табл. 15, 16, G27). У самок стержни округлые в сечении, у самцов — несколько уплощенные, т. е. вертикальный диаметр меньше горизонтального (табл. 15, 16, промеры G23 и G24)².

Рога зубров тоньше, чем у других видов *Bison*, обхват стержня взрослого быка не превышает 285 мм (у самок — 190 мм). Средние значения массивности стержней (отношение окружности основания к длине стержня вдоль большой кривизны, G21/G26) варьируют у самцов разных подвидов от 0,82 (*B. b. bonasus* и *B. b. montanus*) до 0,93 (*B. b. caucasicus*), и у самок — 0,84 (*B. b. caucasicus*), 0,96 (*B. b. montanus*) и 1,05 (*B. b. bonasus*); у самцов и самок степных бизонов это отношение составляет 1,07 и 1,20, соответственно.

На поверхности роговых стержней обычно хорошо развиты продольные морщины, тянущиеся от жемчужного венчика почти до вершины. Наибольшей глубиной и шириной (до 5—6 мм) они отличаются на вентральной поверхности стержня. Его вершина зачастую пориста, иногда вся верхняя треть стержня довольно сильно пневматизирована.

Стенки роговых чехлов тонкие, их толщина не больше 1—1,5 см.

В противоположность некоторым другим видам *Bison* рога молодых зубров при росте сразу приобретают изгиб, свойственный рогам взрослых животных, не проходя стадию прямых, направленных в стороны и вверх стержней.

Надглазничная борозда (*sulcus supraorbitalis*) ясно очерченная, широкая и глубокая; несет ряд отверстий и образует ответвления, тянущиеся на орбитальную трубку и на лобную поверхность. Обычно борозда не окостеневает и остается открытой сверху всю жизнь. Иногда, у очень старых особей, развивается дорсальное окостенение задней части борозды позади надглазничного отверстия (*foramen supraorbitale*). Боковые ветви борозды никогда не окостеневают. У самок борозда широкая, продолжается вперед до шва со слезной костью.

Орбиты направлены слегка в стороны и вперед. Расстояние от заднего края глазницы до основания рогового стержня лишь немного больше переднезаднего диаметра глазницы. Передние края глазной трубки не сдвигаются назад дальше уровня последнего верхнего моляра (M³).

Слезные кости узкие, спереди всегда с выемкой и в большинстве случаев образуют обособленный узкий зубец, вклинивающийся между носовыми и верхнечелюстными костями (у бизонов такой выемки и зубца нет, кость относительно широкая). В области передних частей слезных костей обычно располагается широкая предглазничная впадина. Ее развитие связано с относительно мощными и подвижными мускулами, поднимающими верхнюю губу (*musculus levator nasolabialis*). У самок впадина меньше, чем у самцов.

Лицевой отдел черепа в области верхнечелюстных костей (*os maxillare*) относительно широкий и низкий. Ширина черепа над передним краем M³ больше длины ряда предкоренных и коренных; расстояние от нижнего края орбиты до края альвеолы M³ значительно меньше длины ряда коренных и предкоренных зубов (у бизонов больше). Поэтому носовая пластинка верхнечелюстной кости низкая, а передняя часть скуловой кости узкая. Хоана низкая и широкая, ее ширина спереди у края твердого неба приблизительно равна длине M². Наибольшая ширина входа много больше длины P² + P³. Крыловидные отростки (*ala major*) короткие, особенно у самок, и развернуты наружу. Строение у самцов и самок одинаковое.

Носовая полость, вентральный носовой ход и носовые раковины умеренного объема. Низкая лицевая часть и умеренный объем носовой полости (по сравнению с *B. bison*), по-видимому, объясняются меньшей потребностью в согревании холодного вдыхаемого воздуха в связи с обитанием в условиях сравнительно теплого и (или) мягкого климата (Флеров, 1965). Кроме того, лесные животные не делают больших переходов по открытой местности, защищены от холодных ветров и редко передвигаются быстрым аллюром. В связи с низкой хоаной края больших крыльев птеригоидной кости также низкие. Они отогнуты наружу и не имеют ограниченной гребнями дорзовентральной впадины.

Площадь прикрепления основного жевательного мускула (*musculus masseter*) умеренной величины вследствие малой высоты верхнечелюстной кости и в связи с неболь-

² Признак, свойственный всем представителям рода *Bison*; у зубра он выражен в меньшей степени, чем у других видов.

шим расстоянием от щечного бугра (*tuber malare*) до заднего конца скуловой кости (меньше 200 мм). Щечный бугор развит слабо и не образует выступающего отростка. На наружном крае скуловой дуги выраженные костные гребешки (степень развития которых свидетельствует о размерах и мощности крепящихся в этом месте мышц) заметны только на вентральной стороне скуловой кости, но здесь они развиты слабо и заканчиваются, не достигнув скулового отростка височной кости. Внутренний край скуловой дуги без гребня, вследствие чего вентральная сторона ее плоская, без продольного вдавления. В связи с относительно небольшими размерами *m. masseter*, его сравнительной слабостью и малой пронизанностью сухожилиями поверхность места его прикрепления на верхнечелюстной кости и на вентральной стороне скуловой дуги гладкая, почти без борозд и валиков. У *B. bonasus caucasicus* и *B. bonasus montanus* все эти признаки выражены слабее, чем у *B. bonasus bonasus*, вследствие еще более мягких кормов и очень малой высоты лицевого отдела черепа. У *B. bonasus montanus* наблюдается промежуточное развитие щечного бугра, валика на верхнечелюстной кости над M^1 и гребня на вентральной стороне скуловой дуги по отношению к беловежским и кавказским зубрам. В частности, у горных зубров каждого из полов средняя ширина черепа в щечных буграх промежуточная между таковыми у двух других подвигов; у бизонов и бизонок средние значения этого промера значительно больше (табл. 15, 16, промер G40).

Нижние концы околотатылочных отростков (*processus paroccipitalis*) выступают вниз много ниже поверхности основной затылочной кости и находятся приблизительно на уровне неба. Это связано с тем, что лицевой отдел черепа сравнительно низкий, мозговой отдел опущен, а сами отростки направлены практически вертикально вниз и немного внутрь. Концы отростков сближены, так что расстояние между ними меньше высоты затылка от верхнего края большого затылочного отверстия до затылочного гребня (промер G20).

Лобная поверхность черепа без резкой границы переходит в теменную, опущенную ниже лба и направленную к продольной оси черепа под углом, близким к 130° . Длина темени (G16) у самцов варьирует от 52 до 97 мм, в среднем 74 мм (у самок 49—82 мм, в среднем 65 мм); у беловежского подвида этот промер несколько больше, чем у кавказского и горного. Как у самцов, так и у самок наибольшая ширина темени (расстояние между задними краями височных ям) отмечена у беловежского подвида, наименьшая — у кавказского, горный занимает промежуточное положение между ними (табл. 15, 16, промер G17). У бизонов и бизонок темя значительно крупнее, 100×182 и 77×151 мм, соответственно. Зароговая часть черепа сравнительно хорошо развита и заметно выступает позади рогов. Затылочный гребень, служащий местом прикрепления мощной мускулатуры, поддерживающей голову, достигает значительного развития, составляя резкую границу между верхней поверхностью зарогового черепа и задними выходами височных ям; наибольшей длины он достигает у зубров горного подвида (промер A3). Дорсальная поверхность зароговой части расположена почти под прямым углом к плоскости затылка, образуя крышу мозговой коробки. Наибольшая высота затылка у самцов кавказского подвида составляет в среднем 126 мм, а у беловежского и горного — 135 и 137; у самок — 110, 123 и 121, соответственно; у бизонов затылок значительно выше (см. табл. 15 и 16, G19).

Верхний край затылочного гребня расположен заметно ниже основания роговых стержней. Наружный слуховой проход открывается низко, значительно ниже уровня шва между скуловой и верхнечелюстной костями. Затылок узкий, его наибольшая ширина (в области наружных слуховых отверстий) превышает расстояние от верхнего края большого затылочного отверстия до верхнего края затылочного гребня приблизительно вдвое. Расстояние от наружных краев мышелков до латерального края затылочного гребня над наружным слуховым отверстием много меньше длины $M^2 + M^3$.

У зубров беловежского подвида затылочные мышелки на наружных краях при основании округлены, тогда как у кавказских и горных зубров они нередко имеют рудиментарный крючкообразный загиб вперед. Края мышелков под затылочным отверстием раздвинуты у горных зубров в среднем на 8—10 мм, у беловежских — на 12 мм (у бизонов — 14 мм).

Основная затылочная кость укорочена и постепенно суживается кпереди. Ее ширина в области глоточных бугров обычно много меньше длины $P^3 + P^4$. Глоточные бугры (*tuberculi pharyngei*) короткие, сильно вытянутые вниз в виде крючковидных отростков. Они отодвинуты назад и, в связи с укорочением основной затылочной кости,

лежат далеко позади задних краев больших крыльев (*alae major*) и заднего края хоаны. Между передними краями затылочных мышцелков и по вентральной стороне основной затылочной кости тянется неглубокий желоб. Примерно на середине кости он замещается едва заметным ребром, проходящим между глоточными буграми на основную клиновидную кость. Небольшие размеры глоточных бугров указывают на относительно слабое развитие длинной мышцы головы (*musculus longus capitis*), что связано со сравнительно редким опусканием легкой головы, так как в питании зубра (по сравнению со степными бизонами) большое значение имеют древесные корма. У бизонов глоточные бугры широкие в виде вздутий, что вместе с расширенными краями затылочных мышцелков объясняется более сильной фиксацией тяжелой головы, часто опускаемой вниз при питании травой (Флеров, 1965).

Слуховые барабаны сильно вздутые и по размерам превосходят таковые у бизонов; их передние концы лежат впереди или на уровне середины глоточных бугров (у бизонов позади). Наружный слуховой канал (*meatus acusticus externus*) короткий; расстояние от него до края барабана меньше или (реже) равно длине барабана (у бизонов обычно больше). Высота барабанов слабо варьирует на протяжении всей их длины, на нижней поверхности, выдающейся из тела черепа, расположены 3—4 вздутых бугра. Сильное развитие слуховых барабанов, по-видимому, связано с повышенной остротой слуха (Соколов, 1953). Для зубров, как обитателей леса, ведущая роль слуха несомненна, тогда как для степных бизонов важнейшее значение имеет зрение, а слух, по-видимому, играет не столь важную роль. Этим можно объяснить существенные отличия зубров от бизонов по размерам слуховых барабанов.

Суставные площадки для причленения нижней челюсти короткие, их площадь относительно мала. Длина от засуставного отростка до переднего края меньше длины $P^3 + P^4$. Засуставной отросток низкий, его высота меньше длины P^3 . Слабое развитие суставного отростка объясняется ограниченностью движений нижней челюсти при перетирании мягких кормов (почти исключительно боковые, переднезадние ограничены). Суставной бугор выпуклый, между ним и засуставным отростком расположен серповидный поперечный желоб. Сочленовный блок нижней челюсти также серповидно изогнут, что указывает на наличие боковых и вращательных поперечных движений нижней челюсти при растирании пищи. Строение одинаковое у самцов и у самок.

Нижняя челюсть. Восходящая ветвь нижней челюсти относительно низкая. Медиальная крыловидная мышца (*musculus pterygoideus medialis*) относительно слабая; мала и площадь прикрепления ее глубокого (на медиальной поверхности ветви нижней челюсти) и поверхностного слоев (на медиальной поверхности углового отростка нижней челюсти). С этим связана небольшая высота углового отростка нижней челюсти (*processus angularis*). Латеральная крыловидная мышца (*m. pterygoideus lateralis*), начинающаяся на краю небнокрыловидной ямки (*fossa pterygopalatina*) и частично в височной яме и кончающаяся на медиальной стороне под суставной головкой нижней челюсти, также слабая. Поэтому способность выдвигания вперед нижней челюсти и переднезадние движения ограничены.

Горизонтальная ветвь нижней челюсти низкая, высота на уровне M_3 меньше или редко равна длине $M_1 + M_2$ (у бизонов значительно больше). Альвеолярная часть (*pars dentalis*) нижнечелюстной кости относительно толстая и вздутая. Такое строение связано со значительным давлением в медиальном направлении. При перетирании пищи производятся в основном боковые движения нижней челюсти.

Суставной отросток (*processus condyloideus*) длинный и широкий, его ширина превышает длину менее чем вдвое. Сзади он закругленный, а не выемчатый, как у бизонов, что указывает на преобладание боковых и вращательных движений челюсти над переднезадними.

Передний отдел нижней челюсти в области симфиза низкий, снизу округленный. Резцовая часть несильно расширена и не образует выступающих наружу углов (как у степных бизонов). Ширина переднего края нижней челюсти по альвеолам резцов меньше длины симфиза. Симфиз короткий как у самцов, так и у самок; его длина меньше длины $M_2 + M_3$. Гребень вдоль симфизарного шва выражен слабее, чем у степных травоядных.

Зубы. Резцовые зубы (резцы и клыки, $I_1 - I_3$ и C) подвижны в альвеолах, что связано с отсутствием верхних резцов. Они работают как ножи при срезании травы, как скребок при соскабливании лишайников и как долото при подрезании и сдирании коры деревьев. У копытных, имеющих верхние резцы, они вместе с нижними работают как кусачки

или ножницы, перерезающие пищу. В отсутствии антагонистов подвижность резцовых зубов нижней челюсти снижает опасность поранить мягкие ткани верхней челюсти.

Все резцы имеют длинную коронку и длинную шейку, скрытую в деснах, что позволяет сохранять подвижность относительно нижнечелюстной кости; они слабо отогнуты наружу и образуют долотообразную, более узкую, чем у степных бизонов, систему, способную выдержать значительное давление при подрезании коры и обламывании ветвей. Коронки уплощенные, с вогнутой лингвальной поверхностью. Коронки всех резцеобразных зубов мало различаются по ширине и уменьшаются по длине от I₁ к С. В результате получается общий дугообразно изогнутый край всей системы.

Длина ряда щечных зубов является очень стабильным признаком, слабо варьирует индивидуально и практически не отличается у разных подвидов и полов. Отношение альвеолярной длины ряда P²—M³ к основной длине черепа у самцов и самок всех форм зубров около 0,30; различия между подвидами статистически не достоверны.

Коренные и предкоренные зубы высококоронковые, с отложением цемента поверх эмали; наружная поверхность верхних коренных с сильно развитыми ребрами и высокими закругленными стилями. Впадины между колонками нижних коренных зубов с латеральной и лингвальной сторон мелкие, поэтому колонки относительно слабо разделены. В частности, ширина зуба на уровне колонок значительно менее чем вдвое превышает ширину зуба на уровне впадин между колонками. Передневнутренняя складка M₃ слабо отделена от передней колонки зуба. Характерный для степных бизонов вертикальный желобок, отделяющий эту складку с лингвальной стороны от передней колонки, отсутствует.

Положение зубров среди форм рода *Bison* по краниометрическим признакам

Для получения представления о положении зубров Кавказа среди современных и исчезнувших форм рода *Bison* мы сравнили средние значения по ряду промеров черепа взрослых животных в выборках из природных популяций зубров (*Bison bonasus caucasicus*, *B. b. bonasus*, *B. b. montanus*, *B. b. major*), степных бизонов (*Bison bison bison*) из зоопарков и питомников России (табл. 15, 16), современных вольно живущих кавказско-беловежских зубров из Цейского заказника (Северная Осетия), кавказско-беловежских зубров из зубропитомника Окского государственного заповедника, плейстоценового прабизона (*Bison priscus* Woj.), а также литературные данные по самцам из вольных популяций лесных и степных бизонов Америки, *B. bison athabascae* и *B. bison bison* (табл. 17). Самцы и самки рассматривались как отдельные выборки в связи со значительным половым диморфизмом в роде *Bison*.

Таблица 17

Средние значения промеров черепа у некоторых представителей рода *Bison*

Промер	Форма									
	зубр (<i>Bison bonasus</i>) кавказско-беловежской линии				американский бизон (<i>Bison bison</i>)				прабизон	
	Цейский заказник (вольная популяция)		Окский заповедник (питомник)		<i>B. b. bison</i> (питомники и зоопарки России)		<i>B. b. bison</i>	<i>B. b. athabascae</i>	<i>B. priscus</i>	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	(Skinner, Kaisen, 1947) самцы	(Пузаченко, Раутиан, 2001) самцы	самки	
n	13—14	12—14	8—9	9—10	7—16	2—6	29—44	4—8	15—42	26—46
G3	256	229	273	241	274.3	229	241	286	302	286
G11	309	268	334	284	347.5	281.3	317	355	376	354
G12	250	210	265	219	281.9	222.0	264	288	322	301
G18	235	204	254	208	254.1	215.8	248	263	301	284
G19	132	121	134	113	159	136	150	149	169	160
G22	227	162	253	171	255	173	235	271	380	329
G23	73	49	82	60	82	50	78	92	128	110
G24	68	48	81	58	80.5	47	74	85	110	101
G25	179	122	246	156	140	106	168	189	441	347
G26	250	156	318	196	208.5	131	233	255	607	451
G27	611	458	705	536	560	451	581	665	1157	995

В анализ включены следующие промеры черепа: (G3) срединная длина лба; (G11) наименьшая ширина лба; (G12) наибольшая ширина лба; (G18) наибольшая ширина затылка; (G19) наибольшая высота затылка; (G22) обхват основания стержня; (G23) лобный поперечник основания стержня; (G24) перпендикулярный к нему поперечник; (G25) прямая длина стержня; (G26) длина стержня вдоль большой кривизны; и (G27) расстояние между вершинами стержней. Этот набор признаков выбран потому, что по нему есть данные для всех сравниваемых форм.

Как видно из табл. 15 и 16, три поздних подвида зубра сравнительно слабо отличаются друг от друга, и по большинству промеров заметно уступают в размерах более раннему *B. b. major*. Вольно живущие кавказско-беловежские зубры Цейского заказника удивительно близки к вольным животным беловежского подвида. Вместе с тем, зубры из питомника Окского заповедника отличаются от всех вольно живущих значительно большими средними значениями практически всех промеров, за исключением высоты затылка, промер G19 (табл. 15—17). Вероятно, эти отличия являются следствием длительного существования популяции в условиях питомника, обеспечивающих дополнительную подкормку в период пренатального и постнатального роста, а возможно, также бессознательный (и сознательный — см. Юргенсон, 1956; Корочкина, 1958) отбор наиболее крупных производителей. Аналогичные различия наблюдаются между степными бизонами (*B. bison bison*), происходящими из вольной популяции и из питомников и зоопарков — зоопарковские животные значительно крупнее по большинству исследованных промеров, за исключением длины рогов (G25—G27). Таким образом, при содержании в неволе морфологические характеристики зубров и бизонов (и, вероятно, многих других видов) значительно меняются в сторону увеличения размеров. Поэтому, как отмечено выше, характеристика видов, подвидов и т. д. должна основываться только на животных, происходящих из природных популяций, а материал из питомников и зоопарков можно использовать как дополнительный с неременной проверкой всех получаемых выводов на материале из природы.

Интегральная оценка краниометрических дистанций между разными формами зубров и бизонов была получена на основе совокупности 11 указанных выше промеров черепа (табл. 15—17). Для стандартизованных средневыборочных значений промеров у самцов и самок всех изученных форм были рассчитаны попарные евклидовы дистанции и обработаны методом многомерного шкалирования (Kruskal, 1964). Положение зубров и бизонов в пространстве двух первых осей многомерного шкалирования представлено на рис. 4.

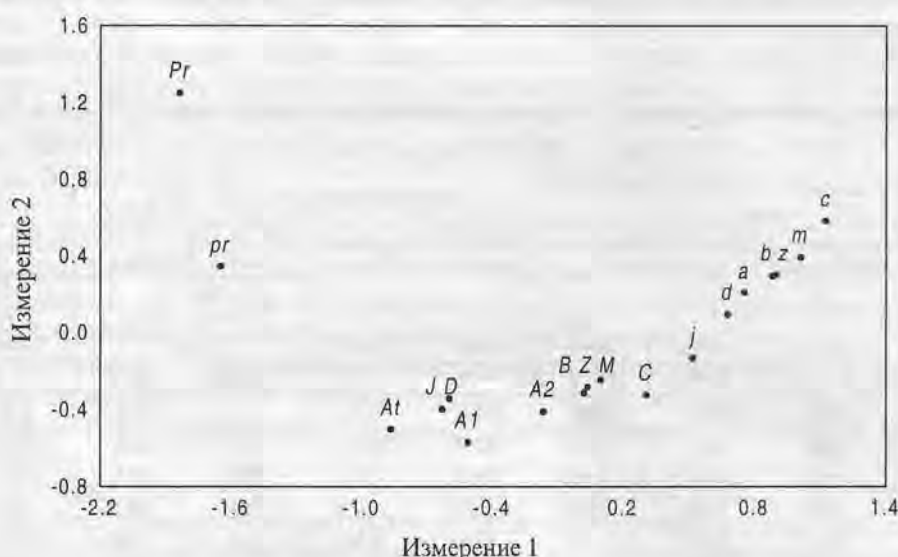


Рис. 4. Взаимное положение форм рода *Bison* в плоскости двух главных координатных осей многомерного шкалирования матрицы евклидовых дистанций по 11 промерам черепа: (M) самцы и (m) самки горных зубров, (D) самцы и (d) самки зубров из питомника Окского государственного заповедника; (Z) самцы и (z) самки кавказско-беловежской линии зубров из вольной популяции Цейского заказника; (B) самцы и (b) самки *B. b. bonasus* из Беловежской пушчи, (C) самцы и (c) самки *B. b. caucasicus*, (J) самцы и (j) самки *B. b. major*, (A1) самцы и (a) самки *B. bison* из зоопарков и питомников России; (A2) самцы *B. bison* из вольной популяции; (Pr) самцы и (pr) самки *B. priscus*, (At) самцы *B. bison athabasca* из вольной популяции.

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

Группа, наиболее удаленная от *B. priscus* по первой координатной оси и наиболее близкая по второй, включает самок всех рассматриваемых форм, кроме прабизонов. В частности, степные бизонки из питомников и зоопарков России (данных о других самках бизонов, к сожалению, нет) и зубрицы *B. b. major* входят не в группу самцов своих форм, а в общую группу зубриц. Это отражает ведущую роль половых различий в изменчивости представителей рода *Bison*, которая превосходит не только географическую и временную внутривидовую изменчивость в пределах каждого из полов, но и межвидовые различия. Наиболее близки друг другу самки беловежского подвида и кавказско-беловежские зубрицы из вольной популяции Цейского заказника (на рис. 4 точки, соответствующие этим формам, сливаются вместе). Самки горного подвида располагаются между кавказскими и беловежскими, несколько ближе к последним. Бизонки близки к перечисленным формам зубриц из вольных популяций и занимают промежуточное положение между ними и самками из питомника. Зубрицы из вольных популяций ближе к бизонкам, чем к зубрицам из питомника. Иными словами, в питомниках происходит существенное изменение по крайней мере некоторых краниометрических характеристик. Самые крупные самки зубров, относящиеся к ископаемому подвиду *B. b. major*, наиболее своеобразны и занимают промежуточное положение между рассмотренной группой самок и соседней (второй) группой, включающей самцов поздних зубров (XVIII—XX вв.) из вольных популяций.

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

Помимо самцов зубров из питомника и *B. bonasus major* третья группа включает самцов вольно живущих лесных бизонов (*B. bison athabascae*) и степных бизонов из зоопарков и питомников России. Таким образом, как зубры, так и бизоны, живущие в неволе, существенно отличаются от животных из природных популяций; в обоих случаях происходит значительное увеличение большинства промеров черепа (см. табл. 15—17).

Основные объекты настоящего исследования — современные и вымершие зубры Кавказа — (как самцы, так и самки) занимают соседние позиции в плоскости главных координатных осей многомерного шкалирования. Как отмечал А.С. Немцев (1988), восстановленные зубры Северо-Западного Кавказа не только обитают на той же территории, что и исчезнувший кавказский подвид, но и наиболее близки к нему морфологически. Вольно живущие кавказско-беловежские зубры из Цейского заказника, выпущенные на волю значительно позднее горных, отличаются от своих непосредственных предков — кавказско-беловежских зубров из питомников — и очень близки к горным и, особенно, беловежским из природных популяций. Таким образом, после выпуска на волю признаки, характерные для природных популяций, могут восстанавливаться. Вместе с тем, зубры из Цейского заказника наиболее близки к равнинным животным и, в отличие от горных зубров *B. b. montanus*, не показывают тенденции к сближению с аборигенным кавказским подвидом *B. b. caucasicus*.

Отношения между подвидами зубров по краниометрическим признакам

Обрисовав положение современных зубров среди представителей рода *Bison*, перейдем к более подробному рассмотрению их внутривидовых отношений. В первую оче-

редь остановимся на признаках сходства и различиях между подвидами *B. b. caucasicus*, *B. b. bonasus* и *B. b. montanus*.

Характеризуя кавказский подвид, Флеров (1979) приводит следующие отличия от *Bison bonasus bonasus*. Череп мельче. Опускание роговых стержней до уровня лба меньше. Затылочные мышелки часто с рудиментами переднего загиба (у беловежских не отмечен). Носовая полость меньше, поэтому череп в лицевой области низкий и верхнечелюстные кости также низкие; расстояние от нижнего края орбиты до края альвеолы M^3 много меньше длины ряда предкоренных и коренных зубов (приблизительно на $1/3$). Малый объем носовой полости связан с обитанием в относительно теплом климате, редким бегом и редким интенсивным вдыханием холодного воздуха. Небные отростки межчелюстной кости по дорсальной поверхности вогнуты продольно, в общем кость длиннее, чем у беловежских зубров, ее задний конец, носовой отросток (*processus nasalis*), в большинстве случаев заканчивается тупой широкой вершиной и подходит к носовым костям ближе, чем длина M^1 , иногда соприкасается с ними. Рога у коров очень сильно загнуты внутрь, так что концы их близко сходятся, часто асимметричны. Рога самцов изогнуты крутой спиралью значительно сильнее, чем у беловежских. Роговые стержни направлены прямо в стороны или даже немного вперед, или едва назад, концы загнуты вверх.

Для более подробной количественной характеристики и сравнения разных форм зубров в настоящей работе используются данные по 61 промеру черепа (табл. 15, 16). Полученные результаты в основном подтверждают несколько меньшие размеры черепа у кавказских зубров. Однако этот вывод справедлив только в отношении части признаков, в первую очередь, промеров мозгового черепа и некоторых поперечных промеров лицевого. Так, и самцы и самки кавказского подвида статистически достоверно меньше по средним значениям основной и передней длины черепа (промеры G49 и G50), ширине и длине лба (G11—G16, A1, G3—G5), ширине и высоте затылка (G17—G20), длине глазниц (G6), ширине неба в задней части (B, G46), диагональной длине неба (B4), ширине в щечных буграх (G40). Вместе с тем, по продольным промерам лицевой части черепа они не уступают беловежцам, а по некоторым из них средневыборочные значения достоверно больше, чем у номинативного подвида. Последнее относится к промерам диастемы (B8 и B13), боковой длине задней части носовой кости (A10) у зубров каждого из полов, а также морфологической лицевой оси (G36), орбитальной длине лицевого отдела (G37), длине носовых и межчелюстных костей (G38 и G47) у самцов. У самок кавказского подвида средневыборочные значения последних четырех промеров также несколько больше, чем у беловежских зубриц, но различия не достигают статистически значимых величин. Отметим, что носовые кости различаются по пропорциям: передняя часть у кавказских зубров обоего пола существенно короче (A13), а задняя — длиннее (A10). По большинству промеров неба и зубных рядов (B1, B3, B6, B10, B11, G41, G43, G45) различия между подвидами невелики и обычно недостоверны у обоих полов. Средние значения промеров роговых стержней (G21—G27, G31) несколько различаются, но в связи с широким размахом индивидуальной изменчивости большинство различий не достоверно статистически. Исключение составляют у самцов длина стержней вдоль большой кривизны (G26) и длина стебелька стержня по нижнему краю (G31), а у самок — расстояние между концами роговых стержней (G27). Последний признак (сильная сближенность концов роговых стержней у кавказских зубриц) был отмечен ранее как отличительная особенность данного подвида (Флеров, 1965, 1979). Другое отличие кавказских зубров — меньшее расстояние между носовой костью и носовым отростком межчелюстной кости, меньшее, чем длина M^1 (Флеров, 1979). По нашим данным различие подвидов по данному промеру (A16) высоко достоверно. Как у самцов, так и у самок кавказских зубров средние значения этого промера примерно втрое меньше, чем у беловежского подвида.

Таким образом, меньшие размеры и в целом более грацильная конструкция черепа кавказских зубров по сравнению с беловежскими выражена главным образом в мозговой части черепа, и в особенности в поперечных промерах, тогда как продольные промеры лицевой части и роговые стержни не уступают таковым у беловежских зубров. Интересно, что эти различия можно уловить даже на прорисовках с фотографий животных, несмотря на скрывающие мягкие ткани (см. глава 2, рис. 2). Так, хорошо видно, что лицевой отдел Кавказа значительно превосходит таковой у Плебейера.

Обратимся к отношениям между рассмотренными подвидами и горными зубрами (*B. bonasus montanus*). Последние обитают в условиях, типичных для кавказского подвида, но в момент перевода на вольное содержание генофонд популяции примерно на 9/10 происходил от беловежских зубров. Как видно из табл. 15 и 16, по промерам черепа горные зубры в целом близки к кавказским и беловежским, и по 11-ти промерам средневыборочные значения для каждого из полов всех трех форм отличаются статистически недостоверно. В них входит ряд промеров твердого неба и зубных рядов (G43, G44, G45, B6, B10, B11), максимальная и минимальная ширина носовых костей (G39, A15), вертикальный диаметр глазницы (G7), морфологическая мозговая ось (G2) и прямая длина роговых стержней (G25). Средние значения многих промеров горных зубров (31 у самок и 19 у самцов) промежуточны между таковыми у кавказских и беловежских, но более трети отличаются от средних значений у двух последних подвигов. Так, достоверные отличия от беловежских зубров выявлены для 21 промера самцов и 22 самок, а от кавказских зубров — для 25 и 31, соответственно. Отметим, что достоверные различия между кавказским и беловежским подвидами выявлены по 30 промерам самцов и 33 самок. Таким образом, горные зубры отличаются от каждого из них не больше (и даже несколько меньше), чем они друг от друга.

Горные зубры обоего пола близки к беловежским и отличаются от кавказских по передней длине черепа (промер G50), ширине и боковой длине лба (G11, G14, G15, A1, A6, G5), ширине и высоте затылка (G17—G20), ширине неба в задней части (B, G46), длине глазниц (G6), расстоянию между вершинами стержней (G27), боковой длине каудальной части носовых костей (A10). Достоверное отличие от беловежского подвида при незначимых отличиях от кавказского обнаружено у горных зубров обоего пола по средним значениям диагональной длины неба (B4) и по ширине в щечных буграх (G40). Кроме того, у самцов то же наблюдается по продольным промерам лицевой части черепа (B8, B13, G35—G37) и по длине рогового стержня вдоль большой кривизны (у самок средние значения этих промеров промежуточны между таковыми у кавказских и беловежских зубриц), а у самок — по минимальной и предглазничной ширине лба (G12, G13), срединной и заглазничной длине лба (G3, G4) и анатомической мозговой оси (G1).

Горные зубры обоего пола отличаются и от беловежских, и от кавказских значительно удлиненными носовыми костями (G38, A13) и затылочным гребнем (A3) и меньшей боковой длиной лба между заглазничным сужением и задним краем височной ямы (A4). Кроме того, самцы отличаются более тонкими роговыми стержнями (G21—G24), что связано с последним признаком; большими размерами височных ям (G8—G10) и большим расстоянием между концами роговых стержней (G27); а самки — меньшей длиной теменной кости (G16), которая у самцов меньше, чем у беловежцев, но незначимо отличается от таковой у кавказских зубров.

Перечисленные отличительные особенности горных зубров нельзя отнести на счет примеси бизонов. Действительно, для бизонов характерны не только большие средние значения данных промеров, но и большие общие размеры черепа (Тримова, 1935; Skinner, Kaisen, 1947), поэтому относительные величины этих промеров у бизонов даже несколько меньше. Единственное исключение составляет расстояние между концами роговых стержней (G27), увеличение которого может объясняться примесью бизонов, для которых характерны более прямые и направленные в стороны стержни. Это предположение подтверждается несколько меньшей степенью загиба роговых стержней (отношение G25/G26). Примесь бизона практически не проявляется в форме лобной поверхности; у горных зубров она неровно-выпуклая с характерными вдавлениями и возвышенностями, как у зубров беловежского подвида.

Таким образом, несмотря на то, что у исходной популяции, выпущенной в свое время в природу, примесь американского бизона и кавказского подвида зубра были примерно одинаковы (см. глава 2), современные горные зубры проявляют несомненное сходство с последним в промерах черепа и практически не сохранили следов участия бизонов. Это указывает на то, что признаки кавказского зубра были не только унаследованы от основателей линии, но получили развитие в процессе приспособления к среде обитания, типичной для этого подвида. Кроме того, это является косвенным подтверждением конспецифичности кавказского и беловежского подвигов зубра и их видовой самостоятельности по отношению к бизону. Можно предположить также, что в процессе дальнейшей адаптации к условиям Кавказа сходство с кавказским под-

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

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

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

Диагноз *Bison bonasus montanus* Rautian, Kalabuschkin, Nemtsev, 2000. Затылочный гребень удлиннен, составляя в среднем у самцов 216 ± 9 , а у самок — 195 ± 6 (здесь и далее размеры даны в мм). Длина носовых костей и длина их средней части большая, у самцов 203 ± 11 и 125 ± 7 , у самок — 193 ± 9.0 и 117 ± 6 , соответственно. Длина лба между заглазничным сужением и латеральными краями затылочного гребня маленькая, у самцов — 90 ± 3 , у самок — 71 ± 4 . Основания роговых стержней самцов тонкие, 209 ± 18 в обхвате. Длина теменной кости небольшая, у самцов 67 ± 8 , у самок — 59 ± 6 . Ширина лба между роговыми стержнями, наименьшая ширина и наименьшая высота затылка в среднем равны таковым у беловежских зубров и значительно превосходят таковые у кавказских, у самцов 295 ± 19 , 161 ± 17 и 137 ± 7 , а у самок — 236 ± 20 , 134 ± 7 и 121 ± 4 , соответственно. Расстояние от носового отростка межчелюстной кости до носовой кости промежуточное — меньше, чем у беловежских зубров и значительно больше, чем у кавказских, у самцов 30 ± 11 и у самок 29 ± 9 . На рис. 5 показан голотип горного зубра (*Bison bonasus montanus*), хранящийся в Национальном музее Республики Адыгея.

Для получения интегральной характеристики отношений между горными, кавказскими и беловежскими зубрами мы использовали метод дискриминантного анализа. Данные по самцам и самкам обработаны независимо для экземпляров, у которых известны значения всех промеров, вошедших в диагноз горных зубров (рис. 6). Как видно из рисунка, и у самцов, и у самок распределение экземпляров каждой формы образует относительно компактные группы, обособленные от групп двух других форм. Таким образом, использованный набор диагностических признаков позволяет отличить подвиды друг от друга и определить подвидовую принадлежность каждой особи. Отметим, что картины отношений между формами, полученные для самцов и самок, очень похожи между собой. К сожалению, мы не имеем возможности включить в сравнение трансильванский подвид, поскольку для него не известен необходимый набор проме-

ров. Однако последний близок к кавказскому подвиду, от которого отличался еще более мелкими размерами (Флеров, 1979), что позволяет предположить его существенные отличия от более крупных современных подвидов, *Bison bonasus bonasus* и *B. b. montanus*.

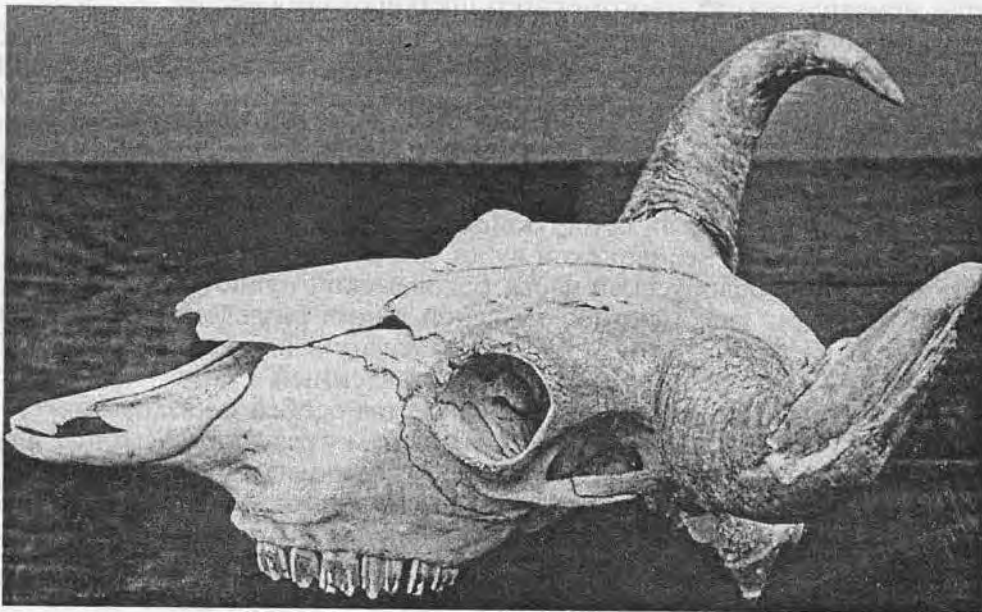


Рис. 5. *Bison bonasus montanus*, голотип, хранится в Национальном музее Республики Адыгея, № 12128/2.

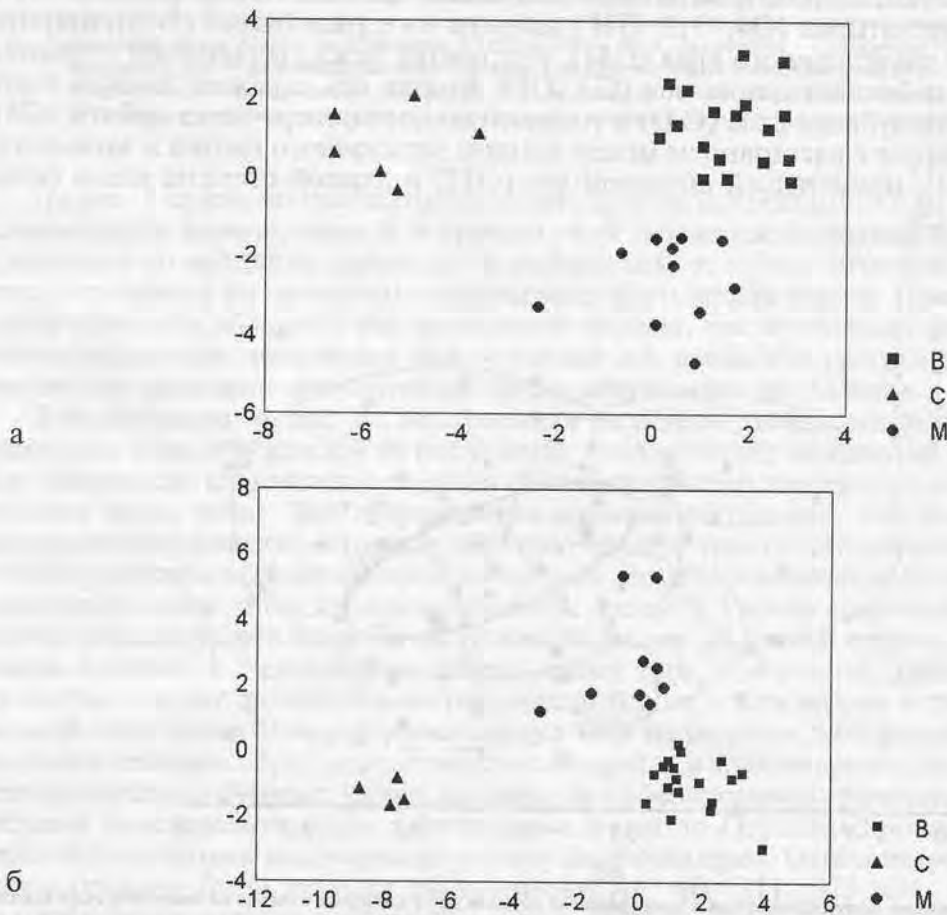


Рис. 6. Распределение горных (М), кавказских (С) и беловежских (В) зубров, полученное по совокупности промеров методом дискриминантного анализа: а — самцы и б — самки; В — беловежский, С — кавказский, М — горный подвиды.

Интегральная характеристика отношений между вольно живущими популяциями зубров по краниометрическим признакам

Для сравнения друг с другом вольных популяций кавказского, беловежского и горного подвидов, а также кавказско-беловежской линии разведения зубров мы использовали метод неметрического многомерного шкалирования.

Были исследованы выборки черепов взрослых животных из следующих популяций: (1) горные зубры (*B. bonasus montanus*) из Кавказского государственного природного биосферного заповедника (сборы 1969—1994 гг.); (2) кавказские зубры (*B. b. caucasicus*), добытые на Северо-Западном Кавказе в районе Великокняжеской Кубанской охоты (ныне Кавказский заповедник) в 1886—1912 гг.; (3) кавказские зубры Центрального Кавказа, жившие в XVIII—XX вв. на территории Северной Осетии (КО), черепа которых (без нижних челюстей) были обнаружены в пещерах долины р. Урух; (4) беловежские зубры (*B. b. bonasus*) из Беловежской пуши, добытые в 1842—1917 гг.; (5) современные беловежские зубры белорусской части Беловежской пуши (сборы А.Н. Буневича, 1980—1999); и (6) зубры кавказско-беловежской линии разведения, жившие в 1964—1998 г. в Цейском государственном охотничьем заказнике в Северной Осетии. Для анализа использован не весь набор промеров, представленный в табл. 15 и 16, а только 15 промеров, которые были получены для большинства особей (указаны ниже). Данные по самцам и самкам обработаны независимо. Поскольку результаты анализа для самцов и самок полностью совпали, рассмотрим их на примере выборки самцов.

Для описания взаимного положения особей использовали три координатные оси многомерного шкалирования. Общая картина распределения всех исследованных особей в пространстве первых двух осей представлена на рис. 7. Можно видеть, что изменчивость внутри каждой выборки достаточно велика, и на этом фоне между популяциями нет четкой дифференциации. Отметим, что первая ось (D1) в основном отражает изменчивость следующих промеров черепа (в порядке убывания): наибольшая ширина лба (G11), ширина темени (G17), заглазничная длина и предглазничная ширина лба и наибольшая ширина затылка (G4, G13, G18), ширина в щечных буграх (G40), ширина верхней челюсти у альвеолярного края (G41), расстояние между вершинами стержней (G27), срединная и боковая длина лба (G3, G5). Вторая ось отражает прежде всего изменчивость длины зубного ряда (G43) и горизонтального поперечника орбиты (G6). Третья ось коррелирует с расстоянием между концом затылочного гребня и заглазничным сужением (A4), наименьшей шириной лба (G12) и длиной стержня вдоль большой кривизны (G26).

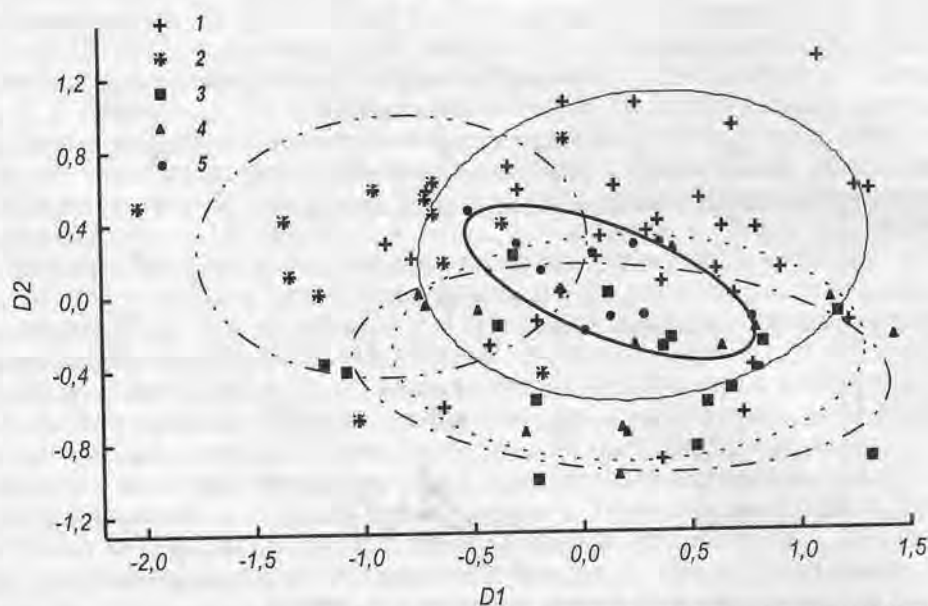


Рис. 7. Взаимное положение популяций зубра в пространстве первых двух координатных осей многомерного шкалирования: 1 — истребленная популяция *B. b. bonasus* Беловежской пуши (XIX и начало XX вв.), 2 — *B. b. caucasicus*, 3 — современная популяция *B. b. bonasus* Беловежской пуши, 4 — зубры кавказско-беловежской линии из Цейского заказника (Северная Осетия), 5 — *B. b. montanus* Кавказского заповедника.

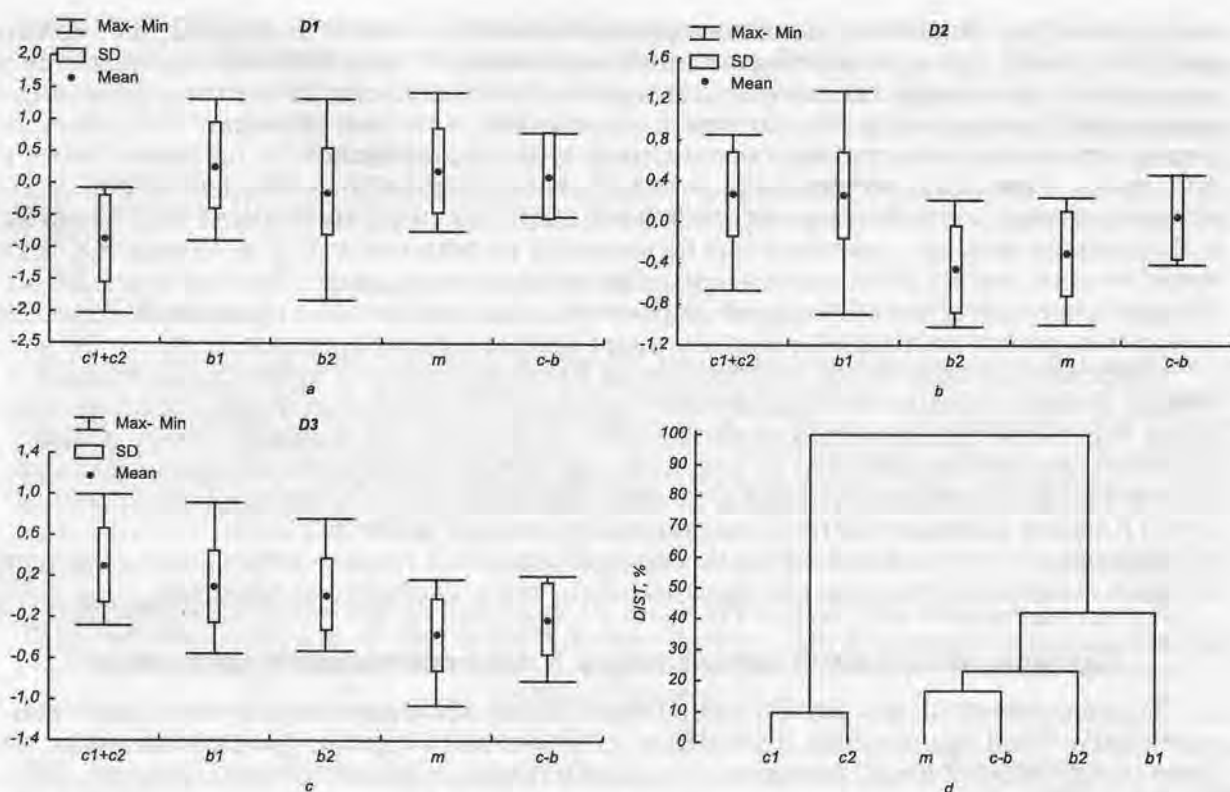


Рис. 8. а—в — положение выборок зубов, относящихся к разным подвидам и популяциям относительно первой (а), второй (в) и третьей оси (с) многомерного шкалирования; (d) — дендрограмма, отражающая отношения между «центрами тяжести» выборок в пространстве трех осей многомерного шкалирования (c1 — *B. b. caucasicus* — западная часть ареала на Северном Кавказе, c2 — *B. b. caucasicus* — восточная часть ареала, m — *B. b. montanus*, c-b. — кавказско-беловежские зубы из Цейского заказника, Северная Осетия, b1 и b2 — *B. b. bonasus* истребленная и современная популяции *B. b. bonasus* из Беловежской пущи. Mean, SD, Min-Max — среднее, стандартное отклонение и пределы варьирования нагрузок на оси в пределах каждой выборки.

На рис. 8 показано положение выборок зубов, относящихся к разным популяциям относительно первой, второй и третьей осей. Кавказский подвид противостоит всем остальным по величине нагрузок на первую ось, т. е., как отмечено выше, наиболее четко отличается по промерам ширины мозгового отдела черепа. По второй оси в известной мере обособляются как кавказский подвид, так и «старые» беловежские зубы (из истребленной популяции XIX и начала XX века). По третьей оси обособленное положение занимают современные зубы, обитающие на Кавказе.

Дендрограмма на рис. 8г, построенная на основе дистанций Махаланобиса между «центрами тяжести» каждой из популяций, иллюстрирует описанные выше отношения. Две популяции кавказского подвида образуют кластер, противостоящий кластеру остальных форм зубра. Все современные вольные популяции, как беловежские, так и кавказско-беловежские и горные образуют единую группу. Это объясняется их генетическим родством вследствие происхождения всех современных зубров от нескольких и в основном одних и тех же основателей (см. главу 2). Группа современных зубров отличается от кавказского подвида не только большим мозговым отделом, но и более широкой орбитой, а беловежские зубы, кроме того, — большей длиной зубного ряда. Существенно, что истребленная популяция беловежских зубров отличается от современной популяции беловежского подвида (обе из Беловежской пущи). Различия, проявляются главным образом относительно второй оси многомерного шкалирования (D2). Статистически значимые, хотя и не большие в абсолютном выражении, различия между зубрами Беловежской пущи, обитавшими в ней до Первой мировой войны и современной популяцией выявлены по целому ряду промеров. Особи истребленной популяции в среднем были крупнее по промерам A1, A6, G11, B13, G4, G5, т. е. имели в целом более широкую и вытянутую лобную часть черепа. В то же время они были мельче по промерам G6, A10, B11, и G43, т. е. имели укороченную каудальную часть носовой кости, более короткие небные щели, относительно маленькую глазницу и укорочен-

ный зубной ряд. Поскольку по общим размерам черепа отличия не достоверны, можно констатировать, что отличия современной популяции от истребленной проявляются в основном в пропорциях лобного отдела и межчелюстной кости. Более того, изменения произошли главным образом по тем же промерам, которые отличают беловежский подвид от кавказского, так что современные зубры Беловежской пушчи стали ближе к последним. Принимая во внимание, что среди основателей современных зубров беловежской линии могли быть потомки быка Казана кавказского подвида (см. главу 2), наблюдаемые отличия современных беловежцев от животных XIX и начала XX века наиболее естественно объясняются примесью кавказского подвида (Раутиан и др., 2003а). Однако более подробное обсуждение дифференциации популяций в пределах *B. b. bonasus* выходит за рамки настоящей работы и будет рассмотрено в будущем.

Современные популяции, обитающие на Кавказе (горные и кавказско-беловежские зубры), в целом занимают обособленное положение от остальных форм, хотя безусловно по основным характеристикам ближе к беловежскому, чем к абorigineнному подвиду, в особенности, к современным беловежцам с их весьма вероятной примесью кавказского подвида. В пространстве первых двух осей многомерного шкалирования современные зубры Кавказа занимают центральное положение между всеми формами, что объясняется гибридным происхождением кавказско-беловежских и горных зубров, среди предков которых были представители как беловежского, так и кавказского подвида.

Половой диморфизм в черепе зубров и его становление в онтогенезе

Хорошо известно, что род бизонов (*Bison* Smith, 1827) характеризуется существенными половыми различиями в размерах и пропорциях черепа, проявляющимися на фоне межпопуляционной, возрастной и индивидуальной изменчивости (Громова, 1935; Флеров, 1979). Основные черты полового диморфизма бизонов типичны для представителей других близких родов (Громова, 1935, Цалкин, 1951; Ревин и др., 1988). Leithner (1927) отмечал, что общие черты полового диморфизма характеризуют подсемейство в целом и сохраняются у одомашненных форм (як, породы домашнего скота, гаял и др.): у самцов рога абсолютно и относительно длиннее и толще, чем у самок, весь череп у них абсолютно крупнее, вес черепа значительно больше, лоб шире, стержни компактнее, надглазничные борозды глубже. Половые различия проявляются у *Bison* не только в размерах и пропорциях черепа, но и в строении посткраниального скелета (Решетов, 1974).

Громова (1935) выделяет для черепа *B. bonasus* четыре основные группы признаков полового диморфизма: абсолютная величина черепа, относительная ширина мозгового отдела (лба, затылка), абсолютная и относительная длина, толщина и форма рогов, степень отложения костного вещества черепа. По ее мнению, на фоне индивидуальной и географической изменчивости действительно надежными и абсолютными показателями оказываются размеры рогов, которые и следует считать первичным, ведущим половым отличием.

Исследование полового диморфизма по промерам черепа на выборке, включающей 189 черепов зубров беловежского, кавказского и горного подвида, а также беловежской и кавказско-беловежской линий разведения из вольных популяций и зубропитомников показало, что половой диморфизм затрагивает практически все структуры черепа (Пузаченко, Раутиан, 2001). Схема промеров была составлена таким образом, что одновременно позволяла оценивать как размеры черепа, так и его форму. Для этого проводили измерения на левой и правой стороне черепа. В качестве переменных формы рассчитывали углы (град.) между смежными промерами, которые обозначены через пару промеров, составляющих стороны данного угла. Так, например, обозначение A1A1 указывает на то, что определялся угол между отрезком, соответствующим промеру A1 (см. рис. 3) и симметричным ему. Были вычислены высоты некоторых треугольников и трапеций (обозначаемые через комбинацию наименований трех или четырех промеров, соответственно).

Данные анализировали в следующей последовательности. Половые различия зубров по отдельным признакам оценивали отдельно для каждой возрастной группы (взрослых, полувзрослых и молодых). Поскольку объемы выборок были относительно невелики, использовали непараметрический ранговый тест значимости различий медиан в

двух независимых выборках относительно медианы объединенной выборки, являющийся вариантом однофакторного анализа Краскелла-Уоллиса (Sokal, Rohlf, 1981). Были получены оценки половых различий для каждого изученного признака. Далее, на выборке зубров с известным индивидуальным возрастом оценивали различия самцов и самок в постнатальном онтогенезе по промерам, сильно связанным и практически не связанным с полом. В качестве модели, описывающей рост, использовали логистическую функцию (Рикер, 1983), интегральная форма которой задается уравнением:

$$l = \frac{L_{\infty}}{1 + e^{-g(t-t_0)}},$$

где l — величина промера в момент времени t , начиная от условного нулевого значения в момент зачатия, L_{∞} — асимптотическое значение промера, достигаемое к моменту завершения роста, g — мгновенный темп роста, t_0 — время, соответствующее началу снижения абсолютного темпа увеличения роста. Логистическая модель предполагает, что текущая скорость роста пропорциональна разности между асимптотическим и фактически достигнутым размером.

Таблица 18

Медианы промеров черепа самцов (M) и самок (F) зубров трех возрастных классов (0—3 месяца — JV, 1,5—3 года — SAD, старше 3 лет — AD) и статистическая значимость (p) половых различий по критерию Краскелла-Уоллиса, d (M,F) — разность значений у самцов и самок, %

Промер	JV			SAD			AD			
	M	F	p	M	F	p	M	F	d (M,F), %	p
G12	109.8	109.0	0.497	209.0	193.8	0.006	250.0	214.3	14.3	<0.0001
A1	90.4	89.4	0.498	141.0	136.9	0.611	171.0	160.5	6.1	<0.0001
A3	103.5	101.9	0.260	168.0	163.5	0.611	207.5	183.4	11.6	<0.0001
A4	30.0	26.3	0.110	85.0	71.4	0.006	102.4	82.4	19.5	<0.0001
A6	32.2	32.9	0.614	39.0	43.5	0.704	64.9	60.8	6.3	0.010
G6	31.3	32.0	0.614	57.2	56.4	0.705	63.9	59.9	6.3	0.002
G11	120.1	118.0	0.498	227.3	215.0	0.208	325.0	270.0	16.9	<0.0001
G13	86.5	86.3	0.614	166.7	161.5	0.705	250.0	217.5	13.0	<0.0001
A10	21.3	21.1	0.797	51.0	50.5	0.391	69.9	58.3	16.6	<0.0001
G39	37.3	35.0	0.080	69.4	67.5	0.844	99.5	80.7	18.9	<0.0001
A13	40.7	42.5	0.429	80.7	85.0	0.653	106.9	105.8	1.0	0.934
A15	15.4	13.0	0.080	28.8	28.3	0.845	40.8	34.5	15.4	<0.0001
B	30.9	29.5	0.119	56.5	56.5	0.919	74.3	72.3	2.7	0.124
B1	57.2	55.0	0.317	113.1	108.8	0.705	141.1	136.7	3.1	<0.0001
B3	39.9	42.4	0.782	76.5	74.3	0.705	97.1	95.0	2.2	0.042
B4	66.8	65.0	0.724	131.8	125.5	0.695	165.4	160.3	3.1	0.001
B6	73.0	69.7	0.999	131.5	129.8	0.958	165.9	162.3	2.2	0.017
B8	53.9	50.0	0.281	95.0	95.5	0.816	110.0	107.2	2.5	0.003
B10	14.5	13.4	0.190	29.4	27.6	0.182	43.1	38.0	11.8	<0.0001
B11	35.9	35.7	0.977	72.3	73.0	0.816	85.3	79.5	6.8	0.001
B13	64.3	61.5	0.978	121.2	120.8	0.581	145.0	140.9	2.8	0.005
G43	83.0	89.1	0.782	134.0	124.3	0.256	141.4	135.4	4.2	<0.0001
G17	59.1	53.5	0.110	120.0	113.0	0.246	189.4	149.4	21.1	<0.0001
G18	85.7	83.5	0.123	171.0	163.4	0.581	241.0	210.0	12.9	<0.0001
G39A10A11	9.4	11.2	0.561	36.4	35.8	0.845	49.8	41.6	16.5	<0.0001
BB6B6	71.4	68.7	0.999	128.5	127.4	0.812	161.7	158.6	1.9	0.414
B10B11B11	37.5	35.0	0.396	70.7	71.7	0.816	82.3	77.6	5.7	0.0002
G12A3A4A4	28.6	26.0	0.110	81.3	69.9	0.044	100.1	80.8	19.3	<0.0001
G11G12A6A6	19.3	17.0	0.110	37.1	45.3	0.321	54.4	53.8	1.1	0.999
A1A1*	76.5	75.5	0.810	92.8	88.5	0.208	94.6	86.1	9.0	<0.0001
A4G12	78.5	82.8	0.245	75.1	76.6	0.321	77.5	79.7	-2.8	0.0004
A6G11	75.5	75.6	0.810	77.5	75.7	0.611	59.1	63.1	-6.8	0.0003
G6G11	58.2	61.6	0.614	58.9	65.1	0.001	55.8	62.0	-11.1	0.0004
A10A10	115.6	105.8	0.558	92.4	87.9	0.845	88.9	88.9	0.0	0.864
BB1	94.6	95.2	0.447	97.6	96.3	0.196	94.6	95.1	-0.5	0.870
B6B6	25.0	23.9	0.119	24.6	23.8	0.597	26.0	26.1	-0.4	0.366
B3B8	74.4	74.2	0.725	75.5	76.3	0.310	75.6	74.7	1.2	0.001
B11B11	23.6	21.7	0.558	22.5	22.3	0.581	29.4	27.2	7.5	0.093
N	9	11		11	20		56	68		

* Подчеркнуты обозначения углов, возрастная изменчивость которых не описывается логистической функцией.

В табл. 18 приведены значения медиан промеров самцов и самок трех возрастных групп и оценки значимости половых различий. Новорожденные (от 1 дня до 3 месяцев) и полувзрослые (от 1,5 до 3 лет) самцы и самки не достоверно отличаются друг от друга практически по всем промерам. После завершения роста черепа (группа взрослых) статистически значимый половой диморфизм проявляется по большинству промеров. Различия самцов и самок раньше всего в онтогенезе проявляются по наименьшей ширине лба (G12), промеру A4, связанному с диаметром рогов, а также по углу поворота орбитальной трубки относительно продольной оси черепа (A6G11).

Таблица 19

Медианы промеров, не представленных в табл. 15 для взрослых самцов (М) и самок (F) зубров. D (M,F) — разность значений у М и F (%), *p* — ее значимость, *n* — объем выборки

Промер	М	<i>n</i>	F	N	D (M, F), %	<i>p</i>
G1	227.0	35	206.0	38	9.3	<0.0001
G2	259.0	35	239.5	38	7.5	<0.0001
G3	244.0	45	230.0	46	5.7	<0.0001
G4	207.0	45	185.0	48	10.6	<0.0001
G5	152.0	45	136.0	48	10.5	<0.0001
G7	72.0	43	64.0	48	11.1	<0.0001
G8	177.5	42	164.5	48	7.3	<0.0001
G9	15.0	40	19.0	48	-26.7	<0.0001
G10	45.0	40	37.5	48	16.7	<0.0001
G15	244.0	42	218.0	45	10.7	<0.0001
G16	75.0	45	70.5	44	6.0	0.089
G19	134.0	35	119.5	38	10.8	<0.0001
G20	96.0	35	84.0	37	12.5	<0.0001
G21	235.0	44	167.0	48	28.9	<0.0001
G22	227.0	38	157.0	44	30.8	<0.0001
G23	76.0	41	50.5	46	33.6	<0.0001
G24	70.0	41	49.0	46	30.0	<0.0001
G25	180.5	24	127.5	38	29.4	<0.0001
G26	267.0	23	163.5	38	38.8	<0.0001
G27	615.0	23	455.5	34	25.9	<0.0001
G31	40.0	43	39.0	47	2.5	0.633
G35	349.0	42	346.0	41	0.9	0.124
G36	305.0	31	287.0	38	5.9	<0.0001
G37	292.0	31	281.5	38	3.6	0.0002
G38	194.0	28	180.0	33	7.2	0.001
G40	175.0	39	160.5	46	8.3	<0.0001
G41	158.0	38	150.0	46	5.1	<0.0001
G42	288.0	31	277.5	38	3.6	0.0001
G44	146.0	31	139.0	38	4.8	0.001
G45	82.0	38	76.8	46	6.3	0.051
G46	95.0	38	90.0	47	5.3	0.018
G47	159.5	30	151.8	38	4.8	<0.0001
G48	110.0	32	100.0	41	9.1	<0.0001
G49	468.0	31	444.7	34	5.0	<0.0001
G50	525.0	31	495.5	34	5.6	<0.0001

У взрослых зубров (табл. 18 и 19) наибольшие половые различия (13—16,9%) отмечены по ширине лба (G11, G12, G13), расстоянию между концом затылочного гребня и заглазничным сужением (A4 — 19,5%), ширине носовых костей (G39 и A15 — 18,9 и 15,4%), косой длине каудальной части носовой кости (A10 — 16,6%), ширине темени и затылка (G17 и G18 — 21,1 и 12,9%) и высоте трапеции, составленной из промеров G12, A3, и правого и левого A4 (высота G12A4A3A4 — 19,5%), по промерам рогов G21—G27 (33—38%) и по ширине темпоральной ямки G9 (—26,7%). С учетом распределения значений промеров половой диморфизм наиболее контрастно проявляется по промеру A4 так, что для 135 особей, у которых был взят этот промер, перекрывание

между полами составляло около 4%. Второй по значимости промер — длина стержня рога вдоль большой кривизны (степень перекрытия — 38,8%).

Половые различия практически отсутствуют или слабо выражены для боковой длины средней части носовых костей (A13), длины темени (G16), длины стебелька рогового стержня по нижнему краю (G31), анатомической лицевой оси черепа (G35), формы каудальной части носовых костей (угол A10A10), заглазничной длины лба (высота трапеции G11A6G12A6), размеров и формы неба (промеры B, B1, B4, B6, B8, G45 и G46, высоты треугольника BB6B6, углов BB1, B6B6, B3B8). Таким образом, диморфизм слабо выражен в лицевой части черепа и его основании, а в наибольшей — в области лба, рогов и затылка.

В результате анализа полового диморфизма Пузаченко и Раутиан (2001) предложили набор из немногих измерений, позволяющий проводить идентификацию пола по черепу у зубров и родственным им современных и вымерших видов. Наиболее эффективно для этих целей использовать два набора промеров: (1) A4, G11 (на ископаемом материале можно заменить на промер A3), G17, высоту трапеции, образованной промерами G12, A3 и A4 (включая его симметричный аналог) или (2) G9, G21—23, G26. Тесты по методу Варда (Ward, 1963) показали, что при использовании первого набора верно классифицируется 96—99% выборки из 124 особей, а второго — 95% из 60 особей. Отметим, что использование этих же наборов промеров позволило с высокой точностью разбить на два пола выборку бизонов и даже яков (Пузаченко, Раутиан, 2001). В последнем случае выборка состояла как из домашних, так и из диких особей.

Половой диморфизм формируется в процессе постнатального онтогенеза. В соответствии с этим между промерами, изменчивость которых сильно связана или практически не связана с полом, были выявлены различия в онтогенетических траекториях. На рис. 9 приведены типичные варианты траекторий для параметров, изменяющихся с возрастом; логистическая модель роста хорошо коррелирует с исходными данными, описывая более 90% изменчивости.

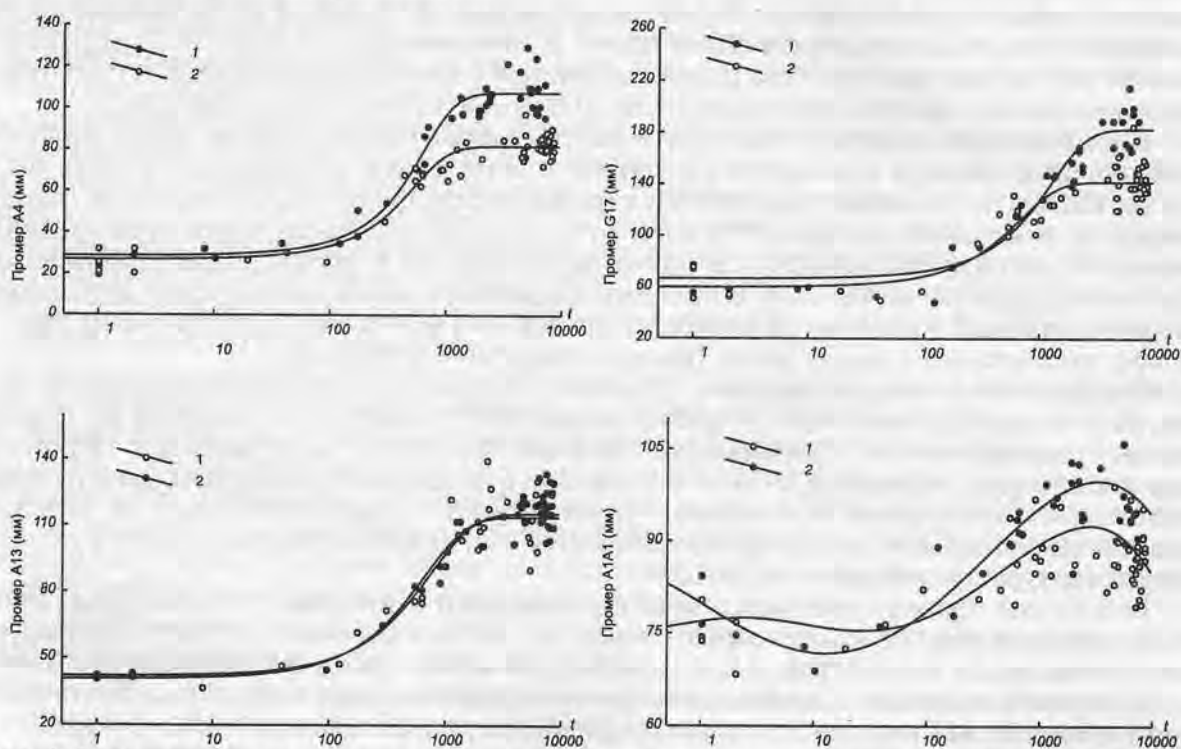


Рис. 9. Онтогенетические траектории промеров, рассчитанные в соответствии с логистической моделью: для самцов (1) и самок (2) зубров, в изменчивости которых: а—б — половой диморфизм выражен сильно (промеры A4, G17); в — не выражен (A13); г — онтогенетическая траектория лобного угла (A1A1). Ось абсцисс t — логарифм времени жизни от момента рождения (дни).

В соответствии с логистической моделью динамика роста зависит от величины параметров g и t_0 . В типичном случае выраженного полового диморфизма (промеры A4 и G12A3A4A4) у самок t_0 оказалось существенно меньше, в то время как g практически не отличалось или превышало значение параметра у самцов. Фактически это означает, что самки завершают свой рост раньше самцов. В случае отсутствия полового димор-

физма оба параметра модели роста у обоих полов практически совпадают. В соответствии с моделью время завершения роста черепа лежит в интервале от 2—3 до 7 лет и может быть различно как для разных полов, так и для разных промеров черепа в пределах одного пола.

Следует отметить, что возрастные изменения некоторых структур черепа продолжают в течение всей жизни особи. Возрастная динамика для соответствующих им промеров не соответствует логистической модели. Рассмотрим этот случай на примере лобного угла (A1A1), характеризующего форму заглазничной области лба до линии его минимальной ширины (промер G12). Новорожденные (включая мертворожденных) самцы и самки практически не отличаются по этому показателю. Примерно в первые 7—10 дней жизни угол уменьшается, достигая своих минимальных значений, после чего происходит его постепенное увеличение. Величина угла достигает дефинитивных (максимальных) размеров к двум годам жизни у самок и к пяти годам у самцов. В старшей возрастной группе (старше 20 лет) лобный угол имеет тенденцию к уменьшению, возвращаясь к значениям, характерным для начала постнатального онтогенеза.

Боковой лобный угол (G12A4), характеризующий соотношение между минимальной шириной лба и шириной лба между задними краями основания рогов, у самок от 1 дня до 3 месяцев остается практически неизменным, после чего начинает уменьшаться (тогда как у самцов процесс уменьшения этого угла начинается практически с первых дней жизни). У обоих полов угол достигает минимальных размеров к концу третьего года жизни, а в старшей возрастной группе наблюдается его увеличение. Аналогичная изменчивость характерна для заглазничного (A6G11) и глазничного (G6G13) углов, отражающих разворот орбит относительно продольной оси черепа, но в этом случае уменьшение углов продолжается в течение всей жизни вместе с нарастанием костной ткани глазницы. Аналогичным образом изменяется носовой угол (A10A10). Небные (BВ1, B6B6) и ростральный (B3B8) углы практически не меняются с возрастом, что отражает не аллометрический (изометрический) характер роста небной кости и небных отростков верхнечелюстной кости. Межчелюстной угол (B11B11), отражающий форму небной щели (*fissura palatina*), начиная с трех месяцев у самок и полугодовалого возраста у самцов, постепенно увеличивается до 10-летнего возраста.

Таким образом, половой диморфизм черепа зубров (как и у других видов полорогих) в первую очередь проявляется в лобной и затылочной области черепа, что, очевидно, связано с половыми различиями в развитии рогов. При этом положение переднего края оснований роговых стержней относительно задненаружного края глазниц (высота трапеции G11A6G12A6) и длина темени (G16) у обоих полов практически одинаковы, а различия связаны с большим смещением назад задних краев основания роговых стержней у самцов, сопровождающимся соответствующим удлинением участка лба, заключенного между ними (высота трапеции G12A4A3A4).

Помимо более мощных роговых стержней, самцы существенно отличаются от самок большим развитием костной трубки глазницы. Об этом свидетельствует не только половой диморфизм по максимальной ширине лба (G11), но и меньшая величина глазничного угла у самцов (G6G11), что связано с большим отклонением заднего края глазницы от продольной оси черепа. Черепа самцов также отличаются от черепов самок более обильным отложением костного вещества и большим развитием ругозистой скульптуры на лобной поверхности.

Результаты проведенного анализа свидетельствуют о том, что по целому ряду промеров половой диморфизм у зубра и, вероятно, бизона перекрывает географическую изменчивость, а у яка — существенные различия между дикой и домашней формами.

Сравнение выраженности полового диморфизма в вольных популяциях различных форм зубров было проведено с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. По большинству промеров различия между популяциями по проявлению полового диморфизма статистически не значимы. Исключением является промер A6 (расстояние от задненаружного края орбиты до заглазничного сужения), половой диморфизм по которому в истребленной популяции из Беловежской пуши был заметно выше, чем у современных представителей этого подвида. Между вольной популяцией Беловежской пуши и кавказско-беловежскими зубрами Цейского заказника (Северная Осетия), наблюдается разница по половому диморфизму промеров A13, B13, G31, G45, G46. Во всех случаях половой диморфизм был выше в кавказско-беловежской популяции. При сравнении современных беловежских и горных зубров выявлены следующие различия:

по промеру G7 половой диморфизм более выражен у первых, а по G10, G15, A3 и G46 — у вторых. Сравнение горных и кавказско-беловежских зубров выявило различия по двум промерам — G9 и A3. В первом случае половой диморфизм выражен сильнее у кавказско-беловежских зубров, а во втором — у горных. Таким образом, на фоне единообразной структуры проявления полового диморфизма по подавляющему большинству промеров популяции отличаются друг от друга более высокими (низкими) половыми различиями по некоторым параметрам, в частности, по промерам лба, неба, височной ямы и стебелька рогового стержня.

Заключение

Таким образом, проведенный в настоящей главе сравнительный анализ изменчивости и дифференциации зубров по признакам черепа показал, что все современные вольные популяции очень близки друг другу, и по большинству количественных признаков внутривидовая изменчивость превосходит различия между популяциями. Горные, кавказско-беловежские и беловежские зубры, населяющие ныне леса Кавказа и Беловежскую пушу, оказались похожи друг на друга больше, чем современные беловежцы на своих предшественников — уничтоженных в начале века обитателей пуши, не говоря уже о зубрах кавказского подвида. Это сходство неудивительно, имея в виду близкое кровное родство (в буквальном смысле слова) между всеми современными зубрами и сравнительно малый срок независимого развития каждой из популяций.

При таком положении вещей крайне важно поддерживать нарождающуюся дифференциацию между локальными популяциями, создающую разнообразие вида в целом. В этом отношении трудно переоценить значение современных зубров Северо-Западного Кавказа. Действительно, они не только образовали самую крупную популяцию, происходящую от наибольшего числа основателей, но и стали наиболее своеобразной популяцией современных зубров, что позволяет рассматривать их как самостоятельный подвид (Раутиан и др., 2000б). Их своеобразие ни в коей мере не связано с присутствием в родословной степных бизонов. Как показал тщательный анализ по большому набору промеров черепа, какие-то «намекы» на сходство с бизонами можно усмотреть только в чрезмерно широко расставленных роговых стержнях, тогда как сами стержни, их длина, толщина и т. д. типичны для зубров и резко отличаются от бизоньих. По остальным признакам горный подвид либо очень близок к другим формам зубров, либо отличается от них признаками, интерпретируемыми как непосредственный или опосредованный результат адаптации к условиям обитания. Подтверждением этому служит тот факт, что целый ряд отличий горных зубров от основной предковой формы — беловежских зубров — состоит в сближении с аборигенными зубрами Кавказа (*B. b. caucasicus*).

Если в предыдущей главе было показано, что задача сокращения вклада бизонов в генофонд современных горных зубров была выполнена уже в 60-х годах, то в этой главе на примере таких адаптивно важных признаков как размеры черепа показано, что выполнена и вторая из поставленных в свое время задач — получение животных в типе горного зубра, обладающих морфо-функциональными свойствами кавказского подвида. В определенном смысле можно сказать даже, что план оказался перевыполненным: возникшая форма не только ближе всех других к кавказскому, но наряду с этим формирует собственные адаптации к местным условиям среды.

Сказанное тем более важно, что по краниометрическим признакам обнаружено значительное отклонение животных, выращенных в неволе, от типа, характерного для современных и истребленных природных популяций. Эффект питомника наблюдается не только у зубров, но и у бизонов, и состоит в увеличении средних значений большинства промеров. Как ни удивительно, именно зубры из питомников оказываются наиболее близки к степным американским бизонам.

Увеличение размеров в неволе, по-видимому, является причиной противоречий между результатами сравнительного анализа, проведенного разными авторами. Так, судя по средним значениям и диапазону изменчивости промеров, К.К. Флеров (1979) измерял черепа беловежских зубров из питомников (ср. его данные с данными для вольных популяций, табл. 15), а кавказских — из природных популяций (т. к. они были истреблены в 1927 г. и отсутствуют в питомниках), что объясняет завышенную оценку различий между этими подвидами. В действительности, у кавказских зубров череп уже и

немного короче за счет промеров мозговой коробки, тогда как лицевой отдел не уступает, а по некоторым промерам превосходит таковой вольных беловежских зубров.

Указание Аллена (Allen, 1876) на более крупные размеры зубров (в частности, их черепов), по сравнению с бизонами, очевидно, объясняется тем, что исследованный им скелетный материал по бизонам происходил из природных популяций, а по зубрам — из зоопарка. В действительности, как отмечали европейские авторы (например, Флеров, 1965, 1979; Соколов, 1971) и как видно из табл. 17, череп вольного степного бизона по большинству промеров крупнее черепа вольного зубра (за исключением роговых стержней), и такое же соотношение характеризует бизонов и зубров из питомников.

После выпуска на волю нормальные видовые характеристики, по-видимому, могут восстанавливаться. Об этом свидетельствует сходство современных вольных популяций беловежских, кавказско-беловежских и горных зубров с животными, жившими до Первой мировой войны. Иными словами, изменения, происходящие с животными питомников обратимы (или, по крайней мере, были обратимы до недавнего времени — времени создания современных вольных популяций). Однако нам не известны ни механизмы, приводящие к морфологическим изменениям в питомниках, ни механизмы, позволившие ныне вольным животным вернуться к исходному предковому типу. Следовательно, мы не можем прогнозировать, в течение каких временных интервалов и те и другие механизмы будут продолжать работать. Единственное, что можно утверждать с уверенностью — это факт сохранения видоспецифических характеристик зубра в вольных популяциях и только в вольных популяциях. Именно они, а не животные питомников, представляют собой страховой фонд вида, утрата сколь-нибудь существенной части которого стала бы невосполнимой потерей.

Глава 4. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКСТЕРЬЕРА ЗУБРОВ РАЗЛИЧНЫХ ПОДВИДОВ И ЛИНИЙ РАЗВЕДЕНИЯ

Размеры животных дают информацию об условиях существования и в значительной степени определяют многие другие морфологические особенности. Сравнение конституциональных, краниологических и интерьерных характеристик равнинных и горных животных дает возможность судить о диапазоне изменчивости фенотипических признаков зубров в пределах вида, о путях адаптации и степени адаптивности морфофизиологических характеристик тех или иных популяций к условиям их существования и позволяет оценить темпы протекающих преобразований.

Внешний облик зубра

Телосложение зубра тяжелое и массивное, типичное для быков. Средний вес взрослых самцов составляет около 607 кг ($n = 75$), самок — 391 кг ($n = 43$). Передняя часть туловища необычайно массивная, особенно у самцов. Холка очень высокая, благодаря удлинению составляющих ее скелетную основу остистых отростков позвонков, и образует подобие горба, еще более увеличиваемого вертикально стоящими на гребне волосами. Мощно развитая мускулатура плечевого пояса и лопатки усиливает массивность передней части тела зубра. Грудная клетка очень глубокая, но плоская, вследствие слабостью изогнутости ребер. Задняя часть туловища сравнительно с передней развита слабо, хотя и не в такой сильной степени, как у американского бизона. Впечатление слабости задняя усиливается более коротким и более плотно прилегающим волосом в этой части тела. Линия профиля спины круто падает кзади, образуя заметный волнообразный изгиб. Живот поджарый, еще более подчеркивающий глубину грудной клетки.

Голова крупная, широкая, ее вершина расположена значительно ниже холки. Большая ширина лба и густой длинный волос придают голове округлый вид, скрывают границу между нею и шеей. Шея короткая, толстая и широкая, вследствие высокой холки кажется низко посаженной на туловище. Верхняя линия ее профиля круто спадает кпереди, еще больше оттеняя горбообразную высокую холку. На нижней стороне

шеи имеется кожная складка с бахромой из длинных грубых волос. Благодаря низкой посадке шеи голова также опущена книзу, и при спокойном состоянии животного макушка расположена ниже уровня корня хвоста. Рога черные, изогнуты спирально (наружу, вверх, внутрь и назад).

Носовое зеркало занимает передний край верхней губы, значительную часть пространства между ноздрями и верхние края последних; цвет его темный, свинцово-серый. Ноздри продольно-овальные, расположены по бокам переднего края морды. Зрачок глаза вертикально-продолговатый (Карцов, 1903). Радужная оболочка темно-коричневая. Уши сравнительно короткие, около 16—17 см, но густо обросшие косматой шерстью, торчащие позади рогов в стороны и вверх.

Ноги сильные и довольно высокие относительно общей величины и массивности зверя, не толстые. Благодаря большой глубине грудной клетки, передние ноги производят впечатление коротких. Копыта, по сравнению с американским бизоном, широкие полукруглые и слабо изогнутые по внутренней стороне.

Хвост в сечении круглый, длиной 50—60 см, одет короткими волосами, с кистью удлинённых волос на конце — 80—100 см, достигающей или даже спускающийся несколько ниже скакательного сустава. При возбуждении и беге хвост часто изгибается и поднимается вверх.

Голова, кроме конца морды, шея, холка, лопаточная область, грудь и верхняя часть передних ног покрыты длинными, более или менее курчавыми волосами; особенно длинны волосы на лбу между рогами, на висках и на затылке. Под нижней челюстью имеется хорошо выделяющаяся борода из длинных волос. По низу шеи и до груди идет подвес из удлинённых волос. Волосы по верху шеи и на холке иногда образуют подобие гривы. В целом характерна сильная оброслость всей передней части туловища и шеи. На остальной части туловища волосы короткие, прямые, прилегающие. Особенно резка разница в пышности и длине волосяного покрова на разных частях тела в зимнем мехе; в летнем — волосы в области холки и плеч, частью шеи, меньше отличаются от покрывающих заднюю часть тела.

Окраска зимнего меха темно-бурая, ноги черно-бурые, шея и плечи несколько светлее задней части тела, покрытой короткими волосами, и имеют незначительный серовато-желтоватый налет. Летняя шерсть короче зимней и несколько светлее. Борода, волосы на голове и хвостовая кисть и зимой, и летом темно-бурые.

Зубрицы значительно меньше самцов. Туловище их менее массивно, особенно в передней части, менее развита холка, за счет чего голова самок поставлена выше. Самки относительно высоконоги и в целом сложены гораздо легче быков. Половой диморфизм резко проявляется в характере и степени оброслости головы и шеи.

Изменчивость экстерьера зубров

Статистический анализ изменчивости соматометрических признаков зубров проводится впервые. Литературные данные о промерах преимущественно относятся к животным, выращенным в питомниках. При этом их морфологические отличия от зубров из вольных популяций не принимаются во внимание, и молчаливо подразумевается, что эти различия отсутствуют или незначительны. В настоящей главе обсуждаются как оригинальные, так и ранее опубликованные данные о телесных промерах зубров (Усов, 1865; Карцов, 1903; Wroblewski, 1927; Флеров, 1932; Заблоцкий, 1939; Калугин, 1968; Рутел, 1969; Немцев, 1988). Материал включает 375 животных различного возраста (от новорожденных до старых экземпляров старше 15 лет) и относящихся к различным формам: 7 экз. (5 самцов и 2 самки) кавказского подвида, 120 (88 самцов, 32 самки) горных зубров из Кавказского государственного заповедника, 136 экз. (67 самцов, 69 самок) — кавказско-беловежской линии из питомника Окского государственного заповедника, 63 экз. (34 самца, 29 самок) беловежского подвида из Беловежской пуши (истребленная популяция XIX и начала XX вв.), 3 (2 самца и 1 самка) — из современной популяции Беловежской пуши, 43 (31 самец, 12 самок) — из питомника Беловежской пуши (Польша), 3 (2 самца, 1 самка) — беловежской линии из Центрального зубропитомника Приокско-Тerrasного заповедника. В анализ включены следующие стандартные промеры: высота в холке, высота в крестце, глубина груди, ширина груди, косая длина, ширина в маклоках, ширина в седалищных буграх, длина головы, ширина головы, обхват пясти, обхват стопы, обхват груди (рис. 10). Для взрослых сам-

цов наибольший объем данных имеется по трем промерам — высота в холке, высота в крестце, косая длина тела; а у самок этот набор иной — высота в холке, высота в крестце, длина головы, ширина головы, обхват пясти и обхват груди.

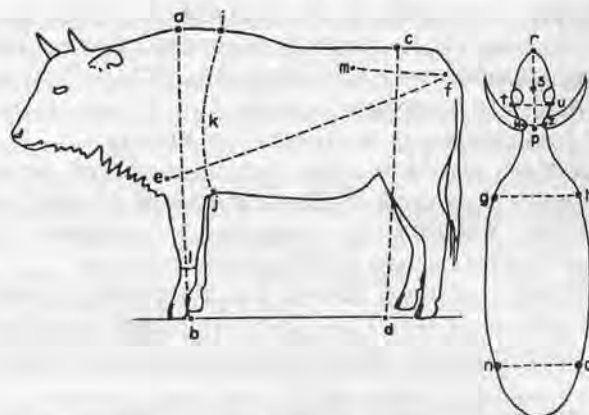


Рис. 10. Схема измерения тела зубра: (ab) высота в холке — наивысшая точка холки по прямой от земли; (cd) высота крестца — наивысшая точка крестца; (ij) глубина груди — расстояние по вертикали от наивысшей точки холки за лопатками до нижней поверхности грудной клетки; (gh) ширина груди; (ef) косая длина — расстояние от крайней передней точки плече-лопаточного сочленения до внутреннего выступа седалищного бугра; (no) ширина в маклоках; (qr) длина головы — расстояние от середины затылочного гребня до носового зеркала; (tu) ширина головы; (l) обхват пясти — обхват в самом тонком месте пястной кости; (k) обхват груди — измерялся по окружности, проходящей по касательной к заднему углу лопатки.

Средние значения промеров для взрослых зубров (четыре года и старше) разных форм представлены в табл. 20. Приведенные оценки отражают изменчивость как вольных популяций, так и животных, живущих в питомниках. Следует отметить, что большая часть промеренных животных погибла в результате заболеваний или была отстрелена по ветеринарным показаниям. Основными показаниями к элиминации животных являются пороки экстерьера, предельный возраст и нарушение репродуктивной функции. В этой связи, полученные оценки промеров могут несколько отклоняться от популяционных характеристик.

Судя по немногочисленным литературным данным, кавказские зубры (*B. b. caucasicus*) несильно отличались от живших в то же время равнинных зубров Беловежской пуши, а, возможно, были даже крупнее. Широко распространенное мнение о более крупных размерах беловежских зубров (Флеров, 1932, 1979; Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; и др.), возможно, связано с оценкой габитуса этой формы на основе животных, родившихся и выросших в неволе. Последнее, как мы знаем на примере признаков черепа, и как можно видеть из сравнения данных о зубрах из вольных популяций и из питомников (табл. 20), могло привести к преувеличенной оценке размеров беловежских зубров.

В пропорциях тела *B. b. caucasicus* сочетались грацильные черты, в частности, меньший живой вес, относительно более развитый пояс передних конечностей и значительные вертикальные промеры (не уступающие таковым беловежских зубров). Очевидно, что этот адаптивный комплекс соответствовал горной среде обитания, в которой на передние конечности ложится дополнительная нагрузка (особенно при спуске по склону). Отметим также, что у кавказского подвида кисть волос на конце хвоста была длиннее, чем у беловежского, как по абсолютным, так и по относительным размерам: абсолютная длина кисти кавказского подвида составляла около 30 см, т. е. около 50% от длины хвоста, против 23 см и 36,5% у беловежского (Соколов, 1959).

Современные самцы кавказско-беловежской линии разведения (зубропитомник при Окском заповеднике) статистически значимо ($p < 0,001$) отличаются от беловежских зубров начала XX века по высоте в холке, ширине в маклоках и в седалищных буграх. По двум первым промерам кавказско-беловежские зубры оказываются крупнее, а по последнему — меньше. У самок различия выявлены также в высоте крестца (выше у кавказско-беловежской линии), ширине груди (шире у беловежских зубров), обхвату груди (больше у кавказско-беловежских зубриц).

Таблица 20

Промеры тела взрослых зубров различных подвидов и линий разведения (см);
n — объем выборки, *M* — среднее значение, *m* — ошибка средней,
Min и *Max* — минимальное и максимальное значения (подчеркнуты промеры,
 для которых показан выраженный половой диморфизм, $p < 0,001$)

Промер	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>Min</i>	<i>Max</i>	<i>m</i>
<i>B. bonasus caucasicus</i>, самцы/самки					
Высота в холке	3/-	166.7/-	160.0/-	179.6/-	5.3/-
Высота в крестце	-/2	-/160.5	-/154.9	-/166	-/5.6
Длина головы	/1	71/61.0			
Ширина головы	-/2	-/22.6	-/22.2	-/23	-/0.4
Обхват головы над глазами	1/2	110/98.5	/98	/99	
Обхват пясти	-/1	25.3/25.0			
Обхват груди	1/3	253.0/201.9	-/197.8	-/206	-/4.1
Вес, кг	2/-	449.0	448	450	1.0
<i>B. bonasus montanus</i>, самцы/самки (1975—1991)*					
Высота в холке	28/13	170.8/158	148/149	187/167	1.9/1.6
Высота в крестце	26/10	141.5/142	114/126	175/147	2.5/2.9
Глубина груди	-/2	-/86.5	-/85	-/88	-/-
Ширина груди	25/9	53.5/45.2	33/34	66/63	1.7/3.3
Косая длина	29/14	176.8/165.6	153/150	195/182	2.7/3.4
Ширина в маклоках	27/12	45.1/48.4	37/39	67/58	1.4/1.7
Ширина в седалищных буграх	26/11	30.9/31.5	22/21	48/50	1.1/2.7
Длина головы	29/14	60.4/55.6	49/42	78/66	1.5/1.7
Ширина головы	27/13	37.1/29.6	31/23	41/36	0.57/0.99
Обхват пясти	28/14	24.9/21.2	21.5/18	28/27	0.39/0.78
Обхват стопы	28/12	23.4/21.5	18/18	29/25	0.51/0.55
Обхват груди	28/14	235/204.5	169/180	269/244	4.7/4.2
<i>B. b. bonasus</i>, Беловежская пуца, самцы/самки (до 1921)					
Высота в холке	20/18	164.4/146.8	132/123	195/166	3.3/2.2
Высота в крестце	19/18	154.3/139.0	129/118	178/171	2.6/2.6
Глубина груди	1/-	97.0			
Ширина груди	15/15	44.8/40.6	35/29.9	53.3/50	1.5/1.2
Косая длина	1/-	178.0			
Ширина в маклоках	15/15	46.0/40.7	35.5/31.7	52.5/48	1.3/1.1
Ширина в седалищных буграх	15/15	41.6/31.0	31/18	51/46	1.6/1.6
Длина головы	16/16	54.5/51.3	45.9/39.6	66/60	1.3/1.1
Ширина головы	16/16	36.4/29.6	27.2/22	42/36	1.0/0.8
Обхват пясти	16/16	28.2/27.3	14/20	34/32.8	1.1/0.8
Обхват стопы	15/15	24.6/25.3	15.5/19	30/29	0.81/0.6
Обхват груди	16/15	227.1/185.8	159/146	262/237	6.6/5.4
Вес, кг	16/17	539.5/322.1	368/123.2	760/560	27.6/30.1
Кавказско-беловежская линия (ОГЗ) самцы/самки					
Высота в холке	39/33	177.1/174.2	151/123	210/190	2.3/2.3
Высота в крестце	38/33	161.4/163.5	128/121.5	196/182	2.4/2.3
Глубина груди	36/31	100.7/99.0	82/65	135/116	2.4/2.0
Ширина груди	32/18	39.5/30.9	23/18	74/56	2.0/2.7
Косая длина	38/33	175.3/167.0	137/109	240/264	3.4/4.9
Ширина в маклоках	30/18	53.8/42.6	36/33	72/52	1.7/1.1
Ширина в седалищных буграх	33/18	33.6/30.3	22/17	47/45	1.3/1.7
Длина головы	37/33	59.4/57.8	42/32	74/77	1.3/1.6
Ширина головы	33/17	33.1/28.9	26/22	42/33	0.7/0.7
Обхват пясти	36/31	25.8/25.0	20.5/13	40/35	0.8/0.9
Обхват стопы	17/23	28.3/27.8	22/19	38/35	1.4/1.1
Обхват груди	38/32	233.9/208.6	146/130	312/240	5.3/4.2
Вес, кг	16/23	625.2/424.1	310.2/101	860/633	43.4/22.5
<i>B. b. bonasus</i> из питомников Польши, самцы/самки					
Высота в холке	16/5	183.4/173.6	166/161	204/197	2.9/6.4
Высота в крестце	16/5	140.9/134.6	126/122	152/142	2.1/3.7
Косая длина	12/5	169.9/165.4	132/135	186/187	4.6/9.9
Вес, кг	8/1	683.3/530	500	920	52.30

* характеристика экстерьера горных зубров, учитывающая временные тренды, обусловленные адаптацией к горным условиям, дана в отдельном разделе этой главы.

Кавказско-беловежская линия статистически значимо отличается от горных зубров по следующим промерам: самцы — высота в холке и в крестце, глубина груди, ширина головы и обхват стопы; самки — высота в холке и в крестце, ширина груди, ширина в маклоках, обхват пясти и обхват стопы. По всем промерам, кроме ширины в маклоках, груди и головы, кавказско-беловежская линия крупнее, а обитатели Кавказского заповедника выглядят менее рослыми.

Горные зубры отличаются от беловежских XIX и начала XX вв. по следующим признакам: самцы — по высоте в холке, ширине в седалищных буграх, длине и ширине головы, обхвату пясти; самки — по высоте в холке, ширине в маклоках, обхвату стопы, пясти и груди. По большинству признаков горные зубры крупнее беловежских, за исключением ширины в седалищных буграх и обхватов стопы и пясти. При сравнении горных зубров с беловежскими из питомников (в основном из Польши) наблюдается примерно то же соотношение, что и с кавказско-беловежскими зубрами — горные зубры выглядят более грацильными.

Сравнение горного зубра с вымершим кавказским подвидом показывает, что горный зубр 1) несколько выше в холке и ниже в области крестца, 2) имеет более широкую голову и 3) по степени развития пояса передних конечностей (обхвату груди), обхвату стопы и пясти он приближается к параметрам кавказского подвида ближе, чем остальные исследованные формы. Таким образом, на фоне в целом более тяжеловесного сложения, зубры, обитающие в настоящее время на Северо-Западном Кавказе, проявляют заметные черты адаптации к горным условиям, аналогичные таковым у истребленного кавказского подвида. Более детальная картина морфологических изменений горного зубра, имевших место в процессе адаптации к горным условиям, будет рассмотрена ниже.

Малый объем материала не позволяет провести статистический анализ различий между беловежской линией Приокско-Террасного заповедника, Беловежской пуши и кавказско-беловежской линией Окского заповедника. Между последней группой животных и беловежскими зубрами Польши статистически значимые различия обнаружены в высоте крестца, которая у польских зубров была значительно меньше.

Экстерьер современных зубров горного подвида

Экстерьер современных горных зубров типичен для вида в целом (рис. 11, табл. 21, 22). Передняя часть тела, особенно у самцов, чрезвычайно массивна и покрыта мощной мускулатурой. Линия верха холки и спины приближается к прямой, с небольшим полулунным углублением в области поясницы. Голова относительно широкая с короткой горбоносой мордой, заросшей грубым волнистым волосом.

Визуальные наблюдения, просмотр фото- и киноматериалов показывают, что горные зубры имеют типичное для вида распределение по телу коричневого цвета различной насыщенности. Окраска зубров темнее зимой за счет почернения боков головы, брюха и ног. Такое почернение, по мнению К.К. Флерова (1979), присуще всем зубрам, но у горных животных эффект усиливается, вероятно, благодаря воздействию ультрафиолетового излучения. Ничего общего с бизонами, имеющими в молодом возрасте угольно-черную стадию окраски шерсти зимой и огромную черную шапку летом (Allen, 1876), горные зубры не имеют. Напротив, для них типичны волосы соломенного цвета на плечах, боках шеи, холке и между рогами. Уши однотонные со всем телом.

У быков длина бороды и волос на голове меньше, чем у беловежцев. Остевые волосы достигают наибольшей длины в бороде — до 25 см и в бахrome под шеей и грудью — около 15 см. Самки, так же как и кавказские зубрицы, не имеют подвеса из длинных волос под брюхом и на задних ногах. Грива на шее имеет небольшой наклон вперед. У самцов над лопатками образуется небольшой перерыв, как у кавказских зубров, но свойственная последним темная полоса вдоль хребта (диагностический признак подвида) отсутствует. Курчавость шерсти, отличающая кавказский подвид, у современных горных зубров не наблюдается. Даже у новорожденных она мало выражена, и волосы на шее и передней части туловища слегка волнисты (рис. 12).

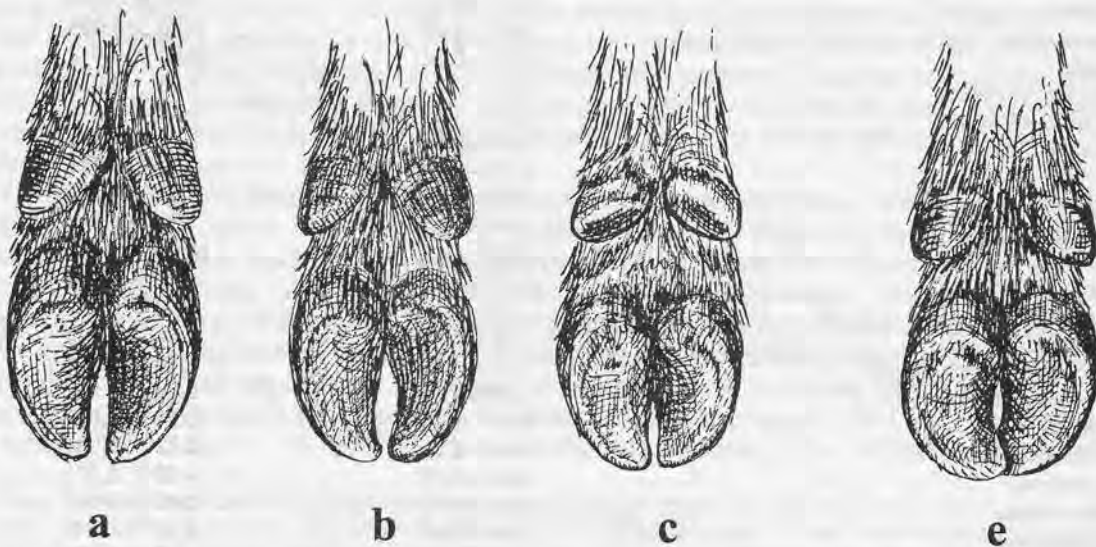
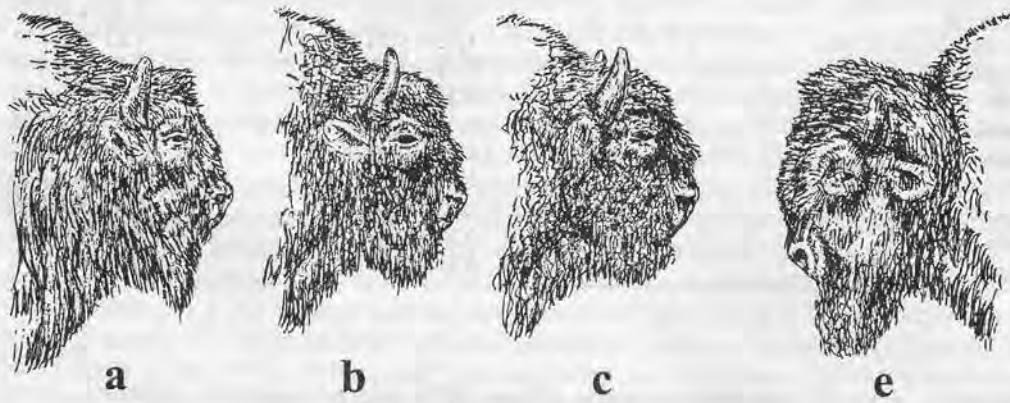
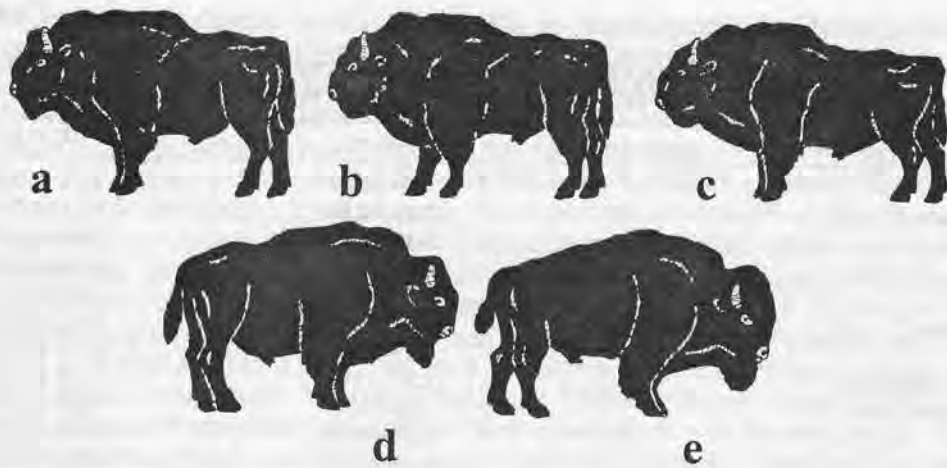


Рис. 11. Силуэт и форма головы и копыт зубров и бизонов (по К.К. Флерову, 1932; 1979; с дополнениями):
 а — беловежский зубр; б — горный зубр; с — кавказский зубр; д — лесной бизон; е — степной бизон.

Таблица 21

Размеры тела 43 взрослых самцов зубров КГЗ, отстрелянных и павших зимой
в 1975—1984 гг., по Немцеву (1988) с исправлениями

Промер	Lim, м	$\bar{X} \pm S_x$
Длина тела	2.6—2.96	2.79 ± 0.031
Длина хвоста	0.38—0.64	0.51 ± 0.029
Длина головы	0.49—0.67	0.61 ± 0.016
Длина уха	0.16—0.17	0.16 ± 0.023
Длина спины	0.52—0.76	0.64 ± 0.023
Длина поясницы	0.49—0.82	0.67 ± 0.034
Длина зада	0.49—0.63	0.56 ± 0.014
Косая длина туловища	1.53—1.93	1.73 ± 0.040
Длина передней ноги	1.6—1.72	1.66 ± 0.011
Длина кисти	0.28—0.56	0.42 ± 0.024
Длина ступни	0.61—0.71	0.66 ± 0.009
Длина задней ноги	1.6—1.87	1.76 ± 0.020
Высота в холке	1.67—1.8	1.75 ± 0.013
Высота плеча	1.12—1.24	1.18 ± 0.010
Высота спины	1.33—1.69	1.51 ± 0.031
Высота поясницы	1.28—1.48	1.38 ± 0.017
Высота в крестце	1.28—1.52	1.40 ± 0.025
Высота в седалищных буграх	1.15—1.31	1.23 ± 0.013
Обхват туловища	2.19—2.69	2.48 ± 0.043
Обхват пясти	0.22—0.28	0.25 ± 0.005
Обхват плюсны	0.18—0.26	0.22 ± 0.006
Ширина головы	0.34—0.41	0.37 ± 0.005
Ширина в плечах	0.44—0.62	0.53 ± 0.016
Ширина поясницы	0.48—0.7	0.59 ± 0.022
Ширина таза	0.37—0.47	0.42 ± 0.009
Ширина зада	0.24—0.36	0.30 ± 0.010

Таблица 22

Размеры тела 32 взрослых самцов зубров КГЗ, отстрелянных и павших зимой
в 1973—1984 гг., по Немцеву (1988) с исправлениями

Промер	Lim, м	$\bar{X} \pm S_x$
Длина тела	1.92—2.63	2.25 ± 0.026
Длина хвоста	0.47—0.72	0.60 ± 0.022
Длина головы	0.42—0.59	0.50 ± 0.19
Длина уха	0.14—0.16	0.15 ± 0.029
Длина спины	0.66—0.82	0.71 ± 0.021
Длина поясницы	0.37—0.65	0.56 ± 0.026
Длина зада	0.39—0.57	0.48 ± 0.018
Косая длина туловища	1.5—1.82	1.65 ± 0.032
Длина передней ноги	1.29—1.69	1.48 ± 0.048
Длина кисти	0.3—0.46	0.38 ± 0.012
Длина ступни	0.61—0.73	0.67 ± 0.010
Длина задней ноги	1.33—1.78	1.55 ± 0.034
Высота в холке	1.54—1.65	1.60 ± 0.008
Высота плеча	0.98—1.2	1.00 ± 0.025
Высота спины	1.34—1.59	1.46 ± 0.027
Высота поясницы	1.24—1.37	1.30 ± 0.020
Высота в крестце	1.26—1.45	1.35 ± 0.026
Высота в седалищных буграх	1.16—1.24	1.20 ± 0.007
Обхват туловища	1.89—2.13	2.04 ± 0.012
Обхват пясти	0.21—0.27	0.24 ± 0.005
Обхват плюсны	0.18—0.25	0.22 ± 0.004
Ширина головы	0.25—0.36	0.30 ± 0.009
Ширина в плечах	0.38—0.53	0.45 ± 0.018
Ширина поясницы	0.47—0.65	0.57 ± 0.016
Ширина таза	0.39—0.58	0.48 ± 0.014
Ширина зада	0.31—0.5	0.40 ± 0.022



Рис. 12. Новорожденный зубренок *Bison bonasus montanus*.

Длина пуховых волос из холки взрослых самцов горных зубров в январе составляла $39 \pm 3,6$ мм, а толщина — $36 \pm 4,9$ мкм ($n = 8$). Пух беловежцев в среднем несколько короче, но толще (Соколов, 1979б). У бизонов в зимнее время пуховые волосы гораздо грубее и имеют $69 \pm 2,8$ мм длины и $53 \pm 1,6$ мкм толщины (Orbangi, 1961; Christopherson et al., 1978), что связывают с жизнью в суровых условиях прерий. Р. Кристоферсон и соавторы (Christopherson et al., 1978) изучали теплоизолирующие свойства шерсти бизона, яка и некоторых пород крупного рогатого скота и нашли, что первый наиболее устойчив к холоду. По-видимому, меньшая толщина пуховых волос горных зубров по сравнению с беловежскими связана с относительно мягким климатом Северо-Западного Кавказа (Арзуманян, 1954).

Восстановление зубра на Кавказе предполагало получение с течением времени животных, фенотипически сходных с исчезнувшими аборигенными зубрами кавказского подвида, однако сопоставление конституциональных признаков последних с таковыми современных зубров возможно лишь в крайне ограниченном объеме. Это связано с малым объемом материала по кавказскому подвиду. Сравнение данных, представленных в табл. 20—22, позволяет оценить степень приближения горных зубров к эталону кавказского подвида по некоторым промерам. По высоте в холке самцы горного зубра в среднем на 4 см выше кавказских. Однако, если рассматривать материал по горному зубру, полученный позже 1980 г., то можно констатировать достижение значений, характерных для кавказского подвида — высота горных зубров в холке в среднем составила 161 см у самцов ($n = 8$) и 156 у самок ($n = 7$). Аналогично, ширина головы у самок горного зубра в табл. 22 составляет в среднем 30 см, т. е. на 7 см больше, чем у кавказского подвида. Однако во времени этот промер показывает статистически достоверный тренд в сторону уменьшения, т. е. приближения к аборигенной форме.

Для выяснения характера преобразований сопоставим линейные размеры и пропорции тела современных зубров Кавказского заповедника и кавказско-беловежской линии (из ОГЗ), 97% генофонда которой унаследовано от равнинных беловежских зубров (Сипко и др., 1999). Это сравнение, помимо прочего, показывает различие между зубрами вольной популяции и животными, разводимыми в неволе. Если принять средние размеры и пропорции кавказско-беловежских зубров за 100%, то оказы-

вается, что практически все линейные размеры и вес горных зубров составляет 70—90% от соответствующих параметров кавказско-беловежских. В то же время, горные зубры мало отличаются от кавказско-беловежских по обхвату туловища, длине конечностей, длине и ширине головы и т. д. Самки обеих форм больше похожи между собой, чем самцы.

Горные зубрицы превосходят равнинных по длине ступни, а самцов — по массивности пясти. Наряду с относительной вытянутостью корпуса, эти экстерьерные особенности современных зубров Северо-Западного Кавказа могут быть объяснены их приспособлением к передвижению в условиях горного леса. Как специфическая адаптация к обитанию на поросших лесом, заваленных валежником и камнями склонах, где прыгучесть играет большую роль, чем скорость и выносливость, развивается прыжково-скоростная форма бега зубров. Немалое влияние на формирование типа их локомоции оказывают не только условия обитания, но и образ жизни, способы добывания пищи, масса животных. Различия местообитаний бизонов, беловежских и горных зубров определило различия в характере движения этих животных при одинаковых аллюрах (Гамбарян, Суханов, 1979). Основной аллюр для всех быков — галоп, у обитателей лесов проявляется в больших вертикальных перемещениях туловища, чем у жителей открытых пространств. Приспособленным к бегу с препятствиями зубрам выгодно иметь длинные конечности и высокое положение центра тяжести, обеспечивающие выраженный вертикальный толчок. Более короткие конечности бизонов дают им возможность двигаться с минимальными вертикальными перемещениями, уменьшающими скорость и выносливость. Поэтому у зубров, в связи с повышенной потребностью в прыжках, большую роль играет толчок задними ногами, а у бизона — передними (Гамбарян, 1972). У горных зубриц длина метатарзалий больше таковой бизонки и беловежцев в среднем на 2,2 см. Зато выраженного превосходства первых по длине метакарпалий не наблюдается. Видимо, это является следствием различий в характере прыжков беловежских и горных зубров. Последние совершают их гораздо чаще, подчас на крутых склонах, и нагрузки на передние конечности, принимающие на себя вес тела, у них значительно выше.

Как известно, увеличение нагрузок на стопу, обеспечивающую приземление, приводит к ее относительному укорочению (Гамбарян, 1972). Разное соотношение длины сегментов скелета конечностей у современных горных и равнинных зубров (тем более, бизонов), говорит о различии в механике их бега. Приспособлением первых к обитанию в горах является также большая, чем у жителей равнинных лесов, способность подтягивать конечности во время прыжка. Мы не сравнивали углы излома таза и степень прогиба позвоночника у горных и беловежских самок. Однако судя по имеющимся фото- и киноматериалам, возможности разгибания назад задних конечностей у первых значительно больше: бедро при беге вниз по склону доходит почти до горизонтального положения, тогда как у беловежцев угол с горизонталью составляет не менее 30°.

Влияние особенностей распределения нагрузки на конечности равнинных и горных животных хорошо видно по строению метаподий — пястных (*ossa metacarpalia*) и плюсневых (*ossa metatarsalia*) костей (Андреева, 1933). Это можно объяснить следующим: при постановке конечностей на наклонную плоскость боковая нагрузка в дистальном отделе значительно больше, чем в проксимальном. Боковая нагрузка на проксимальные отделы конечностей сглаживается за счет амортизации расположенными ниже суставами. По этой причине, а также поскольку подвидовые отличия у быков наиболее выражены в дистальных звеньях конечностей (Соколов, 1971), для исследования были взяты метаподии самок горных зубров. Аналогичные скелетные образования самок отличаются относительно большим весом и размерами, что связано с расположением центра тяжести их тела ближе к переднему концу.

Местообитания зубров в заповеднике характеризуются значительной расчлененностью рельефа, что делает невозможным их продолжительный бег. К тому же, они не способны к быстрому бегу на значительное расстояние по причине тяжелого строения. Иногда, в случае крайней опасности зубры ограничиваются стремительным броском на короткую дистанцию, что требует прочности конечностей. Поскольку в подавляющем большинстве случаев передвижение горных зубров происходит вдоль крутых склонов, нагрузка тяжести их массивного тела не совпадает с плоскостью, в которой происходит рабочий ход конечности, а направлена под углом к сагиттальной плоскости тела. При этом величина поперечной нагрузки на конечности зависит от массы животного и крутизны склона.

Пропорции метакарпалий взрослых особей некоторых парнокопытных (сибирский козерог, архар, сайга и джейран) и горных зубров (%)

Индекс	Равнинные животные (n = 12)		Горные животные (n = 10)		Горные зубры (n = 83)		
	по Егорову (1955)				Lim	X ± S _x	Y
	Lim	X	Lim	X			
1	5.5—5.9	5.7	4.4—5.1	4.7	4.1—5.0	4.76 ± 0.08	5.25
2	8.1—8.6	8.4	3.6—4.6	4.1	2.8—3.3	3.01 ± 0.03	3.65
3	1.3—1.6	1.4	1.8—2.2	2.0	1.6—1.9	1.78 ± 0.03	5.61
4	11.3—12.8	12.1	7.2—9.0	8.1	7.3—8.1	7.62 ± 0.11	4.72
5	1.3—1.4	1.3	2.3—3.0	2.6	2.1—2.4	2.28 ± 0.03	5.26
6					1.7—2.1	1.88 ± 0.65	9.04
7	0.9—1.0	1.0	1.2—1.6	1.4	1.2—1.5	1.42 ± 0.06	11.97
8	14.3—15.1	14.6	15.0—15.3	15.2	14.1—19.3	16.6 ± 9.1	312.5
9	0.16—0.18	0.17	0.14—0.17	0.16	0.1—0.2	0.18 ± 0.21	7.69
10	0.29—0.33	0.31	0.3—0.31	0.3	0.31—0.41	0.35 ± 0.06	58.8

Примечание. В таблице приведены средние значения индексов метакарпалий самцов и самок:

- (1) Отношение ширины нижнего эпифиза к ширине боковых упоров;
- (2) Отношение длины метаподии к ширине её нижнего эпифиза;
- (3) Отношение ширины нижнего эпифиза к его толщине;
- (4) Отношение длины метаподии к полусумме передне-заднего и поперечного диаметра диафиза на середине;
- (5) Отношение длины кости к расстоянию от проксимального конца пясти до шейки диафиза;
- (6) Отношение ширины верхнего эпифиза к его толщине;
- (7) Отношение поперечного диаметра диафиза к передне-заднему его диаметру;
- (8) Отношение длины метаподии к длине конечности;
- (9) Отношение ширины диафиза к длине метаподии;
- (10) Отношение ширины нижнего эпифиза к длине метаподии.

Lim — пределы колебаний;

X ± S_x — средняя арифметическая ± ошибка;

Y — коэффициент вариации.

В прямой связи с обитанием на склонах стоят более уплощенные метакарпалии горных копытных. Так, поперечный диаметр диафиза пясти горных зубров превышает передне-задний почти в полтора раза (табл. 23). У большинства равнинных зубриц и бизонок это отношение приближается к единице, т. е. диафиз в сечении имеет более округлые очертания (рис. 13, 14). Преобладающее направление нагрузок в плоскости, параллельной оси тела, у животных обширных равнин ведет к значительному утолщению верхней трети метакарпалий (Нусов и др., 1967). Малая относительная толщина диафизов пясти современных и аборигенных горных зубриц соответствует распределению основных нагрузок при наиболее типичном способе передвижения животного. Относительная узость шейки диафиза горных зубров обусловлена, по-видимому, более прямой постановкой конечностей обитателями гор при передвижении (Егоров, 1955), тогда как равнинные животные при быстром беге далеко выбрасывают их вперед и ставят на почву под более острым углом. Сильное уплощение метакарпалий горных животных приводит к большому расширению дистального отдела кости и, тем самым, отодвигает шейку в верхнюю треть. Обитателям гор свойственна большая массивность метаподий (Андреева, 1933), что находит свое объяснение в особенностях их экологии. Индекс массивности пясти современных горных зубров (табл. 23) превосходит таковой даже козлов и баранов, что конечно обусловлено очень грузным сложением быков.

Равенство показателей ширины нижнего эпифиза пясти горных зубриц и бизонок вызвано, по-видимому, большой массой кости у последних, а не полным сходством ее функций. Доказательством этого служит и большее отношение ширины эпифиза к его толщине у зубриц по сравнению с бизонками (табл. 24). Если у степных животных ширина и толщина эпифиза определяются в основном только массой тела, то для

горных зубриц широкий и плоский эпифиз — в первую очередь отражение характера рельефа местности. Значительным преобладанием ширины нижнего эпифиза метакарпалей над толщиной обладают все взрослые животные, связанные в своем существовании с горной местностью. Следует отметить, что отношение ширины и толщины верхнего эпифиза метакарпалей несущественно различается у равнинных и горных животных. О.В. Егоров (1955) объясняет увеличение ширины нижнего эпифиза по сравнению с верхним большей нагрузкой при передвижении в горах на дистальный отдел конечности, более чувствительный к неровностям микрорельефа.

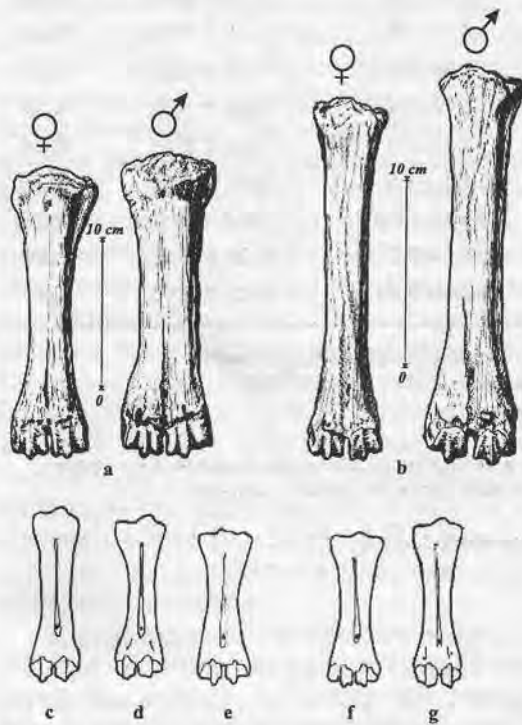


Рис. 13. Пястные (а) и плюсовые (б) кости горных зубров (вид спереди) и относительные размеры метакарпалей у различных представителей рода *Bison* (по В. Ю. Решетову и В. Б. Суханову (1979) с дополнениями: с — *Bison priscus*, d — беловежский зубр, e — горный зубр, f — степной бизон, g — лесной бизон.

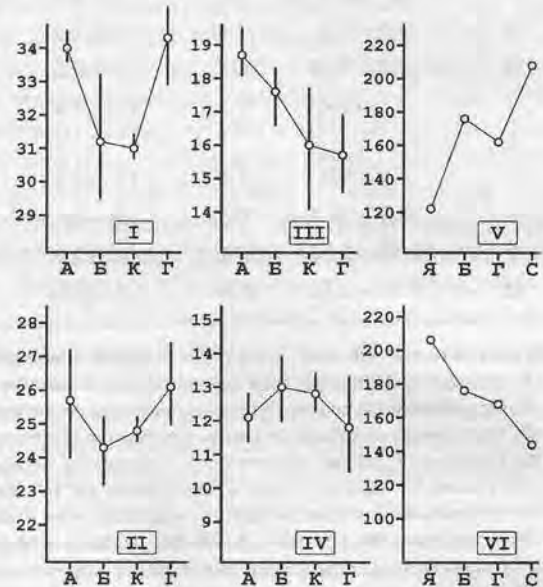


Рис. 14. Средние и изменчивость пропорций метаподий у горных и равнинных представителей подтрибы *Bovina* по данным Соколова, (1971) Камьянова (1969) с дополнениями: А — бизоны, Б — беловежские зубры, К — кавказские зубры, Г — горные зубры, Я — яки, С — горные породы крупного рогатого скота: ширина дистальных эпифизов (I — метакарпалей, II — метатарзалей) в % длины этих костей; ширина диафизов (III — метакарпалей, IV — метатарзалей) в % длины этих костей; длина метакарпалей (V) в % толщины данных костей; поперечный диаметр метакарпалей (VI) в % их продольного диаметра.

Таблица 24

Пропорции метакарпалей взрослых особей некоторых парнокопытных (сибирский козорог, архар, сайга и джейран) и горных зубров (%)

Индекс	Равнинные животные (n = 12)		Горные животные (n = 10)		Горные зубры (n = 83)		
	по Егорову (1955)				Lim	X ± S _x	Y
	Lim	X	Lim	X			
1	5.6—7.1	6.2	4.4—5.2	4.9	4.5—4.7	4.61 ± 0.09	6.17
2	7.5—7.8	7.7	4.3—5.3	4.8	3.0—4.4	3.7 ± 0.08	7.29
3	1.3—1.3	1.3	1.8—2.1	1.9	1.4—1.6	1.5 ± 0.03	6.61
4	14.3—15.6	15	8.3—10.4	9.5	7.9—10.9	9.6 ± 0.34	11.32
5	1.2—1.3	1.2	1.4—2.8	2.1	2.0—2.4	2.2 ± 0.02	4.52
6	0.8—0.9	0.9	0.9—1.0	1.0	1.2—1.2	1.2 ± 0.01	
7	0.7—0.8	0.7	1.0—1.1	1.1	1.1—1.1	1.1 ± 0.01	
8	19.9—20.6	20.2	20.0—20.3	20.1	18.7—20.9	19.5 ± 8.39	18.37
9					0.1—0.1	0.1 ± 0.01	
10					0.2—0.3	0.27 ± 9.02	31.1

Примечание: см. в табл. 23.

Наиболее характерной особенностью устройства суставной поверхности дистального отдела метаподий горных животных, препятствующей вывихам в сочленении с первыми фалангами, является большая ширина их боковых упоров. Относительная ширина упоров у кавказско-беловежских самок близка к 5,6, а у современных горных зубриц и типичных обитателей гор равна 4,7. Последнее обстоятельство не говорит о способности современных зубров к скалолазанию наравне с козлами (ведь известная доля ширины упоров обусловлена просто большим весом животных), однако красноречиво указывает на направление их специализации. Имеющиеся в нашем распоряжении немногочисленные промеры пясти беловежского зубра и бизона (Шейнер, 1961) дают относительную ширину упоров у них соответственно 5,81 и 6,33. Высокий индекс равнинных и низкий индекс горных зубров естественно интерпретируются как один из многих морфофункциональных ответов животных на особенности среды их обитания.

В отличие от метакарпалий, главной функцией которых является опора, соответствующий отдел задней конечности как горных, так и равнинных животных в процессе передвижения преимущественно играет роль рычага, толкающего тело вперед (Егоров, 1955). В строении метатарзалий обитание на склонах вызывает те же изменения, что и в метакарпалиях, хотя они выражены менее резко. Относительная ширина нижних эпифизов плюсны горных зубриц превосходит таковую у других представителей рода (рис. 14). Однако здесь ряды изменчивости сравниваемых видов перекрываются. Несмотря на большую свободу от тяжести тела задней конечности и специфику выполняемой ею работы, в строении плюсны отчетливо выражены главные признаки обитателя гор: уплощенность нижнего эпифиза (табл. 24) и значительная ширина боковых упоров.

Обращает на себя внимание слабая изменчивость пропорций метатарзалий самок горных зубров. Индивидуальная изменчивость в наибольшей мере проявляется в диафизах, причем и здесь коэффициент вариации его относительной ширины не превышает 18%. Параметры пястных костей подвержены большим колебаниям. Индивидуальная изменчивость относительной ширины диафиза пясти составляет 31,2%, а нижнего эпифиза — 58%, при 31% для плюсны. Эта особенность индексов метакарпалии может быть поставлена в связь с ее основной функцией — опорного звена конечности, противостоящего весу тела. Поскольку масса животного широко варьирует, связанная с ней массивность метакарпалий и их пропорции также весьма изменчивы.

Рассмотренный выше материал приводит к заключению, что особенности морфологии метаподий горных зубров отвечают условиям их обитания. В тесной связи с локомоторными нагрузками, лежащими на передние конечности, стоит ряд адаптивных особенностей в строении пястных костей зубров. Относительная ширина нижних эпифизов этих костей у современных горных зубров существенно больше, чем у равнинных форм. Они также превосходят всех быков по относительной ширине боковых упоров. Эти обстоятельства вместе со значительной уплощенностью метакарпалий, сдвигом шейки диафиза в проксимальном направлении и большой массой кости, мало согласующейся со сравнительно невысоким весом животных, дают наглядную картину морфологических адаптаций, связанных с важнейшими особенностями условий существования горных животных.

Весьма характерно, что данные структурные особенности, обусловленные направлением нагрузки на конечности горных зубров, отражаются в индексах, вычисленных для метакарпалий, тогда как показатели для метатарзалий близки у американских бизонов, беловежских и горных зубров.

Места выпуска основателей современной популяции зубров Северо-Западного Кавказа были выбраны с расчетом постепенного освоения ими все более высоких ландшафтных зон. Однако на ранних этапах разведения и особенно в первые годы обитания животных на воле более 20% случаев их гибели было вызвано травмами конечностей и падениями со склонов (Калугин, 1968). Впоследствии травматизм зубров снижался, т. е. особенности рельефа осваиваемых местообитаний послужили стимулом к овладению навыками передвижения в горах и совершенствованию их локомоторного аппарата. Заселение как пологих низкогорных пастбищ, так и склонов с различными углами падения было связано с приобретением в дистальном отделе метакарпалий признаков, свойственных типичным обитателям крутых склонов, а в проксимальном отделе — жителям открытых пространств.

Совершенствование опорно-двигательного аппарата горных зубров идет на всех уровнях, от экстерьера до мотонейронов. В ходе их специализации получают развитие глубокие приспособления, не улавливаемые обычными методами морфологических

исследований. Сотрудники ЗИН АН УССР, исследовавшие конечности современных горных зубров в сравнении с равнинными с помощью рентгенографии и других методов, показали, что они отличаются по степени развития губчатого вещества и компакты костей, количеству инкапсулированных рецепторов и топографии мышц, по рельефу суставных поверхностей, прочности и демпфирующим свойствам связок и др. (Мельник, Коток, 1980; Манзий, Мороз, 1980).

Позвоночный столб млекопитающих участвует в смягчении толчков, передаваемых туловищу через передние конечности в момент приземления. Амортизационная роль различных отделов позвоночника неодинакова. Наибольшим сгибательно-разгибательным влияниям подвержена крестцово-поясничная область. Ее относительная длина уменьшается в пределах рода *Bison* от кавказского зубра до бизона (Соколова, 1971). Возможно, что и современные горные зубры имеют такой относительно длинный позвоночник вообще и его крестцово-поясничный отдел, в частности, вследствие специализации к прыжково-скоростному типу бега. Этим же обстоятельством может быть объяснена и их значительная высота в холке, зависящая в немалой степени от длины остистых отростков грудных позвонков. Их высота тем более, чем большую нагрузку испытывает проходящая по ним надостистая связка. Последняя призвана оказывать сопротивление разгибанию спины под влиянием веса головы и толчков, производимых передними ногами при окончании стадии растянутого полета.

Пропорции тела кавказско-беловежских и горных зубров обнаруживают еще меньше сходства, чем линейные размеры этих животных. В целом, современные горные зубры более легкого склада, чем их непосредственные предки, имеют пропорционально вытянутый корпус, высокий постав задних ног, более плотный костяк, более мелкую, но объемистую грудную клетку, широкий и плоский круп. Оброслость горных зубров менее пышна, в длине и форме подвеса, гривы и хвоста имеются несомненные признаки истребленного горного подвида.

Современных горных зубров сближают также с их аборигенными предшественниками такие конституциональные особенности, как сравнительно крупная и удлинённая голова, относительно массивные запястья, длинный с высокой кистью хвост и многое другое. Как видно, воздействие окружающей среды приводит к изменению признаков горных зубров по тому же пути, по которому некогда шли аборигенные звери. В течение немногих поколений у них развились фенотипические модификации, позволившие зверям освоить крутосклонные пастбища, полнее использовать ресурсы среды обитания и успешно противостоять неблагоприятным абиотическим факторам.

Интегральная оценка промеров тела горных зубров

Основной вклад в исходный генофонд современных горных зубров был сделан равнинными беловежскими зубрами, не имеющими специфических адаптаций к условиям Кавказа. Около 6% генофонда внесли степные бизоны, и лишь 5,3% унаследовано от быка Кавказа, принадлежавшего к кавказскому подвиду (см. главу 2, табл. 14). В процессе адаптации к горным условиям наблюдались постепенные преобразования морфологических характеристик (Немцев, 1988). Однако количественные аспекты этого процесса до сих пор не описаны. В настоящем разделе рассматриваются преобразования промеров тела горных зубров во времени. Материалом служили шесть промеров (высота в холке, косая длина тела, длина и ширина головы, обхват пясти и обхват груди), полученных для 68 взрослых самцов, обитавших на территории Кавказского заповедника с 1950 по 1988 г. Исследованы два аспекта: изменчивость абсолютных размеров и изменчивость пропорций тела. Для получения интегральной оценки изменений использован метод многомерного шкалирования (Kruskal, 1964).

Анализ данных показал, что изменчивость размеров и пропорций зубров удовлетворительно описывается в рамках двух координатных осей многомерного шкалирования. Проекция точек на оси, отражающие изменчивость размеров, показывают лишь факт значительной индивидуальной изменчивости и не обнаруживают достоверной корреляции с временным фактором. В противоположность этому вторая ось, отражающая изменчивость пропорций, оказалась скоррелированной с годом смерти животных (табл. 25). Последнее, по-видимому, свидетельствует о связи между временем жизни зубров в заповеднике и их экстерьером. Из рассмотренных промеров с этой осью скоррелирована высота в холке. Связь между временем смерти и этой переменной нелинейная (рис. 15а)

и выражается в существенном снижении роста в холке у животных, обитавших в заповеднике в 70—80-х годах, по сравнению с таковыми 50—60-х годов. Обобщенное представление о взаимоотношении между временными подвыборками взрослых быков (1950, 1961—1971, 1977—1988) Кавказского заповедника дает рис. 15б. Он показывает, что практически непрерывная тенденция прослеживается в отношении значений второй координатной оси, связанной со временем смерти животных — смещение «центров тяжести» выборок идет из положительной области в отрицательную.

Таблица 25

Корреляция между датой смерти самцов зубров, экстерьерными промерами и осями многомерного шкалирования: вся выборка 1950—1988 гг./ выборка за 1975—1988 гг. Подчеркнуты статистически значимые коэффициенты

Переменная	1 ось — изменчивость размеров	2 ось — изменчивость размеров	1 ось — изменчивость пропорций	2 ось — изменчивость пропорций
Год смерти	0.0/-0.25	+0.25/+0.38	-0.18/+0.54	<u>-0.51/-0.55</u>
Высота в холке	<u>+0.66/+0.68</u>	-0.28/0.0	+0.12/-0.1	<u>+0.56/+0.61</u>
Косая длина	<u>+0.72/+0.73</u>	+0.37/+0.38	<u>-0.51/-0.55</u>	0.00/0.0
Длина головы	<u>+0.67/+0.69</u>	<u>+0.61/+0.68</u>	<u>-0.57/-0.71</u>	-0.21/0.0
Ширина головы	<u>+0.55/+0.42</u>	-0.39/-0.40	+0.35/+0.29	-0.21/-0.20
Обхват пясти	+0.46/+0.38	<u>-0.80/-0.78</u>	<u>+0.67/+0.63</u>	-0.16/-0.37
Обхват груди	+0.37/+0.23	-0.41/-0.44	+0.37/+0.43	0.0/0.0

Еще более четкая связь с датой смерти обнаруживается в том случае, если анализировать подвыборку зубров за период 1955—1988 гг. (табл. 25). В этом случае и первая ось, с которой коррелирует изменчивость длины головы, косой длины, обхвата пясти и в некоторой степени обхвата груди, обнаруживает зависимость от даты смерти, но со знаком, противоположным 2-й оси. Таким образом, промеры отрицательно скоррелированные с 1-й осью, возрастают во времени, а со 2-й — уменьшаются. Отсутствие связи с осями отражает практическое отсутствие временных трендов в значениях промеров. Эти результаты иллюстрируют графики, представленные на рис. 16.

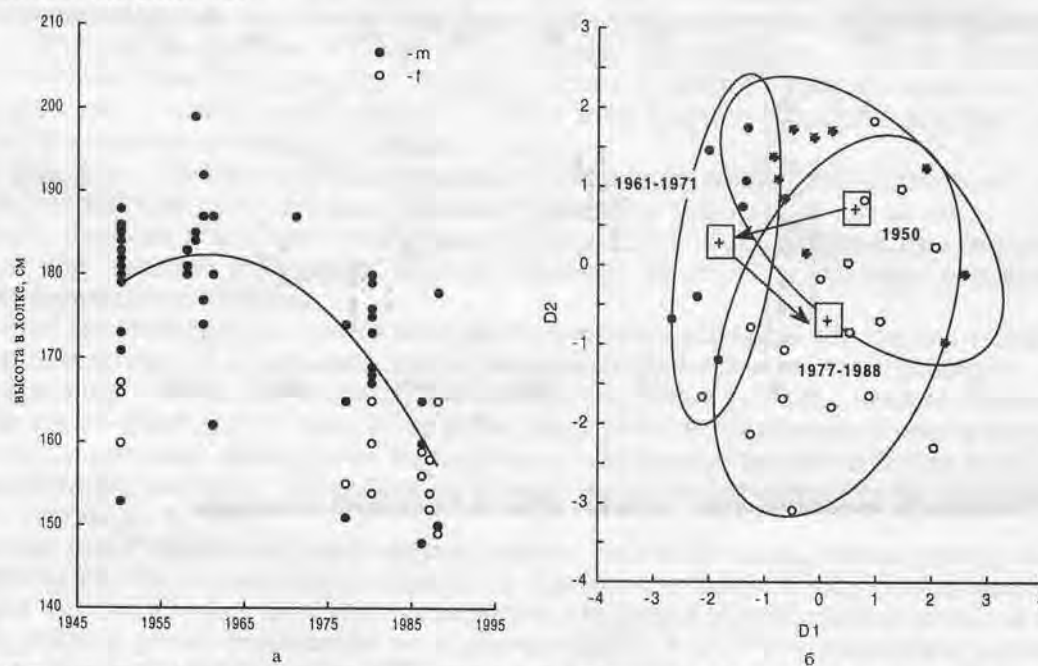
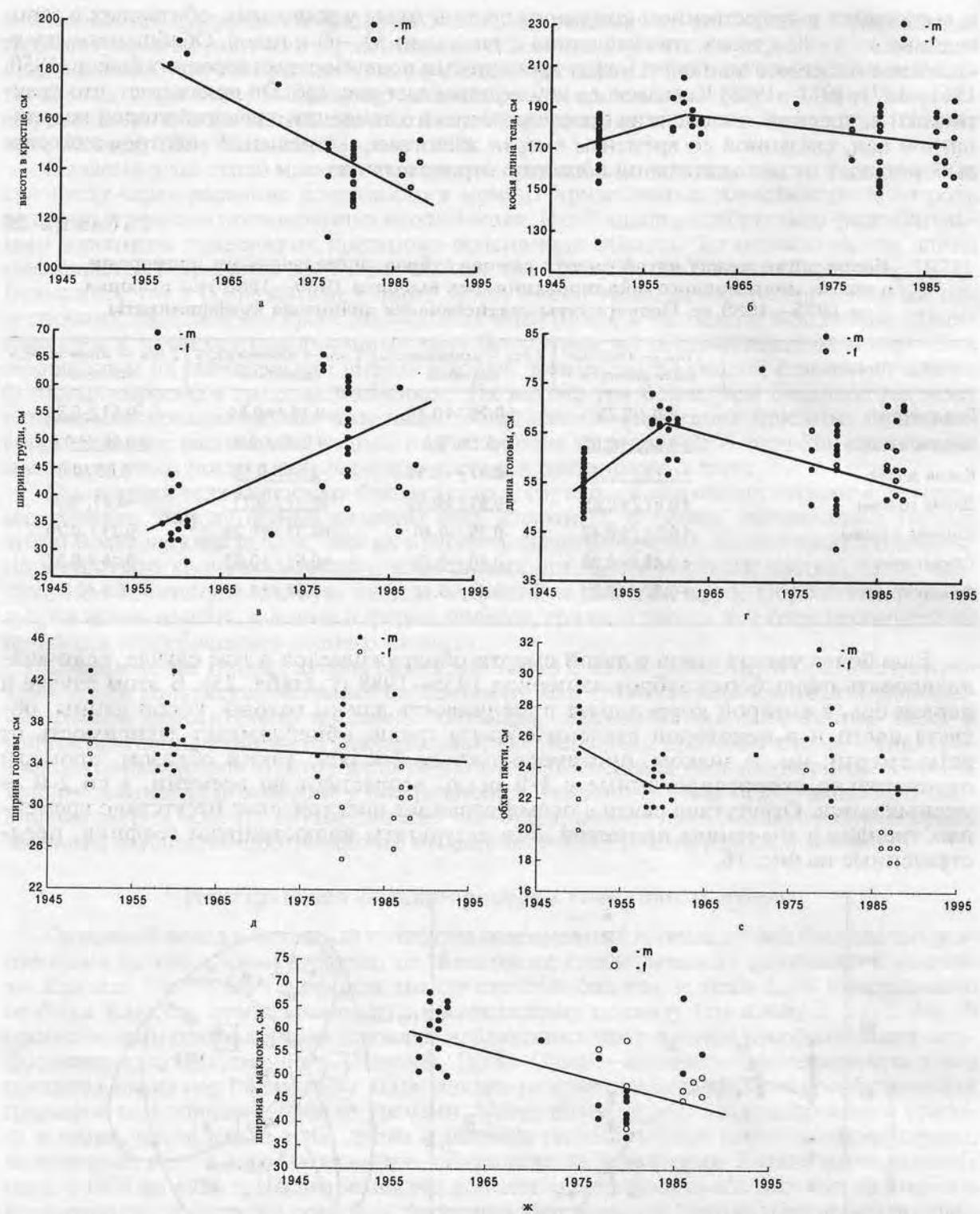


Рис. 15. Изменения зубров из Кавказского заповедника во времени: а — по высоте в холке и б — по положению разновременных выборок в пространстве двух осей многомерного шкалирования, полученных на основе матрицы евклидовых расстояний по шести промерам тела. Стрелками показаны направления изменения.



Р и с. 16. Изменение во времени некоторых промеров зубров из Кавказского заповедника.

Таким образом, мы можем констатировать несомненное развитие во времени направленных морфологических изменений в вольной популяции зубров заповедника. В экстерьере они выражаются в уменьшении роста, возрастании ширины груди, уменьшении головы (рис. 15, 16). За счет непропорционального изменения размеров отдельных структур изменилась форма тела. Выявленные временные тренды отражают процесс крайне быстрой адаптации популяции к горным условиям.

Наряду с отличиями в промерах и пропорциях черепа это служит дополнительным обоснованием выделения горных зубров в самостоятельный подвид.

Половой диморфизм и постнатальный онтогенез

Половой диморфизм выявлен по ряду измерений, набор которых несколько различается у разных форм зубров (табл. 20). У горных зубров (без учета этапов формирования популяции) достоверные различия между самцами и самками обнаружены по высоте в холке, длине и ширине головы, обхвату пясти и груди. У зубров из питомника Окского заповедника — по ширине в маклоках, ширине головы и обхвату груди. В популяции Беловежской пуши XIX и начала XX в. половой диморфизм наблюдается по высоте в холке и крестце, ширине в седалищных буграх, ширине головы и обхвату груди. На имеющемся материале по беловежским зубрам из питомников Польши различия между полами статистически незначимы.

Представленные данные демонстрируют широкий размах изменчивости промеров тела как самцов, так и самок. В целом для вида наиболее устойчиво половой диморфизм проявляется по высоте в холке, ширине головы и обхвату груди. Средние различия между самцами и самками по этим признакам составляют 6, 17 и 15,5%, соответственно, причем во всех случаях половые различия в вольных популяциях превосходят таковые в выборках из питомников.

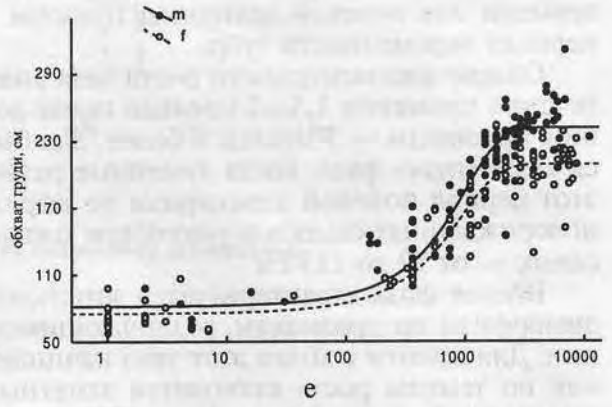
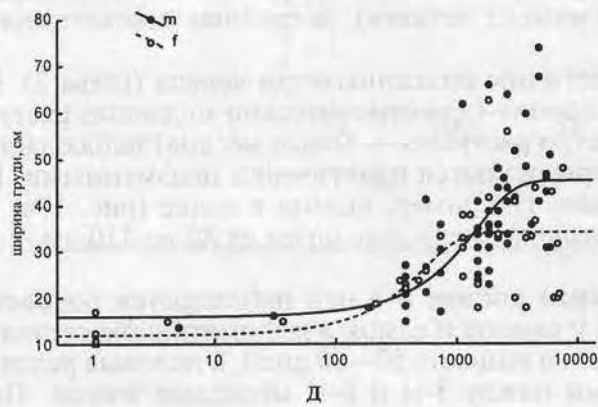
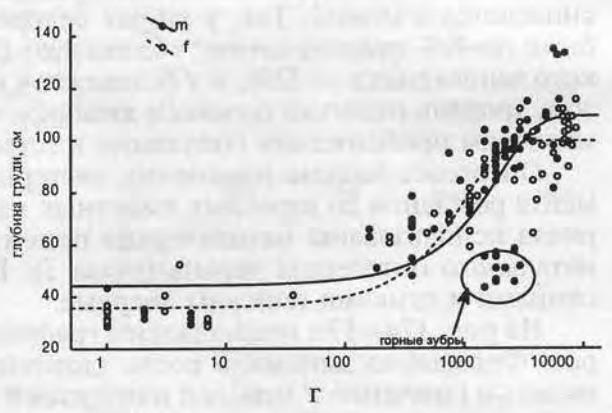
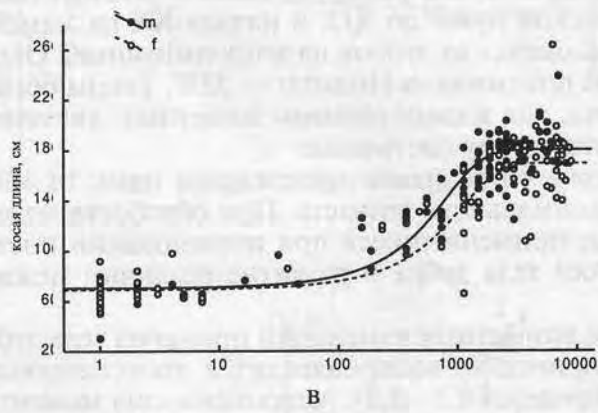
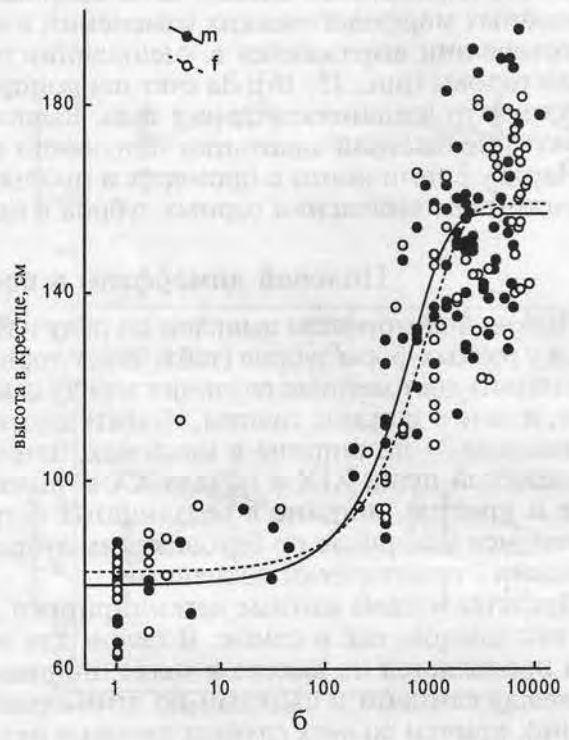
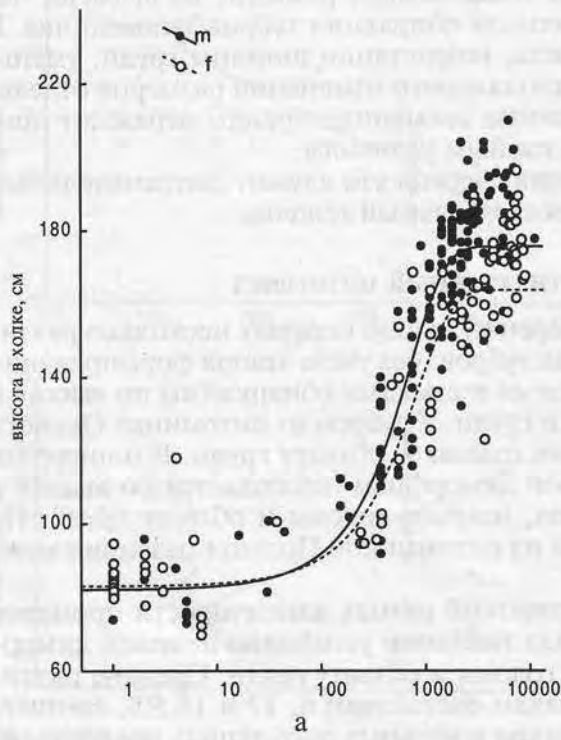
Половой диморфизм по весу тела выявлен во всех изученных выборках. В среднем для вида самцы тяжелее самок приблизительно на 31%, что соответствует приводившимся ранее оценкам (Карцов, 1903; Соколов, 1959; Громов и др., 1963). Отметим, что, как и в случае с линейными промерами, половые различия по весу значительно снижаются в неволе. Так, у зубров беловежской пуши до XIX и начала XX вв. самцы были на 40% тяжелее самок, у кавказско-беловежских зубров из зубропитомника Окского заповедника — 32%, и у беловежцев из питомников Польши — 22%. Таким образом, уровень развития полового диморфизма, как и сами размеры животных, является маркером приближения популяции к естественному состоянию.

Онтогенетические изменения экстерьерных признаков прослежены нами от момента рождения до взрослых животных максимального возраста. При обработке материала использованы методические приемы, применявшиеся при исследовании постнатального онтогенеза черепа (глава 3). Рост тела зубра и развитие различий между самцами и самками описаны впервые.

На рис. 17а—17н представлены графики возрастных изменений промеров тела зубров. Формально динамика роста удовлетворительно воспроизводится логистической моделью (значение r^2 моделей находится в пределах 0,5—0,8). Аппроксимация момента времени для нулевой величины промера (момент зачатия), в среднем соответствует периоду беременности зубра.

Общие закономерности роста тела аналогичны описанным для черепа (глава 3). В течение примерно 1,5—2 месяцев после рождения (для относительно медленно растущих признаков — 3 месяца и более, для быстро растущих — менее месяца) наблюдается «латентная» фаза, когда линейные размеры остаются практически неизменными. В этот период половой диморфизм не выражен. Например, высота в холке (рис. 17а) у новорожденных самцов в указанном интервале времени варьирует от 80 до 110 см, а у самок — от 70 до 113 см.

Вторая фаза характеризуется интенсивным ростом и в ней наблюдается половой диморфизм по признакам, различающимся у самцов и самок в дефинитивном состоянии. Для высоты в холке этот этап начинается в возрасте 50—60 дней, а половые различия по темпам роста становятся заметными между 3-м и 6-м месяцами жизни. По высоте в области крестца (рис. 17б) половой диморфизм выражен слабо (точнее, он выражен не во всех популяциях, см. табл. 20). Интенсивный рост этого промера начинается приблизительно на месяц позже, чем по высоте в холке.



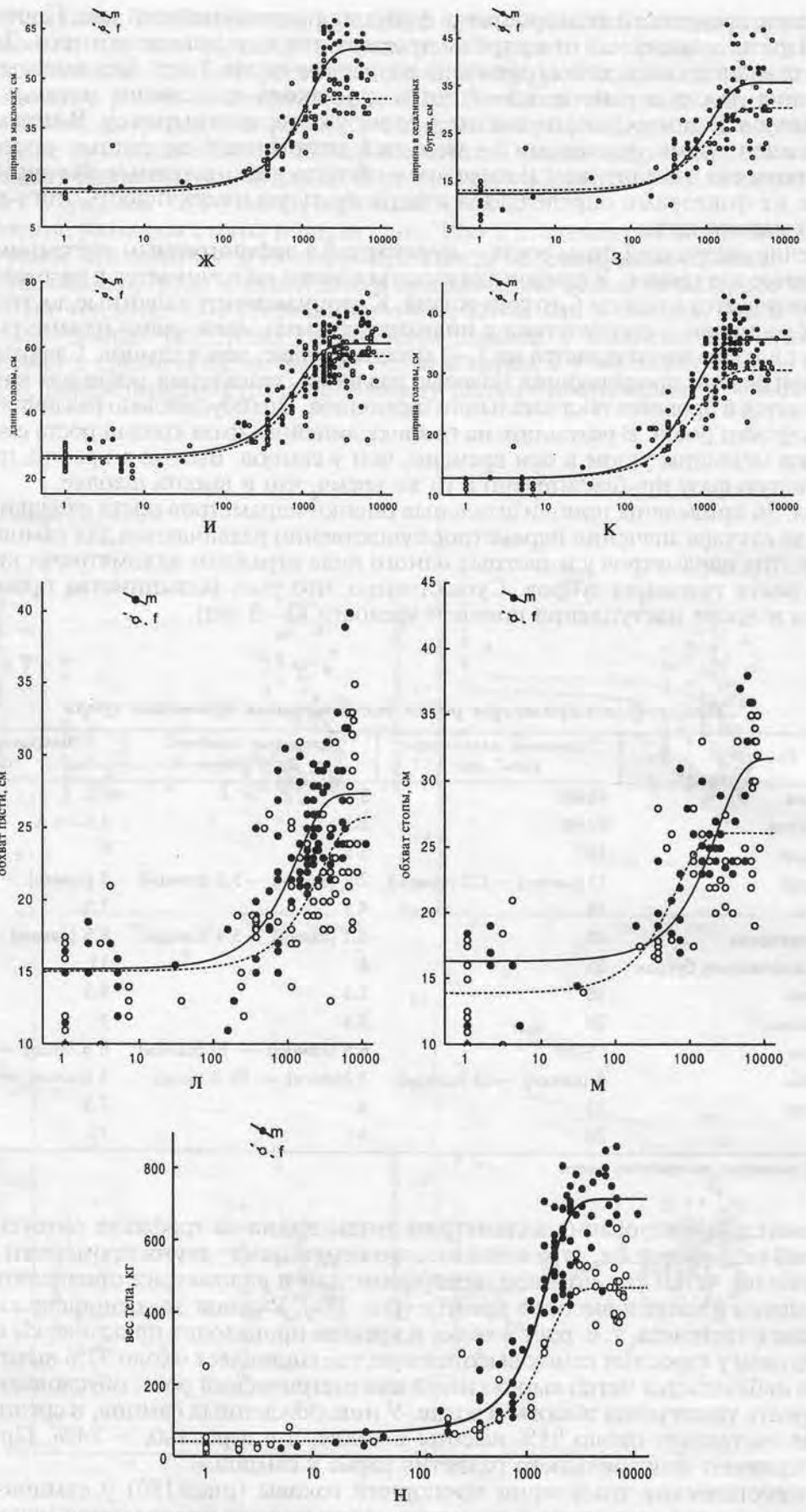


Рис. 17. Возрастная динамика экстерьерных признаков зубров; m — самцы, f — самки, возраст указан в днях от момента рождения. На рис. 17г стрелкой показаны горные зубы.

В течение следующей фазы ростовая функция имеет линейный вид. Протяженность линейной фазы зависит как от природы промера, так и от пола животного. Для высоты в холке у самцов и самок она ограничена возрастом около 3 лет. Для высоты в крестце эта величина лежит в районе 3,5—4 лет и одинакова для самцов и самок. К этому моменту половой диморфизм по высоте в холке уже хорошо выражен. В динамике роста он обусловлен двумя факторами — меньшей мгновенной скоростью роста самок и более ранним его замедлением и выходом в область дефинитивных значений. Вероятно, этими же факторами определяется индивидуальная изменчивость этого признака у животных одного пола.

В течение следующей фазы роста — переходной к дефинитивным значениям — происходит падение его темпов. У самцов для высоты в холке он начинается в возрасте около 3,8 лет и заканчивается в начале 6-го года жизни. К этому моменту животные достигают дефинитивных размеров, в соответствии с индивидуальными значениями параметров роста. У самок рост в холке заканчивается на 1—2 месяца раньше, чем у самцов. Следует отметить, что для признаков, проявляющих половые различия, траектории роста для самцов и самок расходятся в процессе постнатального онтогенеза. Это обусловлено различиями в мгновенной скорости роста. В результате на графике линейная фаза кривой роста самок расположена под меньшим углом к оси времени, чем у самцов. Высота в крестце переходит в дефинитивную фазу приблизительно в то же время, что и высота в холке.

В табл. 26 приведены приблизительные оценки параметров роста отдельных промеров. В ряде случаев значения параметров существенно различаются для самцов и самок. Различия этих параметров у животных одного пола отражают аллометрический в целом характер роста туловища зубров. Существенно, что рост большинства промеров продолжается и после наступления половой зрелости (3—5 лет).

Таблица 26

Некоторые параметры роста экстерьерных промеров зубра

Промер	Окончание «латентной» фазы ^г , дни	Окончание линейной фазы ^г , годы	Завершение роста ^а , годы
Высота холки	50-60	3	5.5
Высота крестца	50-60	3.5—4	5.5—6.5
Глубина груди	120	5.5	8
Ширина груди	72 (самки) — 120 (самцы)	2.2 (самки) — 5.3 (самцы)	3 (самки) — 10 (самцы)
Косая длина	15	4.5	7.5
Ширина в маклоках	40	3.3 (самки) — 5.4 (самцы)	6.5 (самки) — 9 (самцы)
Ширина в седалищных буграх	55	4	11
Длина головы	15	3.3	9.5
Ширина головы	20	3.5	7
Обхват пясти	15-20	6.5 (самцы) — 10 (самки)	6 (самцы) — 15 (самки)
Обхват стопы	6 (самки) — 20 (самцы)	3 (самки) — 10 (самцы)	6 (самки) — >15 (самцы)
Обхват груди	15	4	7.5
Вес, кг	20	5	12

* оценка значения по графику роста.

Динамика формирования аллометрии лучше видна на графиках онтогенетических траекторий ряда индексов, отражающих отношения между двумя промерами (рис. 18а—18г). Наиболее четко как половой диморфизм, так и аллометрия проявляются в отношении высоты в холке к высоте в крестце (рис. 18а). У самок это отношение изменяется мало в ходе онтогенеза, т. е. рост в холке и крестце происходит практически изометрично. В среднем, у взрослых самок высота в крестце составляет около 92% высоты в холке. У самцов наблюдается четко выраженный аллометрический рост, обусловленный большей скоростью увеличения высоты в холке. У новорожденных самцов, в среднем, высота в крестце составляет около 95% высоты в холке, а у взрослых — 84%. Приведенные цифры отражают факт большего развития горба у самцов.

Онтогенетические траектории пропорций головы (рис. 18б) у самцов и самок в целом параллельны друг другу, а различия между полами проявляются непосредственно в значениях индекса (для взрослых разница достоверна, $p < 0,01$). У новорожденных

животных отношение длины головы к ширине в большинстве случаев превышает 2. Другими словами, для них характерен очень узкий череп. В первые дни жизни, по-видимому, происходит быстрый рост черепа в ширину, не воспроизводящийся моделью логистического роста; на графике (рис. 17к) большинство точек ширины головы лежит ниже линии регрессии. В результате форма головы меняется, а соотношение длины к ширине приближается к 2. После «латентной фазы» скорость роста в ширину также превышает скорость роста в длину. В результате у взрослых самцов ширина головы составляет в среднем 82% длины, а у самок — 68%.

Соотношение размеров стопы и пясти (рис. 18в) в постнатальном онтогенезе остается практически неизменным и не несет признаков полового диморфизма.

Отношение обхвата груди к косой длине при довольно большом разбросе значений (рис. 18г) имеет тенденцию к увеличению с возрастом как у самцов, так и у самок. Причем у самок данная тенденция проявляется раньше. У молодых животных косая длина составляет в среднем около 90% от обхвата груди, а у взрослых самцов и самок — 68% и 75%, соответственно (различия между полами достоверны, $p < 0,01$).

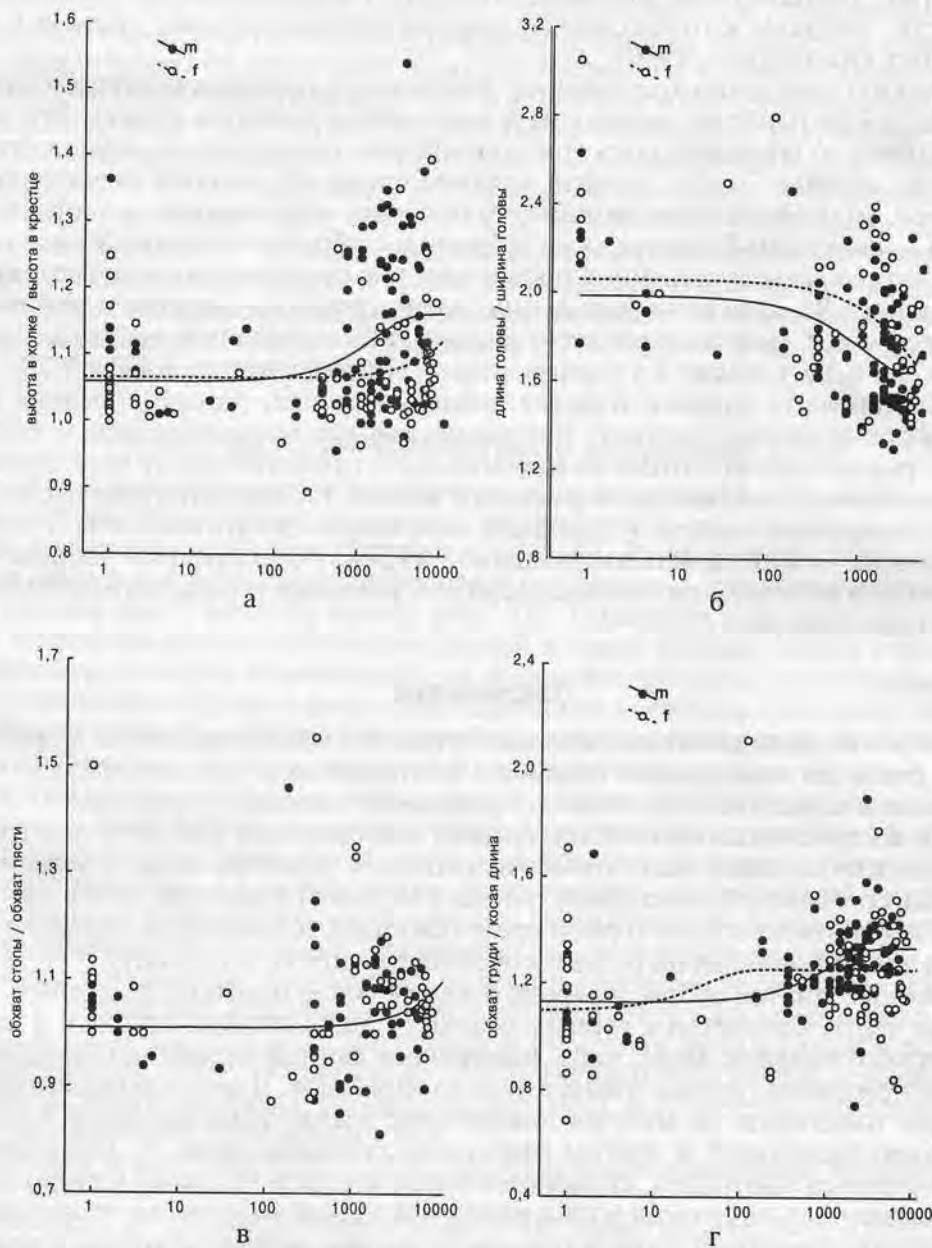


Рис. 18. Относительные изменения некоторых экстерьерных промеров тела зубров; m — самцы, f — самки, возраст указан в днях от момента рождения.

Некоторые интерьерные характеристики горных зубров

Рассмотренные выше различия между формами зубров во многом определяются экологическими условиями. Насколько чутко реагируют морфофизиологические особенности зубров на изменение условий существования по мере акклиматизации, можно убедиться на примере относительного веса определенных внутренних органов, связанных с интенсивностью обмена веществ и уровнем двигательной активности животного (Шварц и др., 1966). У самцов зубров в 50-х годах (данные из архива Кавказского заповедника) отношение веса сердца к весу тела колебалось от 4,6 до 5,9%, легких — от 7,0 до 13,5%, печени — от 7,7 до 25,4%, почек 1,4—2,3%, селезенки — 1,4—2,7%. В настоящее время зубры испытывают несравненно более интенсивные локомоторные нагрузки и имеют более высокий уровень обмена веществ, чем некогда в загонах. Перечисленные показатели у них (определенные по 19 особям) составляют в среднем: 8,4, 12,7, 15,1, 2,8 и 2,3%, соответственно. Налицо явное изменение показателей за 30—40 лет. Известно, что относительно слабое развитие одного из упомянутых органов может компенсироваться более сильным развитием других. Интерьерные индексы подвержены значительной индивидуальной изменчивости, пределы которых могут широко перекрываться у горных и равнинных животных (Калабухов, 1950).

Как видно из проведенного сравнения, изменения в процессе адаптации к обитанию в горной местности наиболее выражены в увеличении размеров сердца. Это не удивительно, принимая во внимание роль этого органа для локомоторной активности и общего повышения обмена. Чтобы оценить влияние среды на развитие сердечной мышцы горных зубров, мы сопоставили по данному признаку современных животных с исходной формой — кавказско-беловежскими зубрами из зубропитомников. Животные содержатся там в загонах на искусственной подкормке, т. е. существенно отличаются от зубров Северо-Западного Кавказа по образу жизни, энергетическим затратам и использованию кормовых ресурсов. Сердечный индекс у животных из питомников составляет в среднем 5,7% у самцов и 6,1% у самок, а у горных зубров, соответственно, 8,4% и 9,7%. Индивидуальная изменчивость данного индекса довольно велика, однако средние значения различаются статистически значимо. Как видно, горные зубры в среднем в полтора раза превосходят равнинных животных из питомника по относительному весу сердца.

Порядок величин наблюдаемых различий можно проиллюстрировать следующими примерами: сердечный индекс у хорошего спортсмена достигает 8,1%, у нетренированного человека — 4,8%; у беговой лошади — 11,5%, у беспородной лошади — 6,0% и т. д. Таким образом, снижение индекса сердца в условиях ограниченной подвижности совершенно закономерно.

Заключение

Таким образом, сравнение соматических признаков зубров различных форм показало, что многие различия между ними связаны с адаптациями к локальной среде обитания. Так, по высоте в холке зубры вымершего кавказского подвида практически не уступали беловежским из природных популяций, однако, в пропорциях тела сочетали грацильные черты (в частности меньший вес) с относительно более развитым поясом передних конечностей, большую относительную длину головы с меньшей шириной. Очевидно, что эти и другие отличия соответствовали горной среде обитания, в которой на передние конечности ложится дополнительная нагрузка (особенно при спуске по склону).

Современные горные зубры, на фоне в целом более плотного сложения, проявляют заметные черты адаптации к горным условиям, аналогичные таковым у истребленного кавказского подвида. Более того, имеющиеся данные позволили проследить преобразование признаков горных зубров с 50-х до 90-х годов. В результате удалось выявить значительные изменения по многим показателям абсолютных размеров и пропорций тела, строению метаподий и другим признакам, указывающим на последовательное развитие комплекса адаптаций, способствующих жизни в условиях Северо-Западного Кавказа. Выявленные тенденции в изменении признаков во времени отражают процесс крайне быстрого приспособления к горным условиям, выражающийся, в частности, в том, что современные горные зубры стали формой наиболее близкой к исконному обитателю данной территории — кавказскому подвиду.

Отметим, что кавказско-беловежские зубры, разводимые в питомниках, статистически достоверно отличаются как от кавказского, так и от беловежского подвидов по большому набору признаков. Как и по признакам черепа, отличия в основном состоят в увеличении размеров животных, выращенных в неволе. Таким образом, и по соматометрическим признакам можно проследить явные изменения у зубров в неволе и возвращение к аборигенному типу при создании саморегулирующихся вольных популяций. Эти данные еще раз указывают важную роль обитания в природной среде как фактора поддержания и совершенствования характерных адаптивных особенностей той или иной формы.

Глава 5. ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ ПО ПРИЗНАКАМ ЧЕРЕПА

Флуктуирующей асимметрией называют незначительные и ненаправленные различия между размерами или выраженностью билатеральных структур на правой и левой сторонах тела, обычно не влияющие непосредственно на жизнеспособность (Захаров, 1987). На основе исследований разных видов животных и растений показано, что флуктуирующая асимметрия возрастает под действием негативных внутренних и внешних факторов и может использоваться как интегральный показатель устойчивости индивидуального развития особей, образующих популяцию (Захаров, 1987; Dobzhansky, 1950; Lewontin, 1956; Van Valen, 1962; Mitton, 1978; Soulé, 1979, 1982; Soulé, Cuzin-Roudy, 1982; Zakharov, Sikorski, 1997; и др.). Дестабилизация развития может быть спровоцирована как условиями окружающей среды, так и негативными генетическими изменениями, в частности, высоким инбридингом, снижением гетерозиготности, или отдаленной гибридизацией (Захаров, 1987; Soulé, 1979; Kat, 1982; Leary et al., 1985, 1992; Zakharov, 1992; Zakharov, Sikorski, 1997).

Флуктуирующая асимметрия в популяциях зубра

В настоящей главе обсуждается флуктуирующая асимметрия у зубров из современных и вымерших естественных популяций, а также из питомников по разведения зубров. Во всех работах, посвященных этой теме (Baranov et al., 1997; Раутиан и др., 1997, 1998, 2003б), исследован один и тот же набор качественных признаков — отверстия для прохождения нервов и сосудов на 25 участках черепа (рис. 19). Были получены данные о количестве отверстий в пределах каждого участка на правой и левой стороне черепа каждой особи и рассчитаны различия между сторонами ($l - r$). В качестве популяционного показателя асимметрии использовано среднее на одну особь количество признаков с асимметричным проявлением (A_f) и внутривыборочные дисперсии для распределения значений $(l - r)$ и $(l - r) / (l + r)$. Данные по самцам и самкам и разным возрастным группам из одной популяции были объединены, поскольку предварительный анализ показал отсутствие достоверных различий между ними (кроме новорожденных). Новорожденные исключены из межпопуляционных сравнений и рассмотрены отдельно. Отсутствие антисимметрии и/или направленной симметрии было проверено путем исследования распределений значений асимметрии по каждому признаку в каждой выборке. Путем корреляционного анализа показано отсутствие связи между разными признаками по проявлению асимметрии.

Сравнение результатов, полученных разными группами исследователей, показало качественное совпадение основных выводов, но обнаружило достоверные количественные расхождения в оценках флуктуирующей асимметрии даже в одной и той же популяции (Baranov et al., 1997; Раутиан и др., 1997, 1998). В этой связи, исходные данные, полученные разными авторами, приведены отдельно, и совместное обсуждение сделано только на уровне полученных выводов.

Г.С. Раутиан и соавторы (1997, 1998, 2003б) изучали следующие выборки из популяций зубров:

(1) кавказские зубры (*Bison bonasus caucasicus*), добытые в 1886—1912 гг. на Кавказе в районе Великокняжеской Кубанской охоты, ныне окрестности Кавказского государственного природного биосферного заповедника (КГЗ), 31 экз. из коллекции Зоологического института РАН (ЗИН);

(2) кавказские зубры (*B. b. caucasicus*), жившие в XVI—XIX вв. на территории Северной Осетии, черепа которых (без нижних челюстей) были обнаружены в пещере Дигоризед в районе истоков р. Урух (13 экз.: 7 из коллекции ЗИН РАН и 6 — Зоомузей МГУ);

(3) беловежские зубры (*B. b. bonasus*) из Беловежской пуши, добытые в 1842—1917 гг. (133: 103 из коллекции ЗИН РАН и 30 экз. из коллекции Зоомузея МГУ);

(4) беловежские зубры (*B. b. bonasus*), жившие в 1880—1917 гг. в зверинце Гатчины (Санкт-Петербург) и происходящие от зубров, вывезенных в середине XIX века из Беловежской пуши (16 экз.: 11 из коллекции ЗИН РАН и 5 — Зоомузей МГУ);

(5) зубры беловежской линии, жившие в Центральном зубропитомнике Приокско-Тerrasного заповедника (ПТЗ) в 1946—1995 гг. (33 экз.: 1 из коллекции ЗИН РАН и 32 — Зоомузей МГУ);

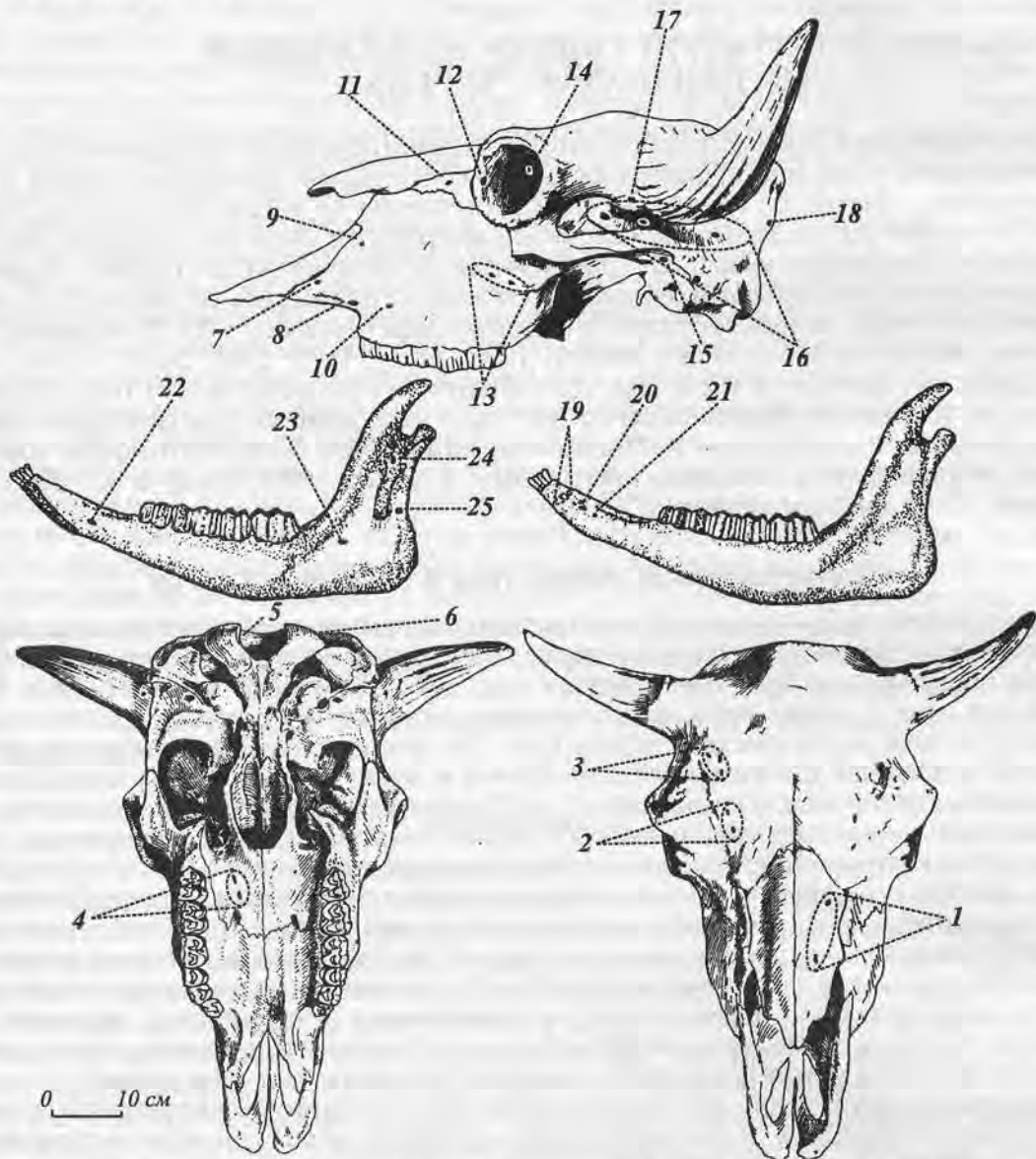


Рис. 19. Отверстия, исследованные на правой и левой стороне черепа зубров: 1 — отверстия на носовой кости; 2—3 — группа отверстий на лобной кости спереди (2) и сзади (3) for. supraorbitale; 4 — отверстия позади входа небного канала (for. palatina majus); 5 — входное отверстие canalis n. hypoglossii; 6 — отверстия над мышечками; 7—10 — отверстия в области инфраорбитального отверстия (for. infraorbitale): спереди (7), изнутри (8), сверху (9) и позади от него (10); 11 — отверстия на слезной кости впереди от слезного отверстия; 12 — for. lacrimale (одинарное, двойное, тройное); 13 — отверстия на боковой поверхности передней части скуловой кости; 14 — латеральный выход for. supraorbitale со стороны орбиты; 15 — группа засочленовных отверстий; 16 — отверстия на чешуйчатой части височной кости; 17 — отверстия на лобной кости над средней частью височного гребня; 18 — отверстия в области затылочно-височного шва; 19—21 — группы отверстий впереди (19), изнутри (20) и позади (21) подбородочного канала (for. mentale); 22 — отверстия на внутренней поверхности челюсти позади симфиза; 23—25 — отверстия спереди (23), сверху (24) и позади (25) for. mandibulae.

(6) зубры кавказско-беловежской линии, жившие в зубропитомнике ПТЗ в 1946—1995 гг. (30 экз. из коллекции Зоомузея МГУ);

(7) зубры кавказско-беловежской линии, жившие в зубропитомнике Окского заповедника (ОГЗ) в 1956—1996 гг. (75 экз. из коллекции Окского заповедника, собранной Е.Г. Киселевой).

(8) горные зубры (*B. b. montanus*), жившие в 1968—1994 гг. в КГЗ (1 экз. из Национального музея Республики Адыгея и 39 из коллекции КГЗ).

Впоследствии Раутиан с коллегами исследовали еще две выборки из современных вольно живущих популяций:

(9) беловежские зубры (*B. b. bonasus*) из современной (1980—1999) вольной популяции Беловежской пуши, Беларусь (42 экз. из коллекции заповедника Беловежская пуша, собранные А.Н. Буневичем);

(10) кавказско-беловежские зубры, жившие в 1964—1998 г. в Цейском государственном охотничьем заказнике в Северной Осетии (28 экз. из коллекции Северо-Осетинского заповедника).

Таким образом, в выборках из десяти популяций зубров было исследовано 440 черепов. Большая часть принадлежала взрослым животным и молодым старше 4-х месяцев; исключение составляла выборка из ОГЗ, включавшая 21 экз. новорожденных.

В табл. 27 представлены данные по среднему (в расчете на одну особь) количеству признаков с разным проявлением на правой и левой стороне черепа (*Af*). Наиболее симметричными оказались кавказские зубры *B. b. caucasicus*, которые достоверно отличаются от всех остальных, в том числе и от *B. b. bonasus*, существовавших приблизительно в то же время. Эти различия можно объяснить тем, что существенное антропогенное воздействие на популяцию беловежского подвида началось значительно раньше, в условиях, когда виду еще не грозило полное исчезновение. Поголовье беловежских зубров стало резко уменьшаться с начала 60-х годов XIX века и долгое время колебалось в пределах 400—600 особей. Главной причиной этого явилось перенаселение Беловежской пуши копытными, возникшее из-за того, что, начиная с 1865 г., сюда многократно завозились благородные олени и лани, которые сильно размножились к началу XX в. Возникшая острая межвидовая конкуренция из-за пищи повела к резкому ухудшению естественных пастбищ пуши, к истреблению лесного подростка и местами даже к прекращению естественного возобновления леса (Врублевский, 1912). Хроническое голодание животных влекло за собой сокращение плодовитости, понижение сопротивляемости к заболеваниям и повышенную смертность животных (Соколов, 1959). Те же факторы, вероятно, снижали стабильность развития животных, что могло привести к повышению асимметрии по сравнению с таковой у зубров Кавказа.

Таблица 27

Среднее на особь количество признаков с билатерально асимметричным проявлением (*Af*) и стандартная ошибка их оценки (*m*) у разных форм зубров (номера выборок соответствуют приведенным при описании материала)

№ ¹	Форма (популяция)	n	<i>Af</i> ± <i>m</i>	Достоверность различий ²									
				3	4	5	6	7	8	9	10		
1	<i>B. b. caucasicus</i> (1886—1912)	31	4.93±0.31	+	*	+	+	+	+	+	+	+	
2	<i>B. b. caucasicus</i> (Дигоризед) ³	13	5.42										
3	<i>B. b. bonasus</i> (1842—1917)	133	6.23±0.19		—	+	+	+	*	+	—	—	
4	<i>B. b. bonasus</i> (1880—1917)	16	6.49±0.58			+	+	*	—	*	—	—	
5	<i>B. b. bonasus</i> (1946—1995)	33	11.4±0.49				—	+	+	+	+	+	
6	<i>B. b. bonasus</i> (1946—1995)	30	11.4±0.51					+	+	+	+	+	
7	<i>B. b. bonasus</i> (1956—1996)	46	8.20±0.41						+	+	+	+	
8	<i>B. b. montanus</i> (1968—1994)	40	7.48±0.47						—	—	+	+	
9	<i>B. b. bonasus</i> (1980—1999)	42	7.81±0.29							—	—	*	
10	<i>B. b. bonasus</i> (1964—1998)	28	6.22±0.52									*	

¹Номера выборок соответствуют указанным при характеристике исследованного материала;

²Достоверность межвыборочных различий: (+) $p < 0.01$, (*) $p < 0.05$, (—) различия незначимы.

³Для *B. b. caucasicus* из пещеры Дигоризед (Северная Осетия) не представлены нижние челюсти. Поэтому здесь приведена приблизительная оценка асимметрии, рассчитанная как сумма среднего количества асимметричных признаков на череп у этой формы и среднего по остальным формам значения асимметрии для признаков нижней челюсти (поэтому стандартную ошибку и достоверность отличий от остальных форм не оценивали).

В Гатчинском зверинце содержали небольшую группу зубров, происходящую от нескольких экземпляров, привезенных из Беловежской пуши (см. главу 2). Они не испытывали конкуренции за пищевые ресурсы с другими копытными, однако, малое число животных, скрещивавшихся между собой, приводило к росту инбридинга. Эти факторы могут объяснить увеличение асимметрии в популяции Гатчины по сравнению с вольными кавказскими зубрами.

Кавказский подвид, вероятно, попал в условия жесткого антропогенного воздействия позже, чем беловежский, и практически до самого момента своего исчезновения сохранил высокую устойчивость онтогенеза, что выразилось в низком уровне асимметрии.

Три выборки современных зубров из питомников Приокско-Тerrasного (беловежская и кавказско-беловежская линии разведения) и Окского (кавказско-беловежская линия) заповедников (табл. 27, №№ 5—7) отличаются от всех остальных значительным увеличением асимметрии. Исключение представляют только различия между зубрами из ОГЗ (№ 7) и современной вольной популяцией из Беловежской пуши (№ 9), для которых различия не достигают достоверных значений.

Сравнение выборок из питомников между собой выявляет достаточно неожиданные результаты. Дело в том, что основателями кавказско-беловежской линии были 12 независимых животных (Slatis, 1960; Olech, 1989), а беловежская происходит всего от пяти и, следовательно, должна характеризоваться более существенным обеднением генетического разнообразия и более тесным инбридингом. Действительно, в беловежской линии среднее значение коэффициента инбридинга почти вдвое больше, чем в кавказско-беловежской — 0,324 и 0,193, соответственно (Olech, 1987). Беловежские зубры отличаются от кавказско-беловежских обеднением разнообразия по биохимическим и иммунологическим маркерам генов (Раутиан и др., 1998) и по локусам DQB и DRB главного комплекса гистосовместимости (Удина и др., 1994), а также повышением перинатальной смертности (Белоусова, 1993), увеличением возраста первого отела (Корочкина, 1971) и снижением плодовитости (Белоусова, 1993). Все эти параметры указывают, что мы вправе ожидать большей стабильности развития и, следовательно, меньшей асимметрии у зубров кавказско-беловежской линии по сравнению с беловежскими.

Действительно, показатель асимметрии у кавказско-беловежских зубров из ОГЗ значимо ниже, чем у беловежских из ПТЗ (табл. 27). Однако последние практически не отличаются по этому параметру от кавказско-беловежских зубров из ПТЗ.

В настоящее время мы не можем найти объяснение отсутствию различий между двумя выборками из ПТЗ. Они могут быть следствием более сильного воздействия дестабилизирующих факторов на популяцию кавказско-беловежского зубра в ПТЗ в результате действия внешних (средовых) или внутренних (генетических) факторов. Возможно, асимметрия достигла столь высокого уровня, что наступает эффект насыщения (почти половина изученных признаков проявляется асимметрично), так что дальнейшее усиление негативных воздействий не влечет за собой рост асимметрии. Другой причиной (хотя и маловероятной) может быть смешение материала по разным линиям, т. е. ошибочное отнесение некоторых экземпляров к той или иной линии; тогда под этикеткой кавказско-беловежского зубра в Зоомузее МГУ в действительности хранится экземпляр из беловежской линии или наоборот. Отметим еще раз, что в настоящее время мы не можем дать удовлетворительного объяснения отсутствию различий между популяциями разных линий зубров, разводимых в ПТЗ. Возможно, этот вопрос удастся разрешить в будущем после накопления дополнительных данных.

Современные вольные популяции (№№ 8—10) характеризуются более высоким уровнем асимметрии по сравнению с зубрами кавказского подвида, но более низким — по сравнению с животными из питомников. Современная популяция Беловежской пуши и горные зубры превосходят по асимметрии зубров беловежского подвида, живших в XIX и начале XX века. Кавказско-беловежские зубры из Цейского заказника сравнимы с последними по этому параметру (различия не достоверны). Повышение асимметрии у всех современных зубров согласуется с их происхождением от немногих основателей и неизбежным при этом высоким инбридингом, приводящим к дестабилизации развития. Скорее приходится удивляться тому, что зубры из Цейского заказника показали увеличение асимметрии только по сравнению с кавказским подвигом, но не с беловежской популяцией прошлого. Возможно, этот результат — дополнительное свидетельство значительного воздействия дестабилизирующих факторов на популяцию беловежских зубров, которое уже в XIX веке достигло уровня сопоставимого с последствиями высокого инбридинга. Таким образом, близкие значения показателя асимметрии в популяциях бе-

ловежцев XIX и начала XX века, с одной стороны, и современных вольных популяций зубров (особенно из Цейского питомника), с другой, по-видимому, обусловлены разными причинами. В первом случае — ухудшение условий окружающей среды при относительно невысоком инбридинге, во втором — высокий уровень инбридинга при благоприятных условиях среды.

Значительные различия между популяциями питомников и современными вольно живущими зубрами указывают на большую стабильность развития последних. Возможно, это связано с действием естественного отбора, которому они подвергаются в природе. Кроме того, как показали морфометрические исследования, зубры из питомников отличаются от всех вольно живущих (как современных, так и происходящих из популяций прошлого) более крупными дефинитивными размерами (см. раздел «Положение зубров среди форм рода *Bison* по краниометрическим признакам»). Этот факт, очевидно, свидетельствует о более интенсивном росте на определенных этапах пренатального и постнатального онтогенеза (возможно, в связи с лучшей обеспеченностью кормами в питомниках). Понятно, что быстро растущий организм в большей степени подвержен влиянию разного рода дестабилизирующих факторов, чем организм с меньшими темпами роста. Таким образом, снижение асимметрии у вольно живущих зубров, возможно, связано с их более мелкими размерами.

Среди всех современных зубров наименьшие отклонения от симметричного проявления признаков наблюдаются у зубров из Цейского заказника (отличия от горных зубров Кавказского заповедника статистически незначимы, а от современной популяции Беловежской пуши — значимы). Это может свидетельствовать об относительно благоприятных условиях существования данной популяции в буково-широколиственных лесах междуречья Ардона и Фиагдона (Центральный Кавказ). Кроме того, при создании данной популяции сюда почти одновременно (1964—1968) завезли 47 зубров, происходящих из разных зубропитомников (Павлов, 1999): Беловежской пуши (18 самок и 9 самцов) и Приокско-Террасного заповедника (13 самок и 7 самцов), что несомненно способствовало относительно высокому исходному генетическому разнообразию популяции (см. главу 7, табл. 46). Следует также подчеркнуть, что зубры Цейского заказника относятся к кавказско-беловежской линии, тогда как зубры Беловежской пуши принадлежат к беловежской линии, существенные различия между которыми уже обсуждались выше. В этой связи, более высокий уровень асимметрии современных вольно живущих беловежцев, вероятно, связан с относительно низким генетическим разнообразием, высоким инбридингом и т. д. Этим же можно объяснить близкие значения показателя асимметрии в этой популяции и у зубров из питомника ОГЗ; у первой повышение асимметрии — следствие высокого инбридинга, у второй — жизни в условиях питомника при более низком инбридинге (напомним, что в ОГЗ разводят только кавказско-беловежских зубров).

У зубров горного подвида показатель асимметрии имеет промежуточное значение между таковыми у двух других вольных популяций, отличия от каждой из них статистически незначимы. К сожалению, данных для оценки коэффициента инбридинга в этой популяции нет, поскольку она стала вольной еще в 1960 г., т. е. раньше, чем остальные популяции. Относительно небольшое количество черепов, сохранившихся в коллекции КГЗ, не позволяет проследить изменение показателей асимметрии во времени и охарактеризовать на этом основании процессы, идущие в этой популяции. Однако имеющиеся данные позволяют заключить, что по уровню стабильности развития горные зубры сопоставимы с животными из других вольных популяций и значительно и достоверно превосходят любую из популяций питомников.

Как отмечено выше, внутривыборочные сравнения показателей асимметрии у самок и самцов, а также у молодых и взрослых животных не выявили достоверных различий. Исключение составляет выборка из ОГЗ. Она включает большую долю черепов новорожденных (21 экз.), которые отличаются от взрослых значимо более низким уровнем асимметрии (табл. 28). Отличия от животных, проживших от семи дней до года, также велики по величине, но не значимы статистически (вероятно, из-за малого объема выборки — всего 8 экз.). Этот результат выглядит неожиданным, поскольку можно было ожидать, что животные, умершие при рождении или в возрасте 1—2 дня, по крайней мере отчасти, погибли из-за нарушения стабильности развития, что должно быть связано с более высокой, а не более низкой асимметрией. Полученный результат можно объяснить тем, что у новорожденных не полностью регистрируется весь комплекс исследуемых отверстий, часть из них отчетливо проявляется лишь у животных старшего возраста; при меньшем

количестве отверстий меньше и асимметрия. Действительно, сравнение суммарного среднего количества отверстий на всех исследуемых участках черепа у новорожденных и взрослых зубров ОГЗ выявило статистически значимые различия: средние значения составили соответственно 25,4 и 31,9 отверстий на особь. Таким образом, низкий уровень асимметрии в черепах новорожденных может объясняться неполным развитием изучаемых признаков (или неполной регистрацией их исследователями). Поэтому они были исключены из межпопуляционных сравнений.

Таблица 28

Среднее на особь количество асимметрично проявляющихся признаков у зубров разного индивидуального возраста из ОГЗ

Возрастная группа	<i>n</i>	<i>Af ± m</i>
Старше 1 года	46	8.20 ± 0.41*
От 7 дней до 1 года	8	8.70 ± 1.01
0—2 дня	21	6.60 ± 0.45*

* различия достоверны, $p < 0,05$

Изменения асимметрии во времени исследованы путем сравнения животных одной и той же популяции, различающихся по времени рождения. Две относительно многочисленные выборки (табл. 27, №№ 3 и 7) были разделены на две части в соответствии с годами рождения, которые для ОГЗ известны из регистрационных книг (ЕВРВ), а для Беловежской пуши были оценены на основании даты поступления в коллекцию и оценки индивидуального возраста (табл. 29).

Таблица 29

Изменение среднего на особь количества асимметрично проявляющихся признаков

Дата рождения	<i>N</i>	<i>Af ± m</i>	<i>DM ± m</i>
Беловежская пуца			
1832—1902	63	5.75 ± 0.25	0.92 ± 0.39*
1904—1917	65	6.67 ± 0.30	
Кавказско-беловежская линия (ОГЗ)			
1956—1975	37	7.56 ± 0.48	0.94 ± 0.67
1976—1996	29	8.50 ± 0.47	

* различия достоверны, $p < 0.05$

Для зубров Беловежской пуши выявлено достоверное увеличение асимметрии во времени. Это можно объяснить интенсификацией дестабилизирующих воздействий на популяцию. Отметим, что даже в более ранней подвыборке (1832—1902 г. р.) уровень асимметрии превосходит таковой у зубров кавказского подвида (различия достоверны, $p < 0,05$), что согласуется с существенным ухудшением условий существования в беловежской популяции уже во второй половине XIX века.

В ОГЗ явно прослеживается тенденция роста асимметрии во времени, хотя различия между более ранней и более поздней подвыборкой не достигают статистически значимого уровня. Однако, в отличие от предыдущего случая, причина роста асимметрии, по-видимому, состоит не в ухудшении условий обитания, а в постепенном нарастании инбридинга.

Как отмечено выше, асимметрия черепа зубров была независимо изучена Барановым и соавторами (Baranov et al., 1997) с использованием того же набора признаков (рис. 19). Материал включал 150 черепов из следующих популяций:

(1) зубры кавказско-беловежской линии из зубропитомника ОГЗ (29 экз., собранных Е.Г. Киселевой);

(2) зубры беловежской линии (*B. b. bonasus*) из польской части Беловежской пуши, собранные в 1970—1986 гг. (34 экз. из коллекции Териологического института Польской АН — (Mammal Research Institute PAS) и 1987—1988 г. (29 экз., хранятся там же);

(3) зубры плесской линии (*B. b. bonasus*), длительное время разводившиеся «в себе» в Пшинском питомнике (Польша); (29 экз. из музея зубра при каф. Анатомии животных Варшавского сельскохозяйственного университета — *European bison Museum at the Department of Animal Anatomy, Warsaw Agricultural University*).

Первая из перечисленных выборок является частью выборки № 7, исследованной Раутиан и соавторами (1997, 1998), что позволяет сопоставить оценки асимметрии, получаемые разными группами исследователей. Вторая и третья выборки представляют данные по зубрам польской части Беловежской пуши и по плесской линии разведения, которые не были исследованы в упомянутых работах Раутиан и соавторов. Материалы обеих групп исследователей, взятые вместе, охватывают практически все разнообразие форм зубров современности и недавнего прошлого.

Баранов с соавторами (Baranov et al., 1997) оценивали флуктуирующую асимметрию не только по среднему на особь количеству признаков с билатерально асимметричным проявлением (Af), но также по величине дисперсии для значений разностей в проявлении каждого признака на левой и правой сторонах ($l - r$) и их величине, деленной на сумму значений признаков на каждой из сторон $(l - r) / (l + r)$. В качестве показателя общего фенотипического разнообразия по исследуемым признакам использована дисперсия значений $(l + r)$. Межвыборочные сравнения показателей асимметрии проводились с помощью t -критерия Стьюдента, непараметрического критерия знаков и критерия Фридмана (Sokal, Rohlf, 1981).

Две части выборки из Беловежской пуши (собранные в 1970—1986 и в 1987—1988) статистически незначимо отличались друг от друга как по среднему в расчете на особь количеству асимметрично проявляющихся признаков, так и по значениям дисперсии асимметрии для $(l - r)$ и для $(l - r) / (l + r)$; поэтому при дальнейшем анализе они были объединены.

Результаты оценки асимметрии в трех перечисленных выборках приведены в табл. 30. По всем использованным показателям асимметрии кавказско-беловежские зубры из ОГЗ отличаются от двух других выборок более низкой асимметрией, а зубры плесской линии — более высокой (различия во всех возможных попарных сравнениях статистически значимы).

Таблица 30

Обобщенные оценки асимметрии (Af , A , B) и фенотипического разнообразия (C) в трех выборках зубров: ($Af \pm m$) среднее на особь количество признаков с билатерально асимметричным проявлением и стандартная ошибка его оценки, (A) сумма рангов для дисперсии $(l - r)$, (B) сумма рангов для дисперсии $(l - r) / (l + r)$ и (C) сумма рангов для дисперсии $(l + r)$ (по Baranov et al., 1997)

Популяция	$Af \pm m$	A	B	C
Кавказско-беловежская (ОГЗ)	6.31±0.61	30	34.5	38
Беловежская (1970—1988)	10.46±0.37	53	53	50.5
Плесская	11.78±0.52	67	62.5	61.5

Обсуждая полученные результаты, Баранов и соавторы (Baranov et al., 1997, p. 83) объясняют различия по асимметрии различиями по устойчивости развития, вызванными, скорее всего, генетическими причинами — нарастанием гомозиготности в ряду кавказско-беловежская—беловежская—плесская линии разведения. Однако авторы ошибочно утверждают со ссылкой на З. Пуцка и соавторов (Pucek et al., 1996), что снижение стабильности развития зубров из Беловежской пуши не повлекло за собой изменений жизнеспособности (Baranov et al., 1997, p. 84). Как отмечено выше, беловежские зубры значительно и достоверно отличаются от кавказско-беловежских не только обеднением генетического разнообразия, но и повышением перинатальной смертности (Белоусова, 1993), увеличением возраста первого отела (Корочкина, 1971), снижением плодовитости (Белоусова, 1993) и рядом других негативных характеристик.

Сравнение результатов, полученных разными группами исследователей (табл. 27 и 30), показывает совпадение основных выводов при количественном расхождении оценок асимметрии. Действительно, в исследованиях обеих групп показано, что с ростом

инбридинга (при прочих равных условиях) возрастает и асимметрия зубров и что показатели асимметрии для популяций кавказско-беловежской линии разведения значимо ниже, чем для популяций беловежской линии (кроме кавказско-беловежских зубров из ПТЗ — см. выше). Однако среднее на особь количество асимметрично проявляющихся признаков в выборке из ОГЗ по-разному оценено разными исследователями: Раутиан и соавторы получили значение 8,20, тогда как Баранов и соавторы — 6,31. Отмеченное различие оценок может отчасти объясняться различиями самих выборок: в первом случае были исследованы все 75 черепов, хранившихся в то время в коллекции ОГЗ (из них 46 взрослых), во втором — 29. Однако нам представляется более вероятной другая причина — различия между исследователями по регистрации наличия и отсутствия отверстий (и их асимметрии). Так, выше мы отмечали, что занижение уровня асимметрии у новорожденных, вероятно, связано с неполным развитием отверстий (их мелкими размерами), так что часть из них отчетливо проявляется лишь у животных старшего возраста; при меньшем количестве отверстий меньше и асимметрия (табл. 28). Возможно, Раутиан и коллеги фиксировали отверстия более широкого размерного диапазона, чем Баранов и коллеги, что привело к более высокому значению показателя асимметрии.

Если принять эту интерпретацию, то при совместном обсуждении результатов разных групп исследователей, показатели, полученные Барановым и соавторами, следует рассматривать как «оценку снизу». Во всей совокупности из 13 выборок самое высокое среднее на особь количество асимметрично проявляющихся признаков зарегистрировано у зубров плесской линии из Пшинского питомника (11,78), причем это скорее заниженная, чем завышенная оценка. Этот результат полностью согласуется с представлениями о сильном дестабилизирующем эффекте близкородственного скрещивания, поскольку, как отмечено выше, эта популяция характеризуется наиболее высоким коэффициентом инбридинга и проявлением инбредной депрессии, что заставило отказаться от ее разведения в себе.

В выборке зубров из польской части Беловежской пуши среднее на особь количество асимметрично проявляющихся признаков оценено как 10,46 (табл. 30). Принимая это значение как «оценку снизу», а данные Раутиан и соавторов как «оценки сверху», можно считать, что по уровню асимметрии (дестабилизации развития) обсуждаемая популяция сравнима с зубрами из питомника ПТЗ (11,4), но значительно превосходит зубров из вольной популяции белорусской части Беловежской пуши (7,81). К сожалению, Баранов и соавторы (Baranov et al., 1997) не указывают, происходит ли исследованная ими выборка из питомника или из вольной популяции. В первом случае мы могли бы констатировать приблизительно одинаковое состояние популяций беловежской линии в питомнике Польши и в ПТЗ, тогда как во втором — значительно лучшие условия существования зубров в белорусской части Беловежской пуши в 1980—1999 по сравнению с таковыми в польской части в 1970—1988. Последнее представляется крайне маловероятным.

Помимо показателей асимметрии Баранов и соавторы (Baranov et al., 1997) получили оценки суммарной фенотипической изменчивости исследованных признаков, определенной как дисперсия для суммарного числа отверстий на левой и правой стороне черепа ($l + r$). Оказалось, что «более высокое фенотипическое разнообразие в беловежской популяции, по сравнению с кавказско-беловежской, сопровождается увеличением флуктуирующей асимметрии. Таким образом, увеличенное фенотипическое разнообразие беловежской популяции обусловлено не генетическим разнообразием (в действительности последнее снижено), а увеличенным шумом развития» (Baranov et al., 1997, p. 83).

Этот вывод согласуется с данными по изменчивости комплекса краниометрических признаков зубров: отмечено, что у беловежских зубров, родившихся и проживших всю жизнь в питомнике, размах изменчивости значительно шире, чем в других изученных популяциях (плесская популяция не была исследована) (Пузаченко и др., 1999).

Заключение

Изучение асимметрии по признакам черепа в популяциях зубров показало:

1. Популяции зубров значительно отличаются друг от друга по уровню асимметрии, что, вероятно, отражает различия в состоянии изученных популяций (стабильности индивидуального развития составляющих их животных).

2. Показатели асимметрии черепа зубров связаны с генетической структурой популяций (уровень полиморфизма, инбридинг, витальные характеристики) и с условиями существования.

3. Одним из существенных факторов, отрицательно влияющих на устойчивость индивидуального развития, является содержание в неволе (в зубропитомниках). Вольно живущие зубры отличаются достоверно более низкими показателями асимметрии. Одной из причин этого может быть естественный отбор, действующий в вольных популяциях и направленный на повышение устойчивости всех существенных параметров животных. Другая возможная причина — более высокие темпы роста животных в питомниках, делающие их развитие более уязвимым для разного рода дестабилизирующих факторов.

4. Стабильность развития зубров падает в ряду *B. b. caucasicus* — «старые» *B. b. bonasus* (XIX и начало XX века) и современные вольно живущие зубры кавказско-беловежской линии (Цейский заказник) — *B. b. montanus* — современные вольные зубры Беловежской пуши (Беларусь) — кавказско-беловежские зубры питомника ОГЗ — зубры питомников ПТЗ (кавказско-беловежская и беловежская линии разведения) и польской части Беловежской пуши — зубры Пшинского питомника (плесской линии). Современные животные беловежской линии разведения, при прочих равных условиях, уступают кавказско-беловежским зубрам по стабильности развития (как в условиях питомника, так и в вольных популяциях). Состояние популяции плесских зубров существенно хуже, чем всех остальных. Горные зубры недостоверно отличаются по показателю асимметрии от других вольных популяций; их состояние можно оценить как вполне удовлетворительное.

5. При возрастании асимметрии (снижении стабильности развития) возрастает размах фенотипической изменчивости популяции (в частности, на фоне снижения генетического разнообразия).

Флуктуирующая асимметрия по признакам черепа у гибридов между зубрами и крупным рогатым скотом

Хорошо известна способность зубров образовывать межвидовые и даже межродовые гибриды¹. При скрещивании зубра с американским бизоном появляются жизнеспособные и полностью плодовитые гибриды. Возможна гибридизация и с крупным рогатым скотом, *Bos taurus* (КРС), с получением вполне жизнеспособных животных обоего пола, однако, плодовиты только зуброкоровы самки, а самцы стерильны. В исследованиях М. Красинской (Krašińska, 1969, 1971a, 1971b, 1979) стерильность самцов сохраняется по крайней мере в трех последующих генерациях гибридов от возвратного скрещивания с крупным рогатым скотом.

А.С. Баранов и В.М. Захаров (Baranov, Zakharov, 1997) изучали асимметрию черепа у зубров, крупного рогатого скота и гибридов между ними для получения оценок стабильности онтогенетического развития этих форм.

Материал включал черепа зубров, крупного рогатого скота (КРС) и гибридов между ними, хранящиеся в Териологическом институте Польской АН (Беловежа) и на кафедре Анатомии животных Варшавского сельскохозяйственного университета.

Родительские формы охарактеризованы на основе 34 черепов зубров и 13 черепов КРС черно-пестрой породы. Гибриды были представлены семью гибридами первого поколения (F1) и тремя поколениями гибридов от возвратного скрещивания зуброкоров с КРС — n (B1) = 25, n (B2) = 17, n (B3) = 5.

Флуктуирующая асимметрия (дестабилизация онтогенетического развития) была оценена на основе количества отверстий для прохождения нервов и сосудов на 25 участках черепа, т. е. того же набора качественных признаков, который был использован для оценки асимметрии в разных популяциях зубров (рис. 19). Для каждого участка различие между правой и левой стороной по количеству отверстий ($l - r$) $\neq 0$ рассматривалось как асимметричное состояние признака.

¹Первые гибриды были получены Валицким при скрещивании беловежского зубра со скотом еще в 1848 г. (Карцов, 1903). Русским исследователям принадлежит и приоритет получения гибридов зубра с бизоном (зубробизоном), сыгравших столь важную роль при создании современных зубров Северо-Западного Кавказа (*B. bonasus montanus*).

Проверка показала отсутствие направленной асимметрии или антисимметрии в проявлении признаков. Поэтому различия между левой и правой сторонами черепа по количеству отверстий в пределах каждого участка ($l - r$) рассматривались как флуктуирующая асимметрия. В качестве популяционного показателя дестабилизации онтогенетического развития использовано среднее на особь количество признаков с асимметричным проявлением (Af). Данные по самцам и самкам из одной выборки были объединены, поскольку предварительный анализ показал отсутствие достоверных половых различий. Применение однофакторного дисперсионного анализа показало, что различия между разными формами гибридов недостоверны; поэтому в сравнениях с родительскими видами использована объединенная выборка, включающая гибриды всех форм ($n = 54$). Межвыборочные сравнения показателя асимметрии проводились с помощью t -критерия Стьюдента (Sokal, Rohlf, 1981).

Сравнение выборок родительских видов (табл. 31) выявило более высокую асимметрию зубров по сравнению с КРС, различия статистически достоверны ($t = 2,97$, $df = 45$, $p < 0,01$). У гибридов показатель асимметрии достоверно ниже, чем у зубров ($t = 4,2$, $df = 86$, $p < 0,001$) и близок к таковому у КРС. Это отражает большую стабильность развития гибридов по сравнению с одной из родительских форм (зубром).

Таблица 31

Среднее на особь количество асимметрично проявляющихся признаков (Af) у зубров (*Bison bonasus*) из польской части Беловежской пуши, крупного рогатого скота (*Bos taurus*), первого поколения гибридов между ними (F1) и трех поколений бэкриссов (B1—B3) на *B. taurus* (потомков от возвратного скрещивания гибридных коров с быками *B. taurus*) (по Baranov, Zakharov, 1997)

Возрастная группа	n	$Af \pm m$
Беловежские зубры	34	10.62±0.43
F1	7	9.29±1.41
B1	25	8.48±0.46
B2	17	7.47±0.51
B3	5	9.00±0.95
Гибриды суммарно	54	8.31±0.34
Крупный рогатый скот	67	8.54±0.55

Баранов и Захаров (Baranov, Zakharov, 1997) рассматривают три варианта, которые теоретически возможны при гибридизации:

а) Гибридизация генетически родственных форм, характеризующихся высокой стабильностью развития, не приведет к снижению стабильности развития гибридов, поскольку генетическая коадаптация не будет нарушена.

б) Гибридизация генетически родственных форм, характеризующихся низкой стабильностью развития, вызванной низкой гетерозиготностью, приведет к увеличению стабильности развития гибридов благодаря повышению гетерозиготности и устранению инбредной депрессии.

в) Гибридизация генетически отдаленных форм приведет к снижению стабильности развития гибридов из-за нарушения генетической коадаптации.

В рассматриваемом случае родительские формы характеризуются разным уровнем стабильности развития. Высокая асимметрия у зубров беловежской пуши предполагает пониженную устойчивость развития, которая, вероятно, обусловлена высокой гомозиготностью (Olech, 1987, 1989). Поскольку гибридные самцы зубробыки стерильны, можно было бы ожидать снижения стабильности развития у гибридов. Однако отсутствие роста асимметрии у гибридов (что свидетельствовало бы о нарушении генетической коадаптации) свидетельствует о сходстве геномов родительских видов. Стерильность гибридных самцов, вероятно, обусловлена локальными генетическими различиями, а не различием геномов в целом. Аналогичная картина была выявлена для видов-близнецов рода *Drosophila*: у родительских форм и стерильных гибридов между ними уровень стабильности развития был приблизительно одинаков (Wallace, 1953; Gupta, 1978; Markow, Ricker, 1991).

Увеличение стабильности развития у гибридов зубров и КРС по сравнению с зубрами Беловежской пуши является дополнительным подтверждением того, что у последних стабильность развития снижена в результате повышенной гомозиготности. Устранение инбредной депрессии, в данном случае, имеет более сильное воздействие на состояние организма, чем последствия снижения геномной коадаптации у гибридов. Аналогичная картина была выявлена в гибридной зоне *Mus musculus* (Alibert et al., 1994).

Таким образом, изучение асимметрии у гибридов между зубрами Беловежской пуши и крупным рогатом скотом дало дополнительное подтверждение снижения стабильности развития у зубров, а также показало высокую генетическую близость зубров и КРС, т. к. у гибридов между ними не проявлялось нарушение генетической коадаптации.

Глава 6. НАРУШЕНИЕ ПОЛОЖЕНИЯ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ В НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ ЗУБРОВ

Хорошо известна важная роль зубной системы в жизни млекопитающих, в особенности копытных, поэтому очевиден aberrантный характер любых ее нарушений. Для нескольких выборок из современных и исчезнувших популяций зубров было исследовано нарушение положения щечных зубов в нижней челюсти как параметр, отражающий состояние популяций и не зависящий непосредственно от уровня асимметрии черепа (Раутиан и др., 1998). Впоследствии были получены дополнительные данные для трех современных вольно живущих популяций. В настоящей главе рассмотрены результаты сравнительного анализа всех имеющихся данных по положению щечных зубов в нижней челюсти зубров.

Материал включает выборки нижних челюстей взрослых животных из следующих популяций:

(1) кавказские зубры (*Bison bonasus caucasicus*), добытые в 1886—1912 гг. на Кавказе в районе Великокняжеской Кубанской охоты, ныне — Кавказский государственный природный биосферный заповедник (КГЗ) и прилежащие территории — 9 экз. из коллекции ЗИН РАН;

(2) беловежские зубры (*B. b. bonasus*) из Беловежской пуши, добытые в 1842—1917 гг. (50 экз. из коллекций ЗИН РАН и Зоомузея МГУ);

(3) зубры беловежской линии, жившие в Центральном зубропитомнике Приокско-Тerrasного заповедника (ПТЗ) в 1946—1995 гг. (19 экз., Зоомузей МГУ);

(4) зубры кавказско-беловежской линии, жившие в зубропитомнике ПТЗ в 1946—1995 гг. (24 экз., Зоомузей МГУ);

(5) зубры кавказско-беловежской линии, жившие в зубропитомнике Окского заповедника (ОГЗ) в 1956—1996 гг. (34 экз., коллекция ОГЗ, коллектор Е.Г. Киселева);

(6) беловежские зубры (*B. b. bonasus*) из современной (1980—1999) вольной популяции Беловежской пуши, Беларусь (29 экз., коллекция Национального парка, Беловежская пуша, коллектор А.Н. Буневич);

(7) кавказско-беловежские зубры, жившие в 1964—1998 гг. в Цейском государственном охотничьем заказнике в Северной Осетии (21 экз., коллекция Северо-Осетинского заповедника);

(8) горные зубры (*B. b. montanus*), жившие в 1968—1994 гг. в КГЗ (28 экз. из Национального музея Республики Адыгея и коллекции КГЗ);

(9) американские бизоны (*Bison bison*), жившие в питомниках и зоопарках России (20 экз., коллекции ЗИН РАН и Зоомузея МГУ) — использованы для сравнения.

Нарушения положения щечных зубов (смещение относительно зубного ряда) оценено для каждого постоянного премоляра и первого моляра (P_2 — P_4 и M_1) в баллах от 0 (зуб не выходит из ряда) до 4 баллов (зуб выходит из ряда более чем на 1,5—2 собственные ширины) на обеих половинах нижних челюстей. Каждая особь представлена пятью значениями: полусуммой баллов для левой и правой стороны по каждому зубу и суммарным баллом по четырем зубам. В качестве популяционных показателей смещения

зубов использованы средневыборочные значения для каждого зуба и их сумма. Достоверность попарных различий между выборками оценена для каждого показателя с помощью *t*-критерия. Поскольку общее количество полученных оценок велико, обсуждаются только различия, превосходящие 0,01 порог значимости.

Средневыборочные значения показателей смещения зубов нижней челюсти относительно зубного ряда и стандартные статистические ошибки их оценки представлены в табл. 32. Во всех выборках P_4 и M_1 характеризуются небольшими показателями смещения; различия между выборками по этим параметрам статистически недостоверны во всех возможных вариантах попарных сравнений. В этой связи, далее мы обсуждаем только данные по первым двум премолярам (P_2 и P_3) и по суммарному показателю для всех четырех зубов. Как ни удивительно, значения этих параметров высоки в большей части исследованных популяций, что, вероятно, свидетельствует об их неблагополучии.

Наименьшие нарушения положения зубов наблюдаются у зубров кавказского подвида (табл. 32). Они статистически достоверно отличаются от всех остальных, кроме современных горных зубров, по суммарному показателю смещения зубов и от значительной части выборок по показателям для P_2 и P_3 (табл. 33). Наибольшие нарушения положения зубов наблюдаются в обеих выборках зубров из ПТЗ. Это можно связать с общей дестабилизацией их развития в результате жизни в условиях питомника и снижения давления естественного отбора, однако, такое предположение не объясняет неожиданно высокие показатели смещения зубов у животных из Беловежской пуши, живших одновременно с изученными кавказскими зубрами. Действительно, беловежские зубры прошлого (выборка № 2) практически не отличаются по обсуждаемым параметрам от выборок из питомников ПТЗ и ОГЗ (различия не значимы статистически).

Вероятно, уже в XIX и начале XX в. условия существования зубров в Беловежской пуше были далеки от оптимальных. Так, во второй половине XIX века отмечено резкое ухудшением естественных пастбищ, истребление лесного подроста и нарушение естественного возобновления леса из-за перенаселения угодий копытными, которых специально привозили сюда для увеличения поголовья охотничье-промысловых видов (Карцов, 1903; Врублевский, 1912). Хроническое голодание животных приводило к сокращению плодовитости, понижению сопротивляемости к заболеваниям, повышению смертности и т. д. Определенную роль могло играть также изменение направления естественного отбора, при котором вероятность выживания была слабо связана с совершенством индивидуальных адаптаций животных, а зависела от случайных факторов и от человека. Такое положение могло стать мощным фактором дестабилизации развития и привести как к повышению асимметрии по признакам черепа (см. главу 5), так и к увеличению нарушений в зубной системе по сравнению с таковыми в оптимальных условиях существования.

Внутренней предпосылкой для развития нарушений зубной системы, вероятно, явилось общее уменьшение размеров зубров и, в частности, нижней челюсти на поздних этапах эволюции рода *Bison*, а также существенное преобразование челюстного аппарата в связи с изменением пищевых адаптаций (Громова, 1935; Флеров, 1979; см. главу 1). При этом могли нарушаться координации при развитии нижней челюсти, ослабевать связи между скоростями преобразования нижнечелюстной кости (*os dentale*) и зубов. Аналогичное явление (краудинг) отмечено для человека и нередко связывается с грацилизацией его нижней челюсти на поздних этапах эволюции (Зубов, Халдеева, 1993). Быстрые эволюционные преобразования (темпы которых крайне высоки как у человека, так и у бизонов) не могут являться непосредственной причиной нарушения каких-либо существенных характеристик организма, однако, они приводят к снижению устойчивости взаимосвязей органов в процессе роста и развития. Возможно, именно по этой причине зубной ряд стал «слабым звеном» в организации зубра и оказался чувствительным к воздействию дестабилизирующих факторов.

Таким образом, по уровню воздействия на зубную систему зубров неблагоприятные условия существования в Беловежской пуше XIX и начала XX века были сравнимы с последствиями высокого инбридинга и существования в питомниках.

Для сравнения в табл. 32 и 33 приведены данные по американским бизонам (выборка № 9), которые содержались в питомниках и зоопарках России в течение ряда поколений и, как и зубры, подвергались близкородственному скрещиванию. Можно ви-

дет, что для них показатели смещения зубов сравнимы с таковыми для зубов из питомников. Таким образом, у разных видов рода *Bison* неволя и высокий инбридинг приводят к близким последствиям в отношении состояния зубной системы.

В современных вольных популяциях зубов (выборки №№ 6—8) значения показателей смещения зубов ниже, чем в выборках из зубропитомников и у «старых» беловежцев (выборка № 2), но выше, чем у зубов кавказского подвида. Статистически достоверные различия наблюдаются не по всем показателям (табл. 33), но общая тенденция отчетливо видна по значениям суммарного балла для четырех зубов. Среди всех современных популяций наименьшие нарушения положения зубов отмечены у горных зубров (выборка № 8), они статистически недостоверно отличаются от выборки кавказского подвида по всем трем показателям и по большинству показателей достоверно отличаются от выборок из питомников и «старых» беловежцев. Несколько более высокие показатели характеризуют кавказско-беловежских зубров из Цейского заказника (Центральный Кавказ) и современных беловежских зубров Беловежской пуши (Беларусь), однако их отличия достигают статистически значимых величин лишь по некоторым показателям.

Таблица 32

Смещение щечных зубов нижней челюсти относительно зубного ряда (в баллах)

N	Популяция	n	Зубы (премоляры и моляр 1)				
			P ₂	P ₃	P ₄	M ₁	Сумма P ₂ -M ₁
			X ± m	X ± m	X ± m	X ± m	X ± m
1	<i>B. b. caucasicus</i> (1886—1912)	9	0.28 ± 0.15	0.11 ± 0.11	0.0	0.0	0.39 ± 0.19
2	<i>B. b. bonasus</i> (1842—1917)	50	0.94 ± 0.15	0.90 ± 0.21	0.10 ± 0.08	0.02 ± 0.02	1.96 ± 0.27
3	<i>B. b. bonasus</i> (1946—1995)	19	0.91 ± 0.20	1.06 ± 0.27	0.26 ± 0.21	0.06 ± 0.06	2.30 ± 0.41
4	<i>B. b. bonasus</i> (1946—1995)	24	0.95 ± 0.15	1.02 ± 0.17	0.19 ± 0.10	0.03 ± 0.03	2.18 ± 0.25
5	<i>B. b. bonasus</i> (1956—1996)	34	0.74 ± 0.11	0.81 ± 0.16	0.18 ± 0.09	0.02 ± 0.05	1.75 ± 0.23
6	<i>B. b. bonasus</i> (1980—1999)	29	0.39 ± 0.15	1.01 ± 0.20	0.08 ± 0.05	0.03 ± 0.05	1.48 ± 0.25
7	<i>B. b. bonasus</i> (1964—1998)	21	0.60 ± 0.16	0.71 ± 0.21	0.18 ± 0.10	0.06 ± 0.05	1.55 ± 0.28
8	<i>B. b. montanus</i> (1968—1994)	28	0.28 ± 0.12	0.36 ± 0.17	0.07 ± 0.04	0.03 ± 0.06	0.74 ± 0.22
9	Бизон (<i>B. bison</i>)	20	1.16 ± 0.29	0.50 ± 0.17	0.12 ± 0.06	0.03 ± 0.06	1.81 ± 0.34

Примечание. Номера выборок соответствуют указанным при характеристике исследованного материала; n — объем выборки, X ± m — средний балл смещения зубов из ряда и стандартная ошибка его оценки

Таблица 33

Значимость различий между выборками из популяций зубров по смещению щечных зубов нижней челюсти относительно зубного ряда: для P₂ и P₃ — над диагональю и для суммы по P₂-M₁ — под диагональю

N	Популяция	n	Значимость попарных межвыборочных различий															
			1	2	3	4	5	6	7	8	9							
			P ₂ P ₃	P ₂ P ₃	P ₂ P ₃	P ₂ P ₃	P ₂ P ₃	P ₂ P ₃	P ₂ P ₃	P ₂ P ₃	P ₂ P ₃	P ₂ P ₃						
1	<i>B. b. caucasicus</i> (1886—1912)	9	/////	+	+	-	+	*	-	*	-	*	-	-	-	-	+	-
2	<i>B. b. bonasus</i> (1842—1917)	50	*	/////	-	-	-	-	-	+	-	-	-	*	-	-	-	-
3	<i>B. b. bonasus</i> (1946—1995)	19	*	-	/////	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
4	<i>B. b. bonasus</i> (1946—1995)	24	*	-	-	/////	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-
5	<i>B. b. bonasus</i> (1956—1996)	34	*	-	-	-	/////	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
6	<i>B. b. bonasus</i> (1980—1999)	29	+	-	-	-	-	/////	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	<i>B. b. bonasus</i> (1964—1998)	21	+	-	-	-	-	-	/////	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	<i>B. b. montanus</i> (1968—1994)	28	-	*	+	*	+	-	-	-	/////	+	-	-	-	-	-	-
9	Бизон (<i>B. bison</i>)	20	*	-	-	-	-	-	-	-	-	+	/////	-	-	-	-	-

Примечание: (+) p < 0,01, (*) p < 0,001, (-) различия не достигают 0,01 порога значимости.

Таким образом, можно констатировать лучшее состояние зубной системы в современных вольных популяциях (в особенности в популяции горных зубров, выпущенных на волю раньше остальных) по сравнению с таковым в зубропитомниках. Нарушение положения зубов нарастает в ряду *B. b. caucasicus* — *B. b. montanus* — современные вольно живущие зубры (Цейский заказник и Беловежская пушча) — зубры питомника ОГЗ — «старые» *B. b. bonasus* (XIX и начало XX века) — зубры питомника ПТЗ (кавказско-беловежская и беловежская линии разведения). Обращает на себя внимание сходство между этой последовательностью и последовательностью популяций, в которой растет асимметрия по признакам черепа (см. табл. 27, глава 5). Коэффициент линейной корреляции между показателем асимметрии и суммарным баллом по четырем зубам, рассчитанный для восьми популяций зубров, оказался 0,99 ($p < 0,01$). Тесная связь между этими показателями, по-видимому, объясняется тем, что и тот, и другой отражают общую устойчивость онтогенетического развития животных, и, следовательно, каждый из них дает интегральную характеристику состояния популяций. Достоинством исследования зубной системы является возможность его проведения на живых зубрах (по крайней мере потенциально); недостаток этого подхода — относительно низкий порог реагирования на дестабилизирующие факторы.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЗУБРОВ

В последние годы большое внимание уделяется вопросам поддержания генетического разнообразия видов, находящихся на грани исчезновения. Уровень изменчивости популяций наряду с эффективной численностью представляет собой важную популяционную характеристику, тесно связанную с жизнеспособностью, устойчивостью к разного рода негативным воздействиям и возможностью долгосрочного существования в разных экологических условиях (Шмальгаузен, 1968; Nevo et al., 1985; O'Brien, Evermann, 1988; Parsons, 1989; Ferguson, Drahuschak, 1990; Sandlung et al., 1992; etc.).

Оценка состояния генофонда вида и отдельных его стад крайне важна для зубра, все современные представители которого происходят от считанного числа основателей (см. главу 2), находятся в тесном кровном родстве и характеризуются крайне высоким коэффициентом инбридинга, варьирующим в отдельных стадах беловежской и кавказско-беловежской линий разведения от 0,17 до 0,39 (Olech, 1989). В этой связи можно ожидать значительного снижения генетического разнообразия современных зубров по сравнению с их предками, жившими в конце XIX и начале XX вв.

Снижению генетического разнообразия, помимо малочисленности родоначальников современных зубров, способствует также тот факт, что на протяжении всей истории восстановления вида под контролем человека, зубры существовали в изолированных малочисленных группах в зубропитомниках, зоопарках и, позже, в небольших вольных стадах (ЕВРВ, 1947—1998). По оценкам М.Е. Сулея (Soulé, 1980) для кратковременного выживания популяции ее эффективная численность должна составлять не менее 50 особей, что соответствует размеру популяции в 150 зубров. Для сохранения долгосрочной приспособленности минимальная эффективная численность должна составлять около 500 особей, что соответствует популяции около 1500 голов. В недавнем прошлом из всех популяций лишь горные зубры насчитывали 1400 голов, т. е. приближались к численности, необходимой для долгосрочного выживания. Однако в настоящее время их численность упала до 400 голов (см. главы 2 и 9). Рубеж 150 голов достигнут в двух популяциях Беловежской пуши (белорусской и польской) и в Цуманском охотхозяйстве (Украина). Еще недавно в этот список входили зубры Северо-Осетинского заповедника (Центральный Кавказ, Россия), насчитывавшие 230—270 голов (см. главу 9, табл. 53), однако, в последние годы их численность резко сократилась, и в настоящее время они находятся на грани полного истребления.

Для преодоления негативных последствий разобщенности отдельных стад необходимо организовать регулярный обмен генетическим материалом (т. е. обмен животными или криоконсервированными половыми продуктами), что аналогично переходу зубров к существованию в форме частично изолированных популяций. Однако этому препятствуют технические транспортные трудности и содержание наиболее генотипически различающихся животных на территории разных стран и в собственности разных ведомств.

Важным субъективным фактором является недооценка масштабов потери генетического разнообразия и важности его сохранения. Подход к восстановлению зубров, направленный исключительно на наращивание численности животных, был характерен для работы зуброводов вплоть до настоящего времени. В результате этого вся совокупность современных вольно живущих зубров беловежской и кавказско-беловежской линий разведения сохранила лишь около 40% исходного генофонда 12 животных-основателей, причем каждое отдельное стадо несет лишь часть этого генетического пула (Белусова, 1999). Для современных горных зубров (*Bison bonasus montanus*) аналогичные количественные оценки, к сожалению, не проводились, но можно предполагать для них значительно меньшие генетические потери, поскольку они происходят от большего числа основателей и существуют в форме большой естественной популяции.

Таким образом, низкая суммарная численность вида, низкая и крайне низкая численность вольных стад и, как следствие этого, потеря генетического разнообразия становятся ключевыми проблемами в решении задачи долговременного сохранения зубра. Это определяет важность разносторонней генетической характеристики этого вида не только для задач частной генетики, оценки внутривидовой генетической дифференци-

ации и положения по отношению к другим формам быков, но и для решения практических задач разработки программ по сохранению генофонда зубра, а также для развития теоретических представлений о генетических процессах, протекающих в малых изолированных популяциях.

Генетические исследования зубров были начаты только в последние десятилетия и не включали данных по аборигенному кавказскому подвиду (*B. bonasus caucasicus*), полностью истребленному еще в 1927 г. По зубрам, населяющим Кавказ в настоящее время, материалы для генетических исследований были получены только из популяции горных зубров Кавказского заповедника (*B. b. montanus*) и смешанной кавказско-беловежско-горной популяции Нальчикского охотхозяйства, обычно относимой к горной линии разведения, но не включенной в подвид *B. b. montanus* (Раутиан и др., 2000б).

Ниже рассмотрены результаты генетических исследований этих выборок в сравнении с данными по беловежским и кавказско-беловежским зубрам с территории бывшего СССР и Польши, а также, когда это возможно, с другими видами трибы быков. Имеющийся материал разделен на две части: данные по генетическому разнообразию, дифференциации и динамике генетического разнообразия зубров (глава 7) и их родственные отношения с другими представителями трибы быков (глава 8).

Глава 7. ВНУТРИВИДОВАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА BISON BONASUS

Полиморфизм зубров был исследован по широкому спектру генетических маркеров, включая ферменты и неферментные белки, эритроцитарные антигены, паттерны фингерпринтов, ДНК-полиморфизм по локусам каппа-казеина и главного комплекса гистосовместимости, а также на основе анализа родословных и генетико-демографических параметров. Данные по полиморфизму ДНК получены на небольших выборках, не включающих зубров с территории Кавказа или включающих одну-две особи (Рысков и др., 1993; Удина и др., 1994, 1995; Сипко и др., 1994; Burzynska, Topczewski, 1995; Сулимова и др., 1996; Смирнов и др., 1996; Семенова и др., 1999, 2000; Udina et al., 1994), в связи с чем они не рассматриваются в настоящей главе. Основные результаты работ по остальным перечисленным генетическим характеристикам изложены и проанализированы ниже.

Полиморфизм ферментов и неферментных белков

Белковый полиморфизм современных горных зубров был изучен в выборке из 18 животных методом электрофореза в крахмальном и полиакриламидном геле для 23 белковых систем, предположительно контролируемых 32 локусами (Сипко и др. 1996; Sípko et al., 1997). В этих работах представлены также данные по беловежским и кавказско-беловежским зубрам из питомников и вольных популяций бывшего СССР, полученные теми же методами по тому же набору генетических маркеров. Географическое положение и характеристики популяций, из которых получены эти выборки, представлены в табл. 34 и на рис. 20.

В ряде более ранних работ, выполненных на выборках из польских и российских равнинных стад, был показан мономорфизм зубров по гемоглобину, трансферрину и α -амилазе (Braend, Gasparski, 1967; Gasparski, 1972; Рожков, Рожкова, 1987). Две независимо собранные выборки равнинных зубров из Польши были исследованы по большому набору локусов (Gebczynski, Tomaszewska-Guszkiewicz, 1987; Hartl, Pucek, 1994). Общий список исследованных белковых систем и предположительно¹ контролирующих их локусов приведен в табл. 35. Большинство генетических маркеров оказалось мономорфными, что характерно для изозимного полиморфизма всех видов животных и растений, изученных в этом отношении. В каждой из работ полиморфизм

¹ Ни в одной из работ по генетическим маркерам зубров не было исследовано их наследование, в связи с чем отдельные локусы, контролирующие белки той или иной системы, выделены лишь предположительно как системы полос (пятен) или отдельные полосы с разной электрофоретической подвижностью.

обнаружен по разным наборам локусов (табл. 36–38), что объясняется разными наборами тестированных белковых систем, а в случае одних и тех же систем — разными вариантами методик электрофореза и (или) разными тканями, используемыми в экспериментах. В частности, в работе Сипко и соавторов (Sipko et al., 1997) многие неферментные белки сыворотки крови оказались полиморфными, тогда как в работе польских исследователей они мономорфны. Это объясняется применением высоко чувствительного метода изоэлектрофокусирования в первом случае и обычного электрофореза во втором. Вероятно, различиями методик можно объяснить тот факт, что локусы *Ca*, *Me-1*, *Pgm-2*, *Idh-2* и *Es-3* оказались в одних работах полиморфными, а в других — мономорфными. Вместе с тем, можно предположить, что эти различия (или часть из них) отражают истинные межпопуляционные различия, однако, нам это представляется маловероятным, поскольку в тех случаях, когда электрофоретические исследования проводились по единой методике, разные линии разведения зубров лишь незначительно различались как по набору полиморфных локусов, так и по частотам их аллелей (табл. 36).

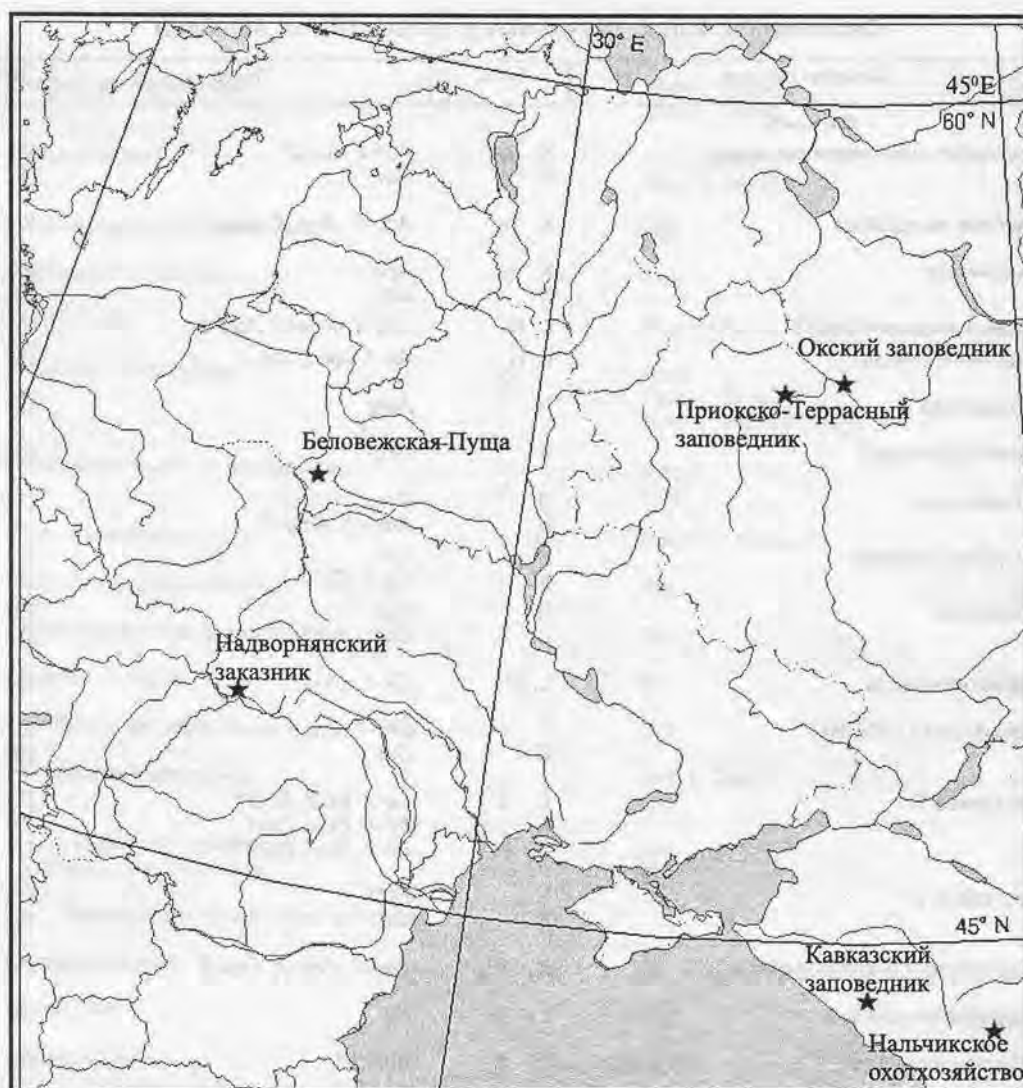


Рис. 20. Географическое положение стад зубров бывшего СССР, изученных генетически; характеристика стад дана в табл. 34.

Линии разведения и стада зубров *Bison bonasus*, в которых проведено исследование полиморфизма ферментов и белков, эритроцитарных антигенов

Линия разведения	Популяция	Численность	Год определения численности
Кавказско-беловежская	1. Надворнянского заказника	24	1990
	2. Окского заповедника	29—31	1990
	3. Приокско-Террасного заповедника	22—23	1990
Горная	4. Кавказского заповедника	Около 1000	1990
	5. Нальчикского охотхозяйства	288	1988
Беловежская	6. Заповедника Беловежская пуца	315	1990
	7. Приокско-Террасного заповедника	22-23	1990

Ферменты и белки, изученные у зубров (*Bison bonasus*)

	Белковая система	Ткань ¹	Локус	Источник ²
Ферменты				
1	аспартат-аминотрансминаза	К В	<i>Aat-1, Aat-2</i> <i>Got</i>	(5) (6, 7)
2	кислая фосфатаза	К	<i>Acp-1, Acp-2, Acp-3</i>	(5)
3	аконитаза	К	<i>Aco</i>	(5)
		В	<i>Aco</i>	(6, 7)
4	аденозиндеаминаза	Л, К	<i>Ada-1, Ada-2, Ada-3</i>	(5)
5	аденилаткиназа	Л, Н	<i>Ak-1, Ak-2, Ak-3</i>	(5)
6	альдолаза	Н	<i>Aldo</i>	(5)
7	аминоацилаза-1	К	<i>Acy-1</i>	(5)
8	α -амилаза	В	<i>Amy</i>	(1, 3)
		В	<i>Amy-1, Amy-2</i>	(4, 6, 7)
9	карбоангидраза	В	<i>Ca*</i>	(3)
		К	<i>Ca-1, Ca-2</i>	(5)
10	каталаза	В	<i>Cat</i>	(3)
		Л	<i>Cat</i>	(5)
11	креатин-киназа	Л, Н	<i>Ck-1, Ck-2</i>	(5)
12	диафороза (NADH)	Л	<i>Dia-1, Dia-2</i>	(5)
		В	<i>Dia</i>	(6, 7)
13	эстераза E	Л	<i>Es-1, Es-2, Es-3*</i>	(3)
		К	<i>Es-1, Es-2, Es-3</i>	(5)
		В	<i>Es-1, Es-2, Es-3*</i>	(7)
14	эстераза D	К	<i>EsD</i>	(5)
		В	<i>EsD</i>	(6, 7)
15	фруктозо-1,6-дифосфатаза	К	<i>Fdp-1, Fdp-2, Fdp-3</i>	(5)
16	фумурат-гидратаза	Л	<i>Fh</i>	(5)
17	β -глюкоронидаза	Л	<i>β-Gus*</i>	(5)
18	глюкозо-6-фосфат дегидрогеназа	К	<i>Gpd</i>	(5)
19		В	<i>G6pd</i>	(6, 7)
20	глюкозофосфат изомераза	К	<i>Gpi-1, Gpi-2</i>	(5)
		В	<i>Gpi</i>	(6, 7)
21	глюкозо дегидрогеназа	Л	<i>Gdh</i>	(5)
22	глутамат дегидрогеназа	Л	<i>Glud</i>	(5)

	Белковая система	Ткань ¹	Локус	Источник ²
23	глутамат-пируват трансминаза	K, L	<i>Gpt-1, Gpt-2</i>	(5)
24	глицеральдегид-3-фосфат дегидрогеназа	H	<i>Gapdh</i>	(5)
25	α-глицерофосфат дегидрогеназа	L B	<i>Gdc</i> <i>a-Gdh</i>	(5) (6, 7)
26	глиоксалаза	L	<i>Glo</i>	(5)
27	гуанин деаминаза	L	<i>Gda</i>	(5)
28	гемоглобин	B	<i>Hb</i>	(1, 3, 7)
29	гексокиназа	H, L	<i>Hex-1, Hex-1, Hex-1</i>	(5)
30	изоцитрат дегидрогеназа	K B	<i>ldh-1, ldh-2</i> <i>ldh-1, ldh-2*</i>	(5) (6, 7)
31	лактат дегидрогеназа	B K	<i>Ldh-1, Ldh-2</i> <i>Ldh-1, Ldh-2</i>	(3, 6, 7) (5)
32	малат дегидрогеназа	B K	<i>Mdh-1, Mdh-2</i> <i>Mdh-1, Mdh-2</i>	(3, 6, 7) (5)
33	малик-энзим	B K	<i>Me-1, Me-2</i> <i>Me-1*, Me-2</i>	(3, 6, 7) (5)
34	маннозофосфат изомераза	K	<i>Mpi</i>	(5)
35	моноамин оксидаза	B	<i>Mao</i>	(7)
36	пептидаза	K	<i>Pep-1, Pep-2, Pep-3*</i>	(5)
37	фосфоглюкомутаза	B B L	<i>Pgm</i> <i>Pgm-1, Pgm-2*</i> <i>Pgm-1, Pgm-2*, Pgm-3</i>	(3) (6, 7) (5)
38	6-фосфоглюконат дегидрогеназа	B K	<i>6-Pgd</i> <i>Pgd</i>	(3, 6, 7) (5)
39	фосфоглицеромутаза	L, H	<i>Pgam-1, Pgam-2</i>	(5)
40	фосфогексоизомераза	B	<i>Phi</i>	(3)
41	пуриннуклеозид фосфорилаза	K	<i>Np</i>	(5)
42	пируват киназа	H	<i>Pk</i>	(5)
43	сорбитол дегидрогеназа	L	<i>Sdh</i>	(5)
44	супероксид дисмутаза	K B	<i>Sod 1, Sod 2</i> <i>Sod</i>	(5) (6, 7)
45	триозофосфат изомераза	H	<i>Tpi</i>	(5)
46	ксантин дегидрогеназа	L	<i>Xdh</i>	(5)
Неферментные белки, включая				
47	церулоплазмин	B	<i>Cp</i>	(3)
48	альбумин	B	<i>Alb*</i>	(3, 7)
49	преальбумин	B	<i>Pra*</i>	(7)
50	постальбумин	B	<i>Pa</i>	(3, 7)
51	трансферрин	B	<i>Tf*</i>	(1, 3, 6, 7)
52	посттрансферрин	B	<i>Pt-1*, Pt-2*</i>	(7)

* Полиморфные локусы.

¹ (B) кровь; (H) сердце; (K) почки; (L) печень.² По (1) Braend, Gasparski, 1967; (2) Gasparski, 1972; (3) Gebczynski, Tomaszewska-Guszkiewicz, 1987; (4) Рожков, Рожкова, 1987; (5) Hartl, Pucek, 1994; (6) Сипко и др., 1996, (7) Sipko *et al.*, 1997.

Количество изученных особей (n), частоты аллелей, гетерозиготность (H), показатель Селандера (D) и вероятность (p) гипотезы $D = 0$ (односторонний критерий), тест на гетерогенность аллельных частот, вероятность нуля гипотезы (отсутствие различий) в выборках зубров из трех линий разведения, по данным Сипко и др. (1996) и Sipko *et al.* (1997)

Локус Pgm-2						
Линии	n	Частоты аллелей	H	D	p	
Горная	15	0.300 0.700 0.000	0.600	0.429	0.181	
Беловежская	42	0.464 0.524 0.012	0.690	0.354	0.010	
Кавказско-беловежская	15	0.333 0.667 0.000	0.667	0.500	0.109	
Тест на гетерогенность аллельных частот		$\chi^2 = 4.186$ $df = 4$				0.427—0.484
Локус Idh-2						
Линии	n	Частоты аллелей	H	D	p	
Горная	15	0.100 0.900 0.000	0.200	0.111	0.906	
Беловежская	43	0.047 0.942 0.012	0.116	0.051	0.895	
Кавказско-беловежская	15	0.133 0.867 0.000	0.267	0.154	0.789	
Тест на гетерогенность аллельных частот		$\chi^2 = 3.377$ $df = 4$				0.535—0.596
Локус Est-3						
Линии	n	Частоты аллелей	H	D	p	
Горная	18	0.028 0.972	0.056	0.028	0.999	
Беловежская	20	0.075 0.925	0.050	-0.640	0.916	
Кавказско-беловежская	9	0.056 0.944	0.111	0.058	0.999	
Тест на гетерогенность аллельных частот		$\chi^2 = 0.841$ $df = 2$				0.817—0.862
Локус Alb						
Линии	n	Частоты аллелей	H	D	p	
Горная	14	0.964 0.036	0.071	0.037	0.999	
Беловежская	24	0.958 0.042	0.083	0.043	0.976	
Кавказско-беловежская	13	1.000 0.000	0.000	0.000	—	
Тест на гетерогенность аллельных частот		$\chi^2 = 1.079$ $df = 2$				0.799—0.847
Локус Pt-1						
Линии	n	Частоты аллелей	H	D	p	
Горная	17	0.912 0.088	0.176	0.096	0.425	
Беловежская	48	0.635 0.365	0.479	0.034	0.564	
Кавказско-беловежская	21	0.762 0.238	0.381	0.050	0.706	
Тест на гетерогенность аллельных частот		$\chi^2 = 9.994$ $df = 2$				0.001—0.009
Локус Pt-2						
Линии	n	Частоты аллелей	H	D	p	
Горная	16	0.781 0.219	0.438	0.280	0.425	
Беловежская	45	0.744 0.233	0.511	0.308	0.03	
Кавказско-беловежская	18	0.556 0.444	0.778	0.575	0.037	
Тест на гетерогенность аллельных частот		$\chi^2 = 7.731$ $df = 4$				0.099—0.139
Локус Ppa						
Линии	n	Частоты аллелей	H	D	p	
Горная	17	0.294 0.706	0.353	-0.150	0.561	
Беловежская	43	0.395 0.605	0.512	0.070	0.479	
Кавказско-беловежская	24	0.292 0.708	0.500	0.210	0.352	
Тест на гетерогенность аллельных частот		$\chi^2 = 1.958$ $df = 2$				0.352—0.412

Примечание: суммарное по всем локусам значение $\chi^2 = 29,17$, количество степеней свободы 20, $P = 0,084$; т.е. различия между выборками разных линий статистически незначимы.

Таблица 37

Количество тестированных особей (n), частоты аллелей полиморфных локусов, наблюдаемые и ожидаемые гетерозиготности (H и H_{exp}) по полиморфным локусам в выборке беловежских и кавказско-беловежских зубров Польши (по Gebczynski, Tomaszewska-Guszkiewicz, 1987)

Locus	N	Allele frequencies	H	H_{exp}
Ca	90	0.178 0.822	0.355	0.288
Es-3*	44	$\approx 0.218 \approx 0.782$	0.341	≈ 0.341

* Частоты аллелей и фенотипов не приведены в оригинальной работе, однако, данные о средней гетерозиготности по 20 локусам (3,5%), частоте гетерозигот по локусу Ca (0,355) и утверждение о том, что «локус Es-3 находится в равновесии Харди-Вайнберга» позволили нам получить приближенные оценки приведенных здесь генетических характеристик.

Таблица 38

Количество тестированных особей (N), частоты аллелей полиморфных локусов, наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности (H и H_{exp}) по полиморфным локусам в выборке беловежских зубров из польской части Беловежской пуши, выбракованных в 1990—1991 гг. (по Hartl, Pucek, 1994)

Локус	N	Частоты аллелей	H	H_{exp}
Me-1	35	0.914 0.086	0.171	0.157
Pgm-2	35	0.957 0.043	0.086	0.082
Per-3	35	0.943 0.057	0.114	0.108
β -Gus	35	0.600 0.400	0.467	0.480

Таким образом, данные по биохимическому полиморфизму польских популяций зубров, к сожалению, невозможно использовать для прямых сопоставлений с таковыми для зубров с территории бывшего СССР и, в частности, Кавказа. Непосредственное сравнение можно провести только между популяциями, изученными по единой методике, т. е. находящимися на территории бывшего СССР. Более того, малый объем материала позволяет провести сопоставление только суммарных данных по линиям разведения, без подразделения на отдельные стада.

В табл. 36 представлены данные по полиморфным локусам ферментов и неферментных белков в горной, беловежской и кавказско-беловежской линиях разведения зубров, а также результаты тестирования выборок на соответствие наблюдаемых частот гетерозигот ожидаемым при равновесии Харди-Вайнберга, показатель Селандера (D) и результаты теста на гетерогенность аллельных частот в трех линиях зубров.

Показатель Селандера: $D = (H - H_{exp}) / H_{exp}$, где H — наблюдаемое число гетерозигот; H_{exp} — ожидаемое при равновесии Харди-Вайнберга число гетерозигот.

Для того, чтобы оценить статистическую значимость D по всем изученным локусам в каждой из линий разведения зубров, были получены вероятностные оценки показателя D с использованием программы Д.В. Зайкина и А.И. Пудовкина (Zaykin, Pudovkin, 1993). В этой программе реализован псевдовероятностный подход, основанный на методах Монте-Карло моделирования. Полученные оценки вероятностей были обработаны с помощью критерия Фишера для объединения независимых вероятностей (Cox, Hinkley, 1974): $T = -2\sum \ln(p_i)$, где p_i — односторонняя вероятность нулевой гипотезы (об отсутствии отклонения наблюдаемых частот гетерозигот от ожидаемых); суммирование проводится по количеству тестов, в рассматриваемом случае по количеству полиморфных локусов; величина T распределена как χ^2 с $2(l-1)$ степенями свободы, где l — количество полиморфных локусов. Оцененные таким образом значения T составили в горной линии 7,06 ($df = 12$, $p = 0,932$); в беловежской — 19,27 ($df = 12$, $p = 0,154$) и в кавказско-беловежской — 14,28 ($df = 12$, $p = 0,283$), что показывает статистически недостоверное отклонение наблюдаемых частот фенотипов полиморфных локусов от ожидаемого при равновесии Харди-Вайнберга.

Оценка статистической значимости D по нескольким локусам может быть проведена также с использованием поправки Бонферони для множественных сравнений (Справочник по прикладной статистике, 1990). В том случае, когда тестируется статистическая значимость нескольких (k) величин на уровне значимости α , для некоторых из них можно получить значимые результаты даже в отсутствии эффектов. Для того, чтобы этого избежать, следует увеличить размерность общего критерия. Так, для тестирования равновесия Харди-Вайнберга по каждому из семи полиморфных локусов в трех линиях зубров ($k = 21$) на 5% уровне значимости, общая размерность критерия должна быть увеличена до уровня значимости 0,2%. Как видно из данных табл. 36, ни по одному из локусов, ни в какой из линий полученные значения вероятности не достигают этого порога. Таким образом, этот критерий также указывает на отсутствие достоверных отклонений от равновесного состояния. Вывод о статистически достоверном избытке гетерозигот по локусам $Pgm-2$ и $Pt-2$, сделанный Т.П. Сипко с соавторами (Sipko et al., 1997), является следствием неправильного выбора пороговых значений статистик из-за недооценки эффекта множественных сравнений. Имеющийся в настоящее время материал не позволяет обосновать этот вывод.

Вместе с тем, по данным, приведенным в табл. 36, видно, что большинство локусов и линий разведения зубров характеризуются положительными значениями показателя D (19 из 21). Соотношение 19:2 свидетельствует о достоверном превышении (по критерию знаков) положительных отклонений частот гетерозигот от равновесных ($p < 0,01$). Это явление можно объяснить естественным отбором, способствующим сохранению генетического разнообразия, или искусственным подбором пар производителей, включающих максимально отдаленных генеалогически партнеров, что широко применяется в практической работе питомников, откуда получена значительная часть исследованных образцов. Генеалогическая отдаленность самца и самки, весьма вероятно, связана с их генетическими различиями, в связи с чем в потомстве от таких скрещиваний можно ожидать определенного избытка гетерозигот по сравнению с панмиксной популяцией.

Таким образом, распределения частот фенотипов полиморфных белковых в популяциях зубров Польши и бывшего СССР близки к равновесным; только критерий знаков указывает на отклонение в сторону избытка гетерозигот. Полученные результаты явно противоречат утверждению Сипко и Каштанова (1990, с. 105) о том, что по генам, кодирующим белки крови, «наблюдается дефицит гетерозигот и, особенно у беловежской линии...». На чем основан вывод цитируемой работы, не известно, поскольку она не содержит данных об изученных маркерах.

В табл. 36 приведены результаты тестирования трех линий разведения зубров на гетерогенность частот аллелей, для чего также использовалась программа Зайкина и Пудовкина (Zaykin, Pudovkin, 1993). Только по первому локусу посттрансферринов ($Pt-1$), даже с учетом поправки Бонферони, обнаружена статистически значимая гетерогенность. Суммарное значение статистики χ^2 по всем локусам не выявляет значимых различий между линиями зубров по частотам аллелей полиморфных локусов ($\chi^2 = 29,169$, $df = 20$, $p = 0,084$). Заметим, что более трети суммарного значения статистики χ^2 вносит локус $Pt-1$. Таким образом, генетическая дифференциация трех линий зубров по изученным ферментным и неферментным локусам статистически незначима, что делает излишним получение оценок внутри- и межпопуляционного разнообразия.

Оценки генетических расстояний между линиями зубров, вычисленные двумя разными методами (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Nei, 1972), дают качественно близкие результаты (табл. 39). Наибольшие расстояния наблюдаются между беловежскими и горными зубрами, несколько меньшие — между беловежскими и кавказско-беловежскими, тогда как между последними и горными отмечены наименьшие расстояния. Этот результат интересен, поскольку предками горной линии были три особи американского бизона (*Bison bison*) и три беловежских зубра, не внесших вклада в другие линии разведения зубров (см. главу 2). Поэтому можно было предполагать, что эта линия будет отличаться от беловежской и кавказско-беловежской больше, чем они между собой. Однако, в данном случае ведущую роль, по-видимому, сыграл тот факт, что на позднем этапе формирования горной линии использовались самцы кавказско-беловежских зубров, внесшие существенный вклад в генофонд горной популяции.

Генетические расстояния между линиями зубров: выше диагонали рассчитаны по (Nei, 1972); ниже диагонали — хордовые расстояния, рассчитанные по (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967)

Линия разведения	1	2	3
1. Горная		0.019	0.013
2. Беловежская	0.119		0.016
3. Кавказско-беловежская	0.091	0.104	

Заметная обособленность беловежской линии указывает на своеобразие ее генофонда, которое можно объяснить последствиями изолированного разведения, приведшего к накоплению отличий от генеалогически родственной кавказско-беловежской линии и еще больших отличий от горной, в формировании которой беловежские зубры без примеси кавказского подвида участвовали только на самых ранних этапах ее становления.

Как отмечено выше, из-за методических несоответствий данные по белковому полиморфизму в популяциях зубров Польши и бывшего СССР невозможно использовать для прямых сопоставлений друг с другом, однако, можно сравнить оценки средней гетерозиготности по трем линиям зубров с территории бывшего СССР и из польских популяций между собой и со средней гетерозиготностью разных видов млекопитающих (Nevo et al., 1984, Ward et al., 1992). Для оценки значимости различий между средними значениями гетерозиготности были вычислены дисперсии средней гетерозиготности по следующей формуле:

$$V(Ha) = \Sigma(h_i - Ha)^2 / l(l - 1),$$

где Ha — средняя гетерозиготность по всем изученным локусам, h_i — гетерозиготность i -го локуса, l — количество изученных локусов, суммирование проводится по всем локусам. Статистическая ошибка оценки средней гетерозиготности равна корню квадратному из дисперсии. В табл. 40 приведены различные оценки средней гетерозиготности зубров и их сравнение между собой и со средней гетерозиготностью большого набора видов млекопитающих. Значения Ha , полученные для зубров бывшего СССР и выборок из польских популяций: 7,6% (Sipko et al., 1997), 3,5% (Gebczynski, Tomaszewska-Guszkiewicz, 1987) и 1,2% (Hartl, Pucek, 1994), — статистически недостоверно отличаются друг от друга из-за большой дисперсии оценок гетерозиготности.

Высокое значение гетерозиготности в популяциях бывшего СССР получено с включением данных по неферментным белкам сыворотки крови, проанализированным методом изоэлектрофокусирования (характеризующимся существенно более высокой разрешающей способностью, чем обычные методы электрофореза). Если включить в рассмотрение только данные, полученные методами обычного электрофореза, то средняя гетерозиготность по 26 локусам составит 3,53%, и эта оценка тем более незначимо отличается от оценок для польских зубров. Средняя гетерозиготность вида *Bison bonasus* по всем изученным локусам составляет $4,09 \pm 1,50\%$ (среднее количество локусов 40), а по ферментным локусам $2,75 \pm 1,36\%$ (среднее количество локусов 38).

Как видно из табл. 40, все сравниваемые значения гетерозиготности, кроме одного, отличаются друг от друга незначимо. Исключение составляет только оценка, полученная Г. Хартлом (Hartl, Pucek, 1994), которая значимо меньше, чем средняя гетерозиготность у 172 видов млекопитающих (Ward et al., 1992).

Однако этот результат может не отражать реального положения в популяции зубров Беловежской пуши, а быть следствием заниженной оценки гетерозиготности польских зубров. Действительно, как отмечено выше, во всех работах по полиморфизму белковых систем обсуждаются лишь предположительные локусы, выделенные косвенным путем (наследование не проверялось). В тех случаях, когда наблюдается полиморфизм, дополнительным (хотя также косвенным) подтверждением правомерности выделения локусов является близость распределения фенотипов к ожидаемому в соответствии с равновесием Харди-Вайнберга. В тех случаях, когда электрофоретические картины одинаковы у всех изученных индивидуумов (мономорфизм), надежность выделения локусов заметно снижается. В частности, хорошо известно, что один локус может определять серию полос с разной электрофоретической подвижностью, поэтому выделение нескольких

мономорфных локусов в рамках одной белковой системы наиболее рискованно и может приводить к завышению числа изученных локусов. В списке локусов, приведенном Хартлом и Пуцеком (см. табл. 35), немало случаев, когда в рамках одной белковой системы выделено несколько мономорфных локусов, таковы LDH (2 локуса), MDH (2), IDH (2), DIA (2), SOD (2), AAT (2), GPT (2), НК (3), СК (2), АК (3), PGM (2), PGAM (2), ES (3), ACP (3), FDP (3), PEP (2), ADA (3), и GPI (2). Если часть из них выделена ошибочно, то суммарное число изученных локусов сократится, и, тем самым, оценка средней гетерозиготности возрастет. В частности, в работах М. Гебжынского и К. Томашевской-Гушкевич (Gebczynski, Tomaszewska-Guszkiewicz, 1987) и Сипко и соавторов (1996; Sipko et al., 1997) в некоторых из перечисленных белковых систем выделено меньшее число локусов (см. табл. 35), что несомненно привело к увеличению различий между оценками, полученными разными коллективами авторов.

Таблица 40

Различные оценки гетерозиготности зубров (*Bison bonasus*) по белковым маркерам генов, их сравнение между собой и со средней гетерозиготностью млекопитающих

	Формы (источник)	Средняя гетерозиготность	Число локусов	Число видов
1	Зубр, суммарно по линиям (Sipko et al., 1997)	0.0757	31	1
2	Зубр, суммарно по линиям, только ферментные локусы (Sipko et al., 1997)	0.0354	26	1
3	Зубр, Польша (Gebczynski, Tomaszewska-Guszkiewicz, 1987)	0.0350	20	1
4	Зубр, Польша (Hart, Pucek, 1994)	0.0121	69	1
5	Зубр в среднем	0.0409	~40	1
6	Зубр в среднем, (только ферментные локусы)	0.0275	~38	1
7	Млекопитающие (Nevo et al., 1984)	0.041		184
8	Млекопитающие (Ward et al., 1992)	0.067	~24	172
Сравниваемые пары		Оценки значимости попарных различий гетерозиготности		
		Критическое значение критерия Стьюдента с поправкой Бонферони $\alpha = 0.05$	Вычисленное значение критерия Стьюдента	
	(1) — (4)	2.80	1.98	
	(3) — (4)	2.80	0.85	
	(1) — (7)	2.93	1.32	
	(3) — (7)	2.95	0.24	
	(4) — (7)	2.80	1.98	
	(7) — (8)	2.94	2.27	
	(3) — (8)	2.95	1.26	
	(4) — (8)	2.80	3.77*	
	(1) — (8)	2.93	0.68	
	(5) — (7)	2.97	0.45	
	(5) — (8)	2.97	1.92	
	(6) — (7)	2.97	0.74	
	(6) — (8)	2.97	2.38	

Примечание: для зубра в целом и данных Варда и соавторов (Ward et al., 1992) приведено среднее количество изученных локусов.

* Статистически значимые различия.

Кроме того, зубры, изученные Хартлом и Пуцеком, не являются случайной выборкой из популяции, а получены в результате «отстрела выбракованных животных» (Hartl, Pucek, 1994, с. 168). Хорошо известно, что генетические маркеры не вполне нейтральны и, в частности, низкая гетерозиготность может быть связана с разным

рода аномалиями и заболеваниями, что наиболее наглядно показано на примере генетических маркеров человека (см. Рычков и др., 2000). В этой связи, среди выбракованных животных можно ожидать снижения гетерозиготности и общей генетической изменчивости по сравнению с тем, что наблюдается в популяции в целом². Иными словами, существует по крайней мере две причины, по которым полученные Хартлом и Пуцеком оценки следует рассматривать как заниженные по сравнению с реальным значением гетерозиготности в польской части Беловежской пуши.

Таким образом, исследования белкового полиморфизма зубров не выявили достоверного снижения средней гетерозиготности (даже рассчитанной по результатам трех работ, включая исследование Хартла и Пуцека) по сравнению с другими видами млекопитающих. Принимая во внимание историю развития современных популяций зубров, крайне малое число основателей, высокий инбридинг и другие демографические характеристики, этот результат представляется неожиданным и заслуживает более подробного обсуждения.

Bison bonasus представляет собой относительно молодой (голоценовый) вид, появившийся в самом конце плейстоцена, около 11–12 тыс. лет назад. В раннем голоцене, судя по материалам палеонтологической летописи, видовой ареал зубров занимал значительную часть Европы. Вероятно, наиболее благоприятные условия для существования зубров складывались в атлантическое время среднеголоценового климатического оптимума, около 8500 лет назад (Nilsson, 1964) и в теплое субатлантическое время (1000–1500 лет назад), для которого было характерно увеличение площади широколиственных лесов (Попадюк и др., 1994).

Все время своего существования до 20-х годов XX века, рубежа истребления последних природных популяций, зубр испытывал постоянное антропогенное давление. Он неизменно служил объектом интенсивного промысла; с развитием скотоводства, помимо сокращения ареала обитания, резко возросла угроза эпизоотий, которые могли возникать в результате заражения от крупного рогатого скота. Этот фактор и ныне может оказать значительное негативное воздействие на вольно живущие стада зубров (Башкиров, 1939, Немцев, 1988). Развитие земледелия приводило к сокращению площадей, пригодных для существования вида и, тем самым, к сокращению ареала и численности зубров. Очевидно, полуизолированные популяции, между которыми осуществлялся обмен генами, со временем были полностью изолированы друг от друга.

Далее, и это уже зафиксировано в исторических хрониках, происходило вымирание популяций. Так, в Швеции зубр исчез в XI веке, в Англии — в XII, во Франции — в конце XVI. В Венгрии последний зубр был убит в 1729 году, в Восточной Пруссии — в 1855, в Трансильвании — в 1790 г. (цит. по Павлову, 1999). К началу XIX века сохранилось только две природные популяции зубров. Одна — в Беловежской пуше была представлена равнинным подвидом *Bison bonasus bonasus*, и вторая — на Северо-Западном Кавказе — кавказским *B. b. caucasicus*. Эти популяции были относительно многочисленными и просуществовали до начала XX века.

Сокращение ареала и численности зубра в голоцене должно было привести к снижению генетического разнообразия в результате дрейфа генов, являющегося следствием конечной численности вида. Используя известную формулу С. Райта (Wright, 1931), можно получить качественную оценку изменения во времени гетерозиготности зубров по нейтральным локусам, начиная с их обособления как самостоятельного вида на рубеже плейстоцена и голоцена:

$$H_{a,t+1} = H_{a,t}(1 - 1/2Ne),$$

где $H_{a,t}$ — гетерозиготность популяции в поколении t ; $H_{a,t+1}$ — гетерозиготность в поколении $(t + 1)$; Ne — эффективная численность популяции.

Численность единовременно существующих зубров, даже в периоды максимального процветания, вероятнее всего, была меньше, чем 10^5 – 10^6 . Поэтому, а также в связи с особенностями демографической структуры вида и большой длительностью интервалов между поколениями мы можем не принимать в расчет мутационную составляющую

² Отметим, что выборки с территории бывшего СССР включают лишь относительно небольшую часть выбракованных зубров, остальных — отстреливали для научных целей, а также усыпляли, чтобы прижизненно взять кровь для исследований; поэтому эти выборки ближе к случайным и, вероятно, лучше отражают популяционные параметры.

щую генетической изменчивости, которая для локусов, анализируемых методами электрофореза, составляет в среднем $1,3 \cdot 10^{-7}$ (Кимура, 1985). Для N_e мы принимаем завышенную оценку, равную 50% от общей численности. Реальное N_e в вольных популяциях зубров несколько варьирует, но всегда остается существенно меньше половины ее численности (глава 9). Соотношение полов, по-видимому, всегда было близко к 1:1; в частности, как показано в Главе 9, соотношение самцов и самок в естественной популяции составляет 1:1,12. Мы не принимаем в расчет вариации плодовитости, в частности, отстранение от размножения молодых половозрелых и старых быков, проигрывающих в борьбе за самку физически более сильным самцам.

Принимая, что вся генетическая изменчивость зубров унаследована от вида *Bison priscus*, а интервалы между поколениями в среднем составляют 11–12 лет, на основании оценок средней гетерозиготности современных представителей вида *Bison bonasus*, равной 3%, рассчитаны значения гетерозиготности зубров в предшествующие 1000 поколений, начиная от самых верхов плейстоцена (11–12 тыс. лет назад). Результаты приведены на рис. 21.

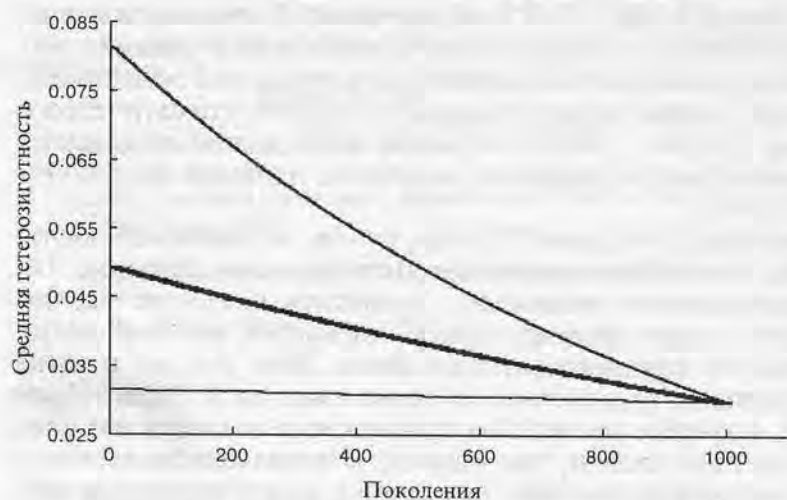


Рис. 21. Темп убыли гетерозиготности в поколениях при эффективной численности вида 500 (верхняя кривая), 1000 (средняя кривая) и 10 000 особей (нижняя кривая).

Если принять эффективную численность вида равную 10000 особей, то средняя гетерозиготность зубров на рубеже плейстоцена и голоцена немногим превышала бы современный уровень и составила только 3,2%. Если исходить из эффективной численности в 1000 особей (заведомо заниженная оценка), то средняя гетерозиготность возрастает до 4,9%, а при эффективной численности в 500 особей увеличивается до 8,1%. Отметим, что при среднем числе изученных локусов, равном 38, даже в том случае если бы мы смогли непосредственно сравнить верхнеплейстоценовых и современных зубров, статистически значимые различия между ними не были бы установлены.

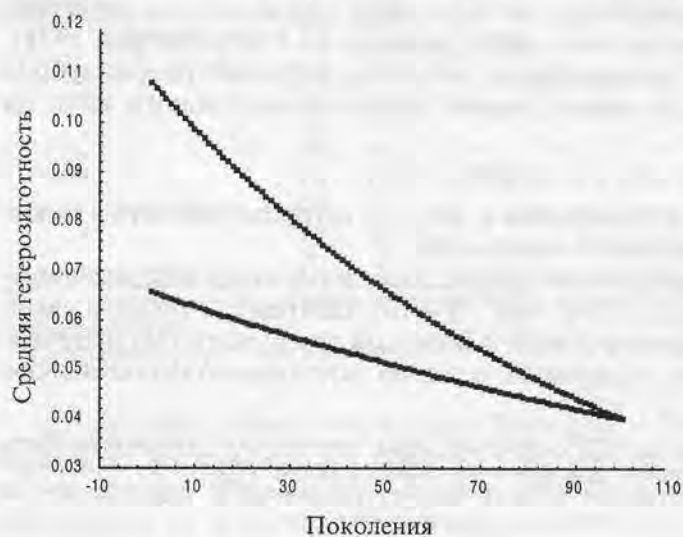


Рис. 22. Темп убыли гетерозиготности в поколениях при эффективной численности популяции 50 (верхняя кривая) и 100 особей (нижняя кривая).

Такие же расчеты можно проделать, предположив полную изоляцию популяции зубров Беловежской пуши от других популяций Европы с субатлантического времени (1500 лет). В этом случае средняя гетерозиготность исходной популяции эффективной численностью 100 особей (заниженная оценка) составила бы 6,6%, эффективной численностью 50 особей — 10,8% (рис. 22). Очевидно, что при эффективной численности популяции выше этих значений, исходный уровень гетерозиготности был бы еще ниже.

Таким образом, приведенные оценки показывают, что снижение генетического разнообразия вида за 1000 поколений при постоянной эффективной численности в 500 особей не превысило бы 60%. На 50% снизилось бы генетическое разнообразие популяции зубров Беловежской пуши в течение 100 поколений при постоянной эффективной численности в 100 особей. В наших расчетах были взяты заведомо заниженные оценки; если принять более высокие значения эффективной численности, то снижение генетического разнообразия будет происходить еще медленнее.

Результаты, представленные на рис. 21 и 22, получены в предположении постоянной во времени эффективной численности популяций. Это не реальное предположение, но подчеркнем еще раз, что наша цель состояла в получении качественной картины снижения во времени генетической изменчивости по нейтральным локусам вследствие дрейфа генов.

Можно оценить потерю генетического разнообразия при условии постоянного снижения численности вида в результате вымирания отдельных популяций или сокращения численности в изолированной популяции. Чтобы наши расчеты основывались на реальной убыли численности зубров, использованы данные по вымиранию популяций зубров в странах Европы (Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961; Павлов, 1999). Оказалось, что начиная с XI по XX век вымирало от 0 до 4 популяций за столетие. В частности, максимум вымирания зафиксирован в XVIII веке — 4 популяции, в XIX веке — 2 популяции, в начале XX истреблены две последние природные популяции зубров — беловежская и кавказская. Темп вымирания популяций хорошо описывается распределением Пуассона со средним значением 1,2 (эмпирическое значение дисперсии составило 1,26). Как показали результаты непараметрического дисперсионного анализа Краскела-Уоллеса, наблюдавшуюся картину вымирания (с указанными средним за столетие значением и дисперсией) можно аппроксимировать постоянным во времени исчезновением популяций на протяжении последнего тысячелетия. Более того, вымирание может быть описано как постоянное сокращение суммарной численности популяций зубров, равное приблизительно 1% за поколение.

Исходя из предположения, что средняя гетерозиготность Беловежской популяции *Bison bonasus bonasus* в конце XIX века соответствовала гетерозиготности современных зубров (приблизительно 3%), можно рассчитать исходные (на начало процесса вымирания) значения гетерозиготности в зависимости от первоначальной численности и темпов ее снижения. Рассмотрены два варианта — сокращение численности на 1% (в соответствии с полученными выше оценками) и на 10% (резко завышенные темпы) за поколение (табл. 41). Отметим, что, как и в предыдущих случаях, эти расчеты дают только приблизительную оценку интересующего нас параметра. Как видно из табл. 41, при сокращении численности популяции на 1% в каждом поколении снижение генетической изменчивости практически не зависит от исходной численности популяции и составляет не более 35% за 50–60 поколений (около 600 лет). В случае снижения численности на 10% за поколение (что, несомненно, существенно выше реальных темпов вымирания) эффективная численность популяции снизится до 5–9 особей за 25–50 поколений (300–600 лет), и будет утрачено более 60% исходной генетической изменчивости.

Таблица 41
Оценки первоначальных значений гетерозиготности в популяциях зубров в зависимости от исходной численности и темпов ее снижения (на 1% и 10% за поколение)

Исходная численность	Снижение численности 1%			Снижение численности 10%		
	Конечная численность	Число поколений	Первоначальная гетерозиготность	Конечная численность	Число поколений	Первоначальная гетерозиготность
1000	358	60	0.0312	5	50	0.0738
500	280	60	0.0325	8	40	0.0558
200	116	60	0.0366	9	30	0.0538
100	50	50	0.0462	7	25	0.0580

Эти оценки иллюстрируют связь генетического разнообразия с динамикой численности зубров и показывают, что при умеренных темпах вымирания и сохранении эффективного размера популяции на уровне нескольких сотен особей, резкого сокращения генетического разнообразия не происходит. Однако эти расчеты не описывают динамику генетического разнообразия в условиях резкого сокращения численности. В частности, истребление популяции зубров Беловежской пуши в XX в. произошло почти моментально. Накануне Первой мировой войны, в 1900—1914 гг., численность популяции была достаточно стабильна и составляла около 700 особей (см. главу 2, табл. 5), а в 1921 г. популяция перестала существовать. Вымирание произошло не в результате снижения генетической изменчивости и, как следствие этого, инбредной депрессии, а в результате катастрофического истребления. Поэтому вопрос, может ли уровень гетерозиготности современных зубров соответствовать гетерозиготности беловежской популяции рубежа XIX и XX веков, сводится к вопросу о том, могла ли гетерозиготность родоначальников современных зубров соответствовать таковой исходной популяции.

Для ответа на этот вопрос мы определили 99% бутстреп-доверительные интервалы, полученные на основе компьютерного моделирования (Efron, Tibshirani, 1993). Использовали обычную модель — по 12 извлечений из урны бесконечной численности. Основанием для использования этой модели является более чем пятидесятилетний период вывоза зубров в Западную Европу и высокая численность беловежского стада — от 700 до 1800 животных — в эти годы. Процедуру повторили 1000 раз и на этой основе определили среднюю частоту гетерозигот среди 12 животных, 99% — доверительные интервалы и распределение гетерозиготности по повторам. Средняя гетерозиготность составляет 2,97%, доверительные интервалы 0—16,7%. Характер распределения частот по повторам следующий: в 70% случаев частота гетерозигот равна 0, в 25% их частота составляет 0,083, в 4,3% — 0,167, в 0,7% случаев частота равна 0,250. Полученные оценки не противоречат рассмотрению гетерозиготности современных зубров в качестве приблизительной оценки гетерозиготности исходной беловежской популяции.

Полиморфизм эритроцитарных антигенов

Анализ данных по эритроцитарным антигенам зубров позволяет расширить представления об их генетической структуре и провести сравнение с другими видами быков.

Тестирование эритроцитарных антигенов зубров и американских бизонов проводилось в ряде работ с использованием антисывороток для крупного рогатого скота, *Bos taurus* (Czaja, Gasparski, 1960; Stormont et al., 1961; Gasparski, Dubinski, 1962; Gasparski, Gerner-Nowakowa, 1963; Gasparski et al., 1963; Gasparski, 1964a, 1964b, 1965, 1967; Peden, Kraay, 1979; Сипко, Черкашенко, 1989; Сипко и др., 1993, 1995). В этих работах показано, что антисыворотки крупного рогатого скота выявляют полиморфизм и зубров и бизонов почти по всем тестированным антисывороткам, относящимся к девяти системам (группам) крови (A, B, C, F-V, J, L, M, S, Z).

У крупного рогатого скота каждая группа крови наследуется независимо от других. В простых системах представлены два или более аллеля, каждый из которых маркируется отдельным антигеном. Сложные системы контролируются полиаллельной серией одного локуса, либо же сериями аллелей нескольких тесно сцепленных локусов. По сложным системам отдельное животное может иметь несколько антигенов, совокупность которых обычно рассматривают как аллели по данной системе. Полиморфизм по сложным группам крови очень высок, в частности, по наиболее сложной системе B было отмечено несколько сот аллелей (Машуров, 1980).

Имеющиеся данные о системах групп крови зубров и бизонов не выявляют существенных отличий от таковых крупного рогатого скота. Вероятно, основные отличия касаются присутствия у представителей рода *Bison* специфических антигенов, не известных у рода *Bos* и наоборот, тогда как собственно системы групп крови вполне гомологичны у разных видов и родов быков (Stormont et al., 1961; Gasparski, 1967). Отдельные антигены зубров сходны (или идентичны) с таковыми крупного рогатого скота, что, собственно, и обеспечивает возможность изучения их полиморфизма с помощью специфических сывороток крупного рогатого скота.

Полиморфизм эритроцитарных антигенов горных, беловежских и кавказско-беловежских зубров

На Кавказе полиморфизм эритроцитарных антигенов был исследован у 14 горных зубров из Кавказского государственного природного биосферного заповедника (КГЗ) и 9 из Нальчикского гослесохозяйства (НОХ), обычно относимых к горной линии разведения, но не включенных в подвид *B. b. montanus* (Раутиан и др., 2000б). Тестирование проводилось по общепринятой методике (Сороковой, 1974) с использованием 57 стандартных антисывороток крупного рогатого скота, выявляющих антигены девяти групп крови (A, B, C, S, F-V, J, L, M и Z). Частоты антигенов были приведены в работах Сипко и соавторов (1993, 1995). В этих работах представлены также данные по беловежским и кавказско-беловежским зубрам из питомников и вольных популяций бывшего СССР, полученные по тому же набору генетических маркеров с использованием тех же антисывороток. В работах по полиморфизму эритроцитарных антигенов зубров из польских популяций протестированы небольшие выборки по значительно меньшему набору антигенов (Czaja, Gasparski, 1960; Gasparski, Dubinski, 1962; Gasparski, Gerner-Nowakowa, 1963; Gasparski et al., 1963; Gasparski, 1964a, 1964b, 1965, 1967), что не позволяет использовать их для сравнения.

В табл. 42 представлены частоты антигенов у горных, беловежских и кавказско-беловежских зубров с территории бывшего СССР. Эти данные получены по тем же материалам, что и приведенные Сипко и соавторами (1995), но отличаются по частотам ряда антигенов в результате исправления неточностей, допущенных в цитируемой работе. Каждая из линий зубров полиморфна по всем изученным системам. Всего у изученных животных обнаружено 50 из 57 тестируемых антигенов. У беловежской линии отмечено 33 антигена (66% вариантов, выявленных у вида в целом), у кавказско-беловежской — 41 (82%), у горных зубров — 36 (72%). Меньшее число антигенов, обнаруженное у горных зубров (по сравнению с кавказско-беловежскими), можно объяснить малым объемом выборки. Однако такое объяснение не применимо для беловежской линии, представленной относительно большой выборкой, малое число обнаруженных у них антигенов, видимо, отражает реальное обеднение антигенного разнообразия.

Таблица 42

Частоты эритроцитарных антигенов у зубров разных линий разведения с территории бывшего СССР

Система	Антиген	Горная линия (n = 23)	Беловежская линия (n = 69)	Кавказско-беловежская линия (n = 57)
A	A ₁ *	0.611	0.574	0.429
	A ₂	0.565	0.681	0.368
	Z*	0.000	0.014	0.053
B	B ₁ *	0.000	0.000	0.037
	B ₂	0.043	0.087	0.158
	G ₁ *	0.000	0.000	0.000
	G ₂	0.391	0.348	0.246
	G ₃	0.261	0.290	0.175
	K*	0.167	0.000	0.148
	I ₁	0.087	0.014	0.000
	I ₂	0.000	0.000	0.000
	O ₂	0.261	0.203	0.439
	O ₃ *	0.000	0.000	0.000
	P ₁	0.522	0.580	0.351
	P ₂	0.913	0.739	0.596
	Q	0.087	0.000	0.105
	T ₁	0.043	0.000	0.000
	T ₂	0.000	0.014	0.035
	Y ₂	0.087	0.043	0.088
A' ₂ *	0.500	0.787	0.690	

Система	Антиген	Горная линия (n = 23)	Беловежская линия (n = 69)	Кавказско-беловежская линия (n = 57)
	B'	0.000	0.000	0.053
	D'	0.087	0.000	0.018
	E' ₁ *	0.000	0.000	0.000
	E' ₂	0.087	0.000	0.000
	E' ₃ *	0.056	0.021	0.069
	F' ₂ *	0.000	0.000	0.000
	G'	0.130	0.000	0.018
	I'	0.000	0.043	0.070
	O'	0.000	0.000	0.053
	P'	0.217	0.014	0.158
	J' ₂	0.000	0.043	0.000
	Q'	0.696	0.855	0.614
	Y'	0.000	0.000	0.035
	B''	0.000	0.000	0.000
	G''	0.130	0.043	0.158
C	C ₁	0.130	0.014	0.000
	C ₂	0.391	0.029	0.018
	E	0.043	0.000	0.018
	R ₁	0.000	0.000	0.000
	R ₂	0.043	0.000	0.018
	W	0.913	0.928	0.684
	X ₁	0.739	0.928	0.807
	X ₂	0.913	0.928	0.842
	C'	0.000	0.014	0.035
	L'	0.000	0.014	0.000
S	S'	0.000	0.000	0.018
	H'	0.000	0.000	0.018
	U	0.087	0.000	0.018
	U'	0.087	0.014	0.000
	H''	0.000	0.029	0.000
	U''	0.087	0.000	0.000
F-V	F	0.913	0.884	0.772
	V	0.739	0.623	0.439
J	J ₂	0.913	0.971	0.807
L	L	0.522	0.145	0.158
M	M	0.000	0.000	0.018
Z	Z	0.783	0.696	0.491

* Объемы выборок составили 18 для горных зубров, 38 для беловежских и 29 для кавказско-беловежских.

Об этом же свидетельствует оценка внутривыборочного разнообразия с помощью μ -критерия (Животовский, 1991):

$$\mu_a = (\sum \mu_i) / l,$$

$$\mu_i = (\sqrt{Pi} + \sqrt{1 - Pi})^2,$$

где μ_i — значение для i -го антигена; μ_a — усредненное по антигенам значение; Pi — частота i -го антигена; l — общее число тестируемых антигенов.

Значение μ для горных зубров составило 1,44, для беловежских — 1,32, для кавказско-беловежских — 1,45; для суммарной выборки зубров $\mu = 1,46$. Значение, полученное для беловежских зубров, достоверно ниже остальных, тогда как горные и кавказско-беловежские незначимо отличаются друг от друга. Таким образом, данный критерий

также указывает на снижение генетического разнообразия беловежских зубров (по сравнению с двумя другими линиями), что согласуется с их происхождением от наименьшего числа основателей (всего пяти базовых животных: см. главу 2). Значения μ , рассчитанные по данным о 41 стаде крупного рогатого скота (первичные данные по Машуров, 1980), варьируют от 1,57 до 1,80, составляя в среднем 1,72 (как среднее, так и минимальное значение статистически достоверно отличаются от значений μ для зубров). Большое антигенное разнообразие крупного рогатого скота, по-видимому, связано с отсутствием жесткого стабилизирующего отбора у домашних животных. Значения μ , рассчитанные по данным о частотах 13 антигенов в семи выборках из природных популяций американских бизонов (Stormont et al., 1961; Peden, Kgaay, 1979), варьируют от 1,26 до 1,45, составляя в среднем 1,38. Для трех стад яков (Сороковой и др., 1982; Фонд антигенов..., 1994) значения μ варьируют от 1,34 до 1,43, средняя — 1,39. Таким образом, и у бизонов, и у яков значения показателя разнообразия μ сопоставимы с таковыми у зубров. Эти результаты указывают на сохранение достаточно высокого антигенного разнообразия у зубров, несмотря на то, что они прошли через несколько «бутылочных горлышек» резкого падения общей численности вида (см. Белоусова, 1999).

В табл. 42 приведены данные о частотах эритроцитарных антигенов в трех линиях зубров. В А-системе наблюдается высокая частота антигенов A_1 и A_2 , тогда как Z' обнаружен всего у нескольких животных. В В-системе выявлено 26 антигенов (из 32 тестированных); высокими частотами отличаются A'_2 , P_1 , P_2 и Q' , тогда как большинство обнаруженных антигенов — B_1 , B_2 , I_1 , T_1 , T_2 , B'_1 , D'_1 , E'_2 , G' , I' , P' , J'_2 , Y' , V'' — встречаются с низкими частотами. В С-системе выявлено 9 антигенов (из 10 тестированных). Обращают на себя внимание очень высокие частоты антигенов W , X_1 и X_2 . Антигены C_1 , E , R_2 , C' и L' встречаются с низкими частотами. В S-системе обнаружены все шесть тестированных антигенов, но они крайне редки. Антиген J_2 в J-системе встречается с высокой частотой. В L-системе тестировали один антиген, его частота оказалась близка к наблюдаемым у крупного рогатого скота. Антиген M M-системы обнаружен только у одной особи, относящейся к кавказско-беловежской линии. Частота антигена Z у зубров относительно высока, хотя и уступает таковой у крупного рогатого скота.

Отдельного обсуждения заслуживает F-V-система, контролируемая у крупного рогатого скота двумя аллелями F и V (если не учитывать подтипы этих аллелей). По этой системе у зубров отмечены четыре фенотипа (F, FV, V и 0). Их частоты сходны с наблюдаемыми у крупного рогатого скота (Машуров, 1980; Черкашенко, 1984). У 18 животных (12,1% исследованных) наблюдается «нулевой» фенотип (0) — не выявлен ни один из двух антигенов (табл. 43). Этот феномен можно объяснить следующим образом. Либо у части животных, гомозиготных или гетерозиготных по аллелям F и V, эти антигены не выявляются по тем или иным причинам (например, из-за подавления генами-супрессорами других локусов или эпигенетическими факторами); либо 0-фенотип наблюдается у особей, гомозиготных по «молчащему» аллелю (θ -аллелю) этого же локуса. В первом случае животных с нулевым фенотипом следует исключить из расчета частот аллелей локуса. Во втором (трехаллельная модель F-V локуса) нулевой фенотип не должен исключаться из рассмотрения.

Расчеты соответствия распределения фенотипов равновесию Харди-Вайнберга для каждой из моделей (табл. 43) выявили статистически значимое отклонение популяций зубра от равновесного состояния во всех случаях, кроме выборки кавказско-беловежской линии, для которой, в случае двухаллельной модели, отклонение от равновесия не достигает статистически значимых величин. Для остальных выборок двухаллельная модель локуса F-V также лучше соответствует наблюдаемым частотам фенотипов. Дополнительным аргументом в ее пользу является тот факт, что в двух случаях нами обнаружены пары родитель-потомок, один из которых несет нулевой фенотип, а второй фенотип — FV, что невозможно, если нулевой фенотип был бы у гомозиготы по θ -аллелю³.

³ Вместе с тем, нулевые фенотипы в ряде случаев выявлены у родственников первой ступени: пар родитель-потомок и пар сибсов. Этот факт позволяет предположить, что нулевой фенотип определяется генетически, например неаллельным (эпистатическим) подавлением проявления генотипа по F-V-системе. Однако для уверенного утверждения этих представлений и выяснения, всегда ли нулевой фенотип возникает независимо от генотипа по локусу F-V, необходимы дальнейшие исследования на семейном материале.

В рамках двухаллельной модели может быть проведена непосредственная оценка избытка (или недостатка) гетерозигот — параметр D . Во всех исследованных выборках D больше нуля, т. е. наблюдается избыток гетерозигот, причем для беловежской и горной линий, а также для суммарной выборки зубров отличия D от нуля статистически значимы⁴. Это достаточно неожиданный результат, поскольку высокий инбридинг в стадах, из которых получены исследованные образцы, должен приводить к прямо противоположному результату — недостатку гетерозигот (Ли, 1978).

Таблица 43

Частоты фенотипов и аллелей по F-V антигенам в выборках различных линий зубров

Линия разведения	n	Фенотипы				Частоты аллелей, трехаллельная модель			χ^2
		F	FV	V	0	F	V	0	
Горная	23	4	17	0	2	0.549	0.381	0.070	15.9*
Беловежская	69	20	41	2	6	0.555	0.325	0.120	29.7*
Кавказско-беловежская	57	22	22	3	10	0.475	0.228	0.298	19.7*
Суммарно	149	46	80	5	18	0.522	0.296	0.182	87.4*

	Частоты аллелей (двухаллельная модель)		Отклонение от равновесия Харди-Вайнберга	
	F	V	D	χ^2
Горная	0.595	0.405	+0.640	9.07*
Беловежская	0.643	0.357	+0.406	10.6*
Кавказско-беловежская	0.702	0.298	+0.107	0.56
Суммарно	0.656	0.344	+0.349	16.1*

$D = (H - H_{exp}) / H_{exp}$, где H — наблюдаемая, а H_{exp} — ожидаемая доля гетерозигот;

* достоверные отклонения распределения фенотипов от равновесия Харди-Вайнберга по порогу 0,01.

Статистически значимое отклонение от равновесного распределения фенотипов F-V-системы в сторону избытка гетерозигот было отмечено для ряда стад крупного рогатого скота холмогорской породы из Архангельской и Московской областей и Татарстана (Сороковой и др., 1976; Машуров, 1980; Уханов и др., 1984), а также у яков из Монголии (Сороковой и др., 1982). По мнению авторов цитируемых работ, наиболее вероятной причиной этого является отбор на ранних стадиях онтогенеза. Таким образом, избыток гетерозигот по сравнению с ожидаемым при равновесии наблюдается не только у зубров, но и у крупного рогатого скота, что в соответствии с критериями гомологии (Remane, 1956), является косвенным аргументом в пользу гомологии F-V-системы зубров и крупного рогатого скота.

Таким образом, избыток гетерозигот по локусу F-V, а также сохранение относительно высокого разнообразия антигенов по другим системам групп крови (высокие значения μ у горных и кавказско-беловежских зубров) позволяет предположить, что в популяциях зубров идут процессы, приводящие к поддержанию генетического разнообразия, по эффекту своего действия превосходящие последствия высокого инбридинга и генетико-автоматических процессов.

Проблема потери генетического разнообразия и методов его оценки заслуживает отдельного обсуждения. Оценивая потери разнообразия эритроцитарных антигенов на основе данных типирования выборок из вольных популяций зубров и питомников, Сипко и Черкащенко (1989, с. 34—35) отмечали, что «в Окском заповеднике ... потеря генетического разнообразия по системам групп крови у молодняка в сравнении с маточным поголовьем составила 9,5%... Анализ популяции Беловежской пуши показал снижение генетического разнообразия по поколениям: молодое (до 5 лет), среднее (от 5 до 10 лет)

⁴ Вывод о том, что «обнаружен сдвиг в сторону преобладания гомозигот у зубров беловежской линии» (Сипко и др., 1993, с. 66; Сипко, Белоусова, 1993, с. 59; Белоусова, 1999, с. 35; Павлов, 1999), ошибочен и противоречит первичным данным, приведенным в первых двух из цитируемых работ. В действительности, корректная обработка этих первичных данных выявляет избыток гетерозигот по сравнению с ожидаемым в соответствии с уравнением Харди-Вайнберга, что было показано В.И. Черкащенко (Сипко, Черкащенко, 1989, с. 36) и подтверждено нашими расчетами.

по сравнению со старыми животными (10 и более лет) составило 10,03% и 3,46% соответственно». Однако материал, использованный в цитируемой работе, не может использоваться для обоснования подобных выводов. Так, в питомнике Окского заповедника и старшее, и младшее поколения вместе взятые были представлены всего 13 животными (Сипко и Черкащенко, 1989, с. 34). Оценки, сделанные на основе такой малой выборки, покажут недостоверность различий между поколениями, сколь велики они ни были бы. Для беловежской популяции объем материала не указан, однако, он был менее 49 экземпляров (суммарное количество исследованных в работе животных беловежской линии, в которое, помимо выборки из беловежской пушчи, вошли также зубры из питомника ПТЗ). Поэтому вывод авторов о потере генетического разнообразия, по-видимому, также не выдержит проверки на значимость (тем более что выборка была разделена на три возрастные группы). Таким образом, данные, полученные Сипко и Черкащенко и некритически процитированные в ряде работ по зубрам (Сипко, Каштанов, 1990; Сипко, Белоусова, 1993; Сипко и др., 1993, 1995; Пуцек и др., 1996; Павлов, 1999; Белоусова, 1999; Белоусова и др., 1999; Sipko et al., 1997), не могут служить для экспериментального обоснования потерь разнообразия и тем более для оценки их величины.

Корректная оценка утраты антигенов на основе экспериментальных исследований может быть сделана только при условии изучения **всех** представителей данного стада (тотальной совокупности, а не маленькой выборки из маленькой популяции). В действительности в Окском заповеднике была исследована только половина одновременно содержащихся животных, не включая родившихся в питомнике и выпущенных в вольные популяции. В Беловежской пушце исследовано не более 20% популяции, обитающей в белорусской части пушчи. Основной причиной потери генетического разнообразия является ограниченность численности семей, популяций и вида в целом. Поэтому оценки данного параметра чрезвычайно чувствительны к размеру выборок⁵. Поскольку в обозримом будущем не предвидится возможности тотального изучения генетических маркеров даже у некоторых стад зубров, оценки потерь генетического разнообразия могут быть сделаны только на основе теоретических расчетов и компьютерного моделирования. Примером реализации такого подхода могут служить оценки динамики генетического разнообразия в популяции беловежских зубров, приведенные выше в разделе «Полиморфизм ферментов и неферментных белков», или оценки, получаемые на основе генеалогических данных, рассмотрению которых посвящен следующий раздел настоящей главы.

Оценки генетического разнообразия зубров на основе генеалогического анализа

Оценки генетического разнообразия современных беловежских и кавказско-беловежских зубров на основе генеалогических данных были недавно получены И.П. Белоусовой (1993а, 1993б, 1999) и Белоусовой с соавторами (1999). Среди прочих, в рассмотрении включены стада Северо-Осетинского (Цейский заказник) и Тебердинского заповедников, обитающие на Центральном Кавказе; горные зубры в этом отношении пока не исследованы.

Работа основана на анализе полных родословных, от основателей до 1995 г. (ЕВРВ 1947—1996) или до выпуска в природу (для животных вольных популяций). Обработка данных проводилась с помощью компьютерных программ SPARKS (ISIS, 1991), GENES (Lacy, 1993) и DEMOGRAPHY (Bingaman, Ballow, 1986). Изученные параметры включали число основателей, сохранность исходного генофонда, сохранность геномов основателей, геномный эквивалент основателей, сохранность исходного генного разнообразия и среднее родство особей в каждой популяции.

⁵ Для иллюстрации неадекватности оценки потерь генетического разнообразия на основе выборочных данных приведем следующий пример. В семье, состоящей из родителей, сына и дочери, изучаются родители и дочь (3/4 семьи) и делается вывод о потере Y-хромосомы. В действительности, она сохранена в той части семьи, которая не вошла в изучаемую выборку. В семье могло бы быть и две или более дочерей и ни одного сына, тогда вывод о потере Y-хромосомы был бы правильным, однако он требует включения в анализ всех потомков данного отца. При изучении тотальной совокупности (даже небольшой по размеру) не требуется оценка значимости, поскольку мы имеем уже конечный результат и можем непосредственно определить (а не только оценить), какая часть разнообразия была сохранена, а какая утрачена. Но, повторим еще раз, это справедливо только при исследовании всей совокупности, а исследование выборки даст ошибочный результат.

В качестве основного показателя генетического разнообразия использован геномный эквивалент основателей (*FGE*), т. е. «то количество основателей с равным генетическим вкладом в популяцию, которое при отсутствии случайных потерь аллелей основателей у потомков будет обеспечивать такое же генетическое разнообразие, какое наблюдается в изучаемой популяции» (Lacy, 1989; Ballou, Lacy, 1995):

$$FGE = 1 / \sum (p_i^2 / r_i),$$

где p_i — генетический вклад i -го основателя, т. е. унаследованная от него доля генофонда популяции; r_i — доля аллелей i -го основателя, сохранившаяся у потомков (в современной популяции); суммирование велось по основателям. *FGE* является мерой генетической изменчивости популяции, выраженной в генетическом вкладе основателей.

Другой важный показатель — среднее родство особей (*MK*) — представляет собой среднее значение коэффициента родства между отдельной особью и членами популяции (включая данную особь) и количественно соответствует вероятности того, что два случайно взятых аллеля одного и того же локуса будут идентичны по происхождению (Lacy, 1995).

Изучение происхождения современных стад зубров показало, что их можно разбить на семь ветвей, различающихся географически (местами разведения) и по генетическому вкладу основателей (Белоусова, 1993а; 1999). Первая ветвь включает зубров беложевской линии разведения, а остальные — кавказско-беложевской. Последние разделяются на восточную-1, восточную-2, западную и три смешанные ветви (табл. 44). Можно видеть, что сохранность геномов основателей, даже в самой благополучной западной ветви, составляет всего 6. Среднее сходство геномов особей (родство) также очень высоко, в особенности в восточных ветвях, причем генетические характеристики прогрессивно ухудшаются во времени, что хорошо видно при сравнении данных по современным зубрам (табл. 44) с теми же характеристиками в 1946 г., когда в мире

Таблица 44

Генетические характеристики современных ветвей кавказско-беложевских и беложевских зубров, содержащихся в неволе, полученные на основе анализа родословных, по Белоусовой (1999)

Параметры	Беложевская линия	Кавказско-беложевская линия, ветви:					
		B1	B2	C1	C2	C3	З
Число основателей	7	10	11	12	12	12	12
Сохранность исходного генофонда, %	23.4	21.7	25.9	40.0	48.9	40.2	49.9
Сохранилось геномов основателей	2.8	2.6	3.1	4.8	5.9	4.8	6.0
Геномный эквивалент основателей (<i>FGE</i>)	1.4	1.6	1.8	2.4	3.0	2.9	2.7
Сохранность исходного генного разнообразия, %	36.7	57.3	66.4	79.6	83.3	82.5	81.6
Среднее родство особей популяции, % (<i>MK</i>)	36.3	31.3	27.3	20.8	16.7	17.5	18.5

Генетический вклад основателей, %							
№ ЕВРВ	Беложевская линия	B1	B2	C1	C2	C3	З
15	2.4	5.2	4.8	5.5	7.3	8.6	12.7
16	4.7	5.6	5.2	6.7	7.7	9.9	12.6
45	55.0	29.6	27.3	27.7	22.9	18.4	15.4
42	29.6	27.5	24.7	21.7	19.3	15.2	10.6
87	2.9	10.5	11.3	10.1	9.3	6.7	2.8
89	2.9	11.2	14.4	13.6	12.0	9.3	4.4
147	2.4	0.7	0.5	0.5	0.6	0.5	0.4
100		2.2	3.2	4.3	6.5	10.8	15.0
95		2.5	2.3	3.1	3.8	5.1	5.3
96		4.8	0.6	5.1	5.8	7.3	8.0
35			5.6	1.4	3.3	5.4	7.7
46				0.2	1.2	2.6	5.0

Примечание: B1 — восточная-1, B2 — восточная-2, C1 — смешанная-1, C2 — смешанная-2, C3 — смешанная-3 и З — западная ветви.

насчитывалось всего 67 особей, но имевшийся у них генетический материал был значительно богаче (табл. 45). В настоящее время из-за широкого использования в разведении восточных ветвей и зубров беловежской линии, отловленных в 1972—1984 гг. в вольном стаде польской части Беловежской пуши, около 70% содержащихся в неволе зубров относится к ветвям разведения с низкой сохранностью исходного генетического разнообразия. За последнее десятилетие сократилась численность групп, наиболее разнообразных генотипически (Белоусова, 1999). Тем не менее, при разведении зубров лишь в очень малой степени учитываются данные анализа родословных, в результате чего потери генетического разнообразия протекают быстрее, чем это могло бы быть при объединении усилий владельцев зубров всего мира для обеспечения научно обоснованного подбора животных для скрещиваний.

Таблица 45

Генетические характеристики беловежских и кавказско-беловежских зубров в 1946 г., полученные на основе анализа родословных, по Белоусовой (1999)

Параметры	Беловежская линия	Кавказско-беловежская линия, группы:				Сумма
		В	А	С	З	
Число основателей	7	9	5	8	9	12
Сохранность исходного генофонда, %	32.4	25.0	16.0	23.7	35.2	65.5
Сохранилось геномов основателей	3.9	3.0	1.9	2.8	4.2	7.9
Геномный эквивалент основателей (FGE)	1.7	2.3	1.5	1.9	3.0	4.5
Сохранность исходного генного разнообразия, %	40.8	58.7	28.0	49.1	62.5	88.8
Среднее родство особей популяции, % (МК)	30.3	21.5	33.0	26.1	17.0	11.2

Генетический вклад основателей, %						
№ ЕВРВ	Беловежская линия	В	А	С	З	Сумма
15	2.6	8.4	27.9	9.2	16.8	9.7
16	4.2	8.6	31.1	9.4	16.8	10.5
45	56.4	18.5			10.0	25.1
42	28.8	17.9			6.7	14.8
87	3.0	15.2		10.6		6.1
89	2.8	15.8		34.7		10.0
147	2.2					0.8
100		3.2	11.1	11.7	18.2	7.5
95		4.6	10.1	6.5	7.0	4.0
96		7.7	19.7	11.3	8.1	6.8
35				6.4	10.6	3.4
46					5.8	1.3

Примечание: В — восточная, А — амстердамская, С — шведская, и З — западная группы.

Все вольно живущие популяции зубров созданы в Восточной Европе и происходят от четырех из семи ветвей современных зубров: беловежской, восточной-1, восточной-2 и смешанной-1. Генетическое разнообразие этих ветвей относительно низко (в сравнении с сохранившимся в мире разнообразием: табл. 44), что в значительной степени определяет характеристики вольных стад.

В табл. 46 представлены результаты генеалогического анализа вольных стад на момент их создания. В каждом из них сохранена лишь небольшая часть исходного генетического разнообразия (максимум 61,2%), не более 3,5 геномов основателей, причем геномный эквивалент основателей не превышает 1,9, а минимальное значение среднего показателя родства составляет 26,2%. Следует иметь в виду, что после создания стад, в процессе их изолированного существования, генетическое разнообразие продолжало снижаться за счет дрейфа генов (ограниченности численности популяций). Среди вольных популяций наилучшие генетические показатели характеризуют зубров Цейского заказника. При создании данной популяции сюда почти одновременно (1964—1968)

завезли 47 животных, происходящих из разных зубропитомников (см. главу 2), что несомненно способствовало относительно высокому исходному генетическому разнообразию. Вместе с тем, остальные вольные популяции лишь незначительно уступают цейской по изученным параметрам. Более того, анализ родословных выявил высокое сходство между стадами беловежской и кавказско-беловежской линий, сформированными в значительной мере из потомков одних и тех же «базовых животных» (Белоусова, 1999; Белоусова и др., 1999).

Следует подчеркнуть, что все использовавшиеся модели и компьютерные оценки генетических параметров основаны на предположении об отсутствии селективных различий между генотипами (нейтральная модель). Поэтому они отражают потери разнообразия, связанные с ограниченностью численности животных и инбридингом. При условии селективных преимуществ гетерозигот и (или) особей с наиболее своеобразными генотипами потери генетического разнообразия будут осуществляться медленнее. Изложенные выше данные по полиморфизму белков и эритроцитарных антигенов указывают, что действие селективных механизмов, направленных на сохранение генетического разнообразия в стадах зубров, весьма вероятно. На то же указывают исследования по связи выхода молодняка с *FGE* и *MK* в семейных группах (табл. 47—49). В свете этих данных полученные значения параметров генетического разнообразия в популяциях зубров (табл. 44—46) следует рассматривать как оценки снизу.

Вопрос о влиянии родственного скрещивания на жизнеспособность зубров был поднят еще в конце XIX века в связи с дискуссией о неблагоприятном состоянии зубров Беловежской пуши (Büchner, 1895; Карцов, 1903; Кулагин, 1919; и др.). В качестве одной из причин выдвигалось вырождение в результате близкого родства зубров пуши и предпринимались специальные шаги для получения аутбредного потомства (см. главу 2). Однако было показано, что сокращение плодовитости, понижение сопротивляемости к заболеваниям, повышение смертности и прочие негативные явления, отмеченные в популяции зубров во второй половине XIX века, были связаны, в первую очередь, с резким ухудшением естественных пастбищ, истреблением лесного подроста и нарушением естественного возобновления леса из-за перенаселения угодий копытными, которых специально привозили сюда для увеличения поголовья охотничье-промысловых видов (Карцов, 1903; Врублевский, 1912; Соколов, 1959). Опыт работ по восстановлению зубров в последние десятилетия показал их высокую устойчивость к негативным последствиям инбридинга и снижения генетического разнообразия.

В частности, несмотря на инбредное разведение, рост численности горных зубров в Кавказском заповеднике после 1950 г. не уступал таковому беловежской популяции в первой половине XIX века, и к 1960 г. поголовье возросло в десять раз. В период с 1960 по 1988 гг. ежегодный прирост популяции составлял в среднем 7% (см. главу 9). В других стадах зубров также наблюдался рост численности, хотя и не столь значительный, как в популяции Кавказского заповедника. Так, численность зубров Нальчикского охотхозяйства за 24 года выросла в 3,5 раза, численность зубров в Цейском заказнике за 19 лет увеличилась в 3,3 раза, в Тебердинском за 15 лет — в 2,5 раза. По мнению А.С. Немцева (1988), относительно низкий рост численности в этих стадах в первую очередь связан с недостаточными кормовыми ресурсами и пространством для расселения и недостаточным охраняемым режимом в районах интродукции, а не с «внутренними причинами», такими как потеря генетического разнообразия и инбридинг. Высокие темпы роста численности характеризовали также популяции как польской, так и белорусской частей Беловежской пуши (Kraśniński, 1994; Буневич, 1999). В частности, средний прирост белорусской популяции с 1971 по 1996 г. составлял 15%, что более чем вдвое превышает прирост численности зубров в Беловежской популяции первой половине XIX века (см. табл. 5). Эти данные, хотя и косвенно, свидетельствуют об отсутствии инбредной депрессии в стадах зубров, интродуцированных в период после Второй мировой войны в разные районы бывшего СССР и Польши.

Г. Слэтис (Slatis, 1960) исследовал влияние инбридинга на состояние зубров и показал, что в мировой популяции 1924—1954 гг. не наблюдалось инбредной депрессии. Автор объяснял это тем, что летальные гены и их комбинации были утрачены популяцией в процессе предшествующего разведения зубров в неволе. К аналогичным выводам пришел В. Онопик (Onopiuk, 1984) на основе изучения зубров Беловежской пуши. Вместе с тем, В. Олех (Olech, 1987) показала наличие достоверной связи коэффициента инбридинга со смертностью молодняка и с продолжительностью жизни животных.

Генетические характеристики зубров Тебердинского и Северо-Осетинского заповедников в сравнении с другими вольными стадами кавказско-беловежских и беловежских зубров, полученные на основе анализа родословных на момент создания стад, по Белоусовой (1999)

Параметры	Стада кавказско-беловежской линии зубров										Стада беловежской линии зубров						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Число основателей	10	9	10	10	9	9	9	10	10	10	11	7	7	7	7	7	
Сохранность исходного генофонда, %	29.2	19.9	23.8	21.2	18.9	20.6	19.8	26.4	24.5	22.9	38.5	41.8	44.3	37.9	26.0	27.7	47.0
Сохранность геномов основателей	3.5	2.4	2.9	2.5	2.5	2.5	2.4	3.2	2.9	3.0	4.6	2.9	3.1	2.6	1.8	1.9	3.3
Геномный эквивалент основателей (FGE)	1.9	1.5	1.7	1.6	1.6	1.7	1.6	1.9	1.7	1.6	2.0	1.4	1.5	1.4	1.2	1.2	1.6
Сохранность исходного геномообразия, %	61.2	50.8	59.1	56.5	50.8	53.4	51.1	61.1	58.6	57.6	68.8	37.4	39.4	37.4	34.2	34.5	40.1
Среднее родство особей популяции, % (МК)	26.2	32.8	28.5	28.5	32.8	28.7	28.5	26.5	28.5	32.8	24.9	35.0	32.6	35.4	42.4	40.8	31.7

* 1—7 — ветвь восточная: 1 — цейское, 2 — тебердинское, 3 — цуманское, 4 — даневское, 5 — надворнянское, 6 — майданское, 7 — сары-челекское, 8 — бещадское (ветвь восточная-2), 9—10 — ветвь смешанная: 9 — буковинское, 10 — скнятинское, 11 — совокупная популяция кавказско-беловежских зубров, 12—17 — беловежская ветвь: 12 — беловежское (Беларусь), 13 — беловежское (Польша), 14 — борецкой пуши, 15 — борисовское, 16 — панивежское, 17 — совокупная популяция беловежских зубров.

Таблица 47

Связь выхода молодняка и геномного эквивалента основателей (FGE) в семейных группах Приокско-Террасного заповедника (1950—1995) по Белоусовой (1999)

FGE	Число групп	Выход молодняка, %
0.9 < FGE > 1.0	9	27.4 ± 7.7
1.0 < FGE > 1.1	17	36.9 ± 6.0
1.1 < FGE > 1.2	33	37.4 ± 4.0
1.2 < FGE > 1.3	27	44.9 ± 5.5
1.3 < FGE > 1.4	33	73.3 ± 4.9
1.4 < FGE > 1.5	27	62.9 ± 6.1

Коэффициент корреляции $r = 0,33$, $p = 0,01$

Таблица 48

Связь выхода молодняка и среднего родства особей (МК) в семейных группах Приокско-Террасного заповедника (1950—1995) по Белоусовой (1999)

FGE	Число групп	Выход молодняка, %
МК < 35	29	46.7 ± 6.5
35 < МК > 40	50	66.4 ± 4.3
40 < МК > 45	38	43.2 ± 4.1
45 < МК > 50	21	41.7 ± 6.4
МК > 50	7	25.7 ± 9.1

Коэффициент корреляции $r = 0,32$, $p = 0,01$

Таблица 49

Связь выхода молодняка и среднего родства самца и самок (МК) в семейных группах Приокско-Террасного заповедника (1950—1995) по Белоусовой (1999)

FGE	Число групп	Выход молодняка, %
МК < 30	20	55.1 ± 9.4
30 < МК > 35	33	61.6 ± 5.1
35 < МК > 40	38	55.8 ± 5.4
40 < МК > 45	34	42.0 ± 4.1
45 < МК > 50	12	36.1 ± 7.6
МК > 50	8	32.1 ± 8.4

Коэффициент корреляции $r = 0,33$, $p = 0,01$

И.П. Белоусова (1993а) изучала влияние инбридинга на ряд витальных характеристик зубров, содержащихся в питомниках России. Значения коэффициента инбридинга были рассчитаны для каждого животного на глубину девяти поколений, определена перинатальная гибель (мёртворождения и гибель в течение первого месяца жизни), гибель животных до достижения трехлетнего возраста, плодовитость самок, т. е. основные показатели репродукции животных, которые, как принято считать, в первую очередь отражают инбредную депрессию. Ни по одному параметру не было установлено статистически значимой связи с уровнем инбридинга, несмотря на то, что значения коэффициента инбридинга у отдельных животных превышали 50%. Вместе с тем, как видно из табл. 47—49, репродуктивные параметры зависят от генетического разнообразия и родства между животными в семейных группах. Причем характер связи дает указание на возможное существование пороговых эффектов: при относительно высоких значениях геномного эквивалента основателей связь с выходом молодняка практически отсутствует, тогда как при его снижении (ниже порогового уровня) выход молодняка резко сокращается. То же относится и к повышению среднего родства между особями

выше некоего (порогового) уровня. В настоящее время эти пороговые значения достигнуты значительной частью исследованных групп, т. е. популяция подошла к опасной черте, после которой, даже в условиях защиты от негативных внешних воздействий, ей грозит вымирание (по внутренним причинам). В этой связи последовательное применение результатов анализа родословных в практике разведения зубров становится насущной необходимостью.

К сожалению, для горных зубров не было проведено оценок генетических характеристик на основе анализа родословных. Получение этих оценок крайне желательно для сравнения с таковыми у разных ветвей беловежской и кавказско-беловежской линий разведения, а также для лучшего понимания генетической структуры самих горных зубров.

Заключение

Изучение генетического разнообразия зубров позволяет заключить:

(1) Беловежская, кавказско-беловежской и горная линии разведения зубров с территории бывшего СССР статистически незначимо отличаются друг от друга по частотам полиморфных аллелей белковых локусов; они выглядят как выборки из единой популяции.

(2) Распределения частот фенотипов полиморфных белковых локусов в популяциях зубров Польши и бывшего СССР близко к ожидаемому в соответствии с распределением Харди-Вайнберга. Большинство тестов не выявляет достоверных отличий от равновесия; только критерий знаков указывает на отклонение в сторону избытка гетерозигот.

(3) Популяции зубров бывшего СССР и Польши незначимо отличаются по уровню гетерозиготности. Гетерозиготность зубров незначимо отличается от средней гетерозиготности млекопитающих.

(4) Белковый полиморфизм вида *Bison bonasus* может рассматриваться как унаследованный от предкового вида *Bison priscus*. На протяжении всего голоцена темпы снижения генетической изменчивости зубров были невысоки.

(5) Несмотря на то, что современные зубры прошли через несколько «бутылочных горлышек» резкого падения численности, они сохранили достаточно высокое разнообразие эритроцитарных антигенов. У них выявлено 50 из 57 тестируемых антигенов, и уровень внутривидового разнообразия, количественно оцененный с помощью μ -критерия, сопоставим с таковым у американских бизонов и яков. Беловежская линия разведения отличается достоверным снижением разнообразия (по μ -критерию) по сравнению с кавказско-беловежской и горной, что согласуется с их происхождением от наименьшего числа основателей (пяти базовых животных) и очень высоким уровнем инбридинга.

(6) В ряде популяций выявлен избыток гетерозигот по локусу F-V по сравнению с ожидаемым в соответствии с уравнением Харди-Вайнберга. Этот факт, а также сохранение высокого разнообразия антигенов по другим системам групп крови позволяет предположить, что в популяциях зубров действуют механизмы, приводящие к поддержанию генетического разнообразия, по эффекту своего действия превосходящие последствия высокого инбридинга и генетико-автоматических процессов.

(7) Наиболее полные и ценные данные по динамике генетического разнообразия зубров получены на основе анализа родословных. Показано, что всех современных зубров беловежской и кавказско-беловежской линий разведения можно разделить на семь ветвей, различающихся по географическому распространению и генетическому вкладу основателей. Получены количественные оценки параметров генетического разнообразия и родства в каждой из ветвей и в мегапопуляции в целом.

(8) Во всех ветвях зубров отмечено значительное снижение генетического разнообразия, унаследованного от основателей. Показатели генетического разнообразия и сходства особей ухудшаются и приближаются к предельно допустимым значениям. Наиболее низкое разнообразие и наиболее высокие показатели родства между животными наблюдаются в беловежской линии и в восточных ветвях кавказско-беловежской линии, тогда как в западной ветви отмечены меньшие потери разнообразия и более низкое значение среднего родства особей.

(9) В настоящее время в работах по разведению зубров недостаточно учитываются результаты генеалогического анализа, в результате чего потери генетического разнообразия происходят существенно более высокими темпами, чем можно было бы обеспечить при оптимизации подбора производителей. До настоящего времени преобладает тенденция, ориентированная исключительно на наращивание поголовья, в разведении преимущественно используются зубры беловежской линии и восточных ветвей кавказско-беловежской, отличающиеся наиболее низкими параметрами генетического разнообразия и наивысшими средними коэффициентами родства особей.

(10) Вольные популяции зубров происходят почти исключительно от ветвей, характеризующихся низкими параметрами генетического разнообразия и высоким средним родством между особями.

(11) Показано наличие связи выхода молодняка с геномным эквивалентом основателей и средним родством особей в семейных группах.

(12) Полученные результаты указывают на необходимость расширения исследований по генетическому полиморфизму зубров на материале большего объема, охватывающего больший набор популяций. В первую очередь это относится к зубрам Кавказского региона, где генетический полиморфизм был исследован всего у 23 животных горной линии.

(14) Необходимо использование результатов генеалогического анализа в практической работе по разведению зубров и созданию вольных популяций.

Глава 8. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИКА ЗУБРА

Дифференциация зубров и американских бизонов по эритроцитарным антигенам

Генетическая дифференциация современных зубров исследуется на материале по частотам эритроцитарных антигенов, поскольку статистически достоверные различия между линиями зубров выявлены как по системам групп крови, так и по отдельным антигенам. Кроме того, ранее было проведено типирование ряда антигенов американских бизонов с помощью антисывороток крупного рогатого скота (Stormont et al., 1961; Peden, Kraay, 1979), что позволяет сравнить уровень генетической дифференциации зубров и бизонов.

В качестве количественной меры дифференциации использована статистика G_{st} , предложенная М. Неем (Nei, 1975):

$$G_{st} = (H_T - H_S) / H_T,$$
$$H_T = 1 - \sum \hat{P}_i^2,$$
$$H_S = 1/k (1 - \sum P_{is}^2),$$

где k — количество субпопуляций (групп, выборок); $\sum \hat{P}_i^2$ — сумма квадратов средних частот аллелей во всей популяции, суммирование производится по количеству аллелей в локусе; $\sum P_{is}^2$ — сумма квадратов частот аллелей в субпопуляциях, суммирование производится по количеству аллелей и субпопуляций.

Полученные нами значения G_{st} показывают, что линии разведения зубров статистически значимо дифференцированы как по большинству эритроцитарных антигенов, так и по системам групп крови (в отличие от дифференциации по ферментным и неферментным белковым локусам). По 50 полиморфным антигенам в трех линиях разведения зубров $G_{st} = 5,90\%$.

Сравнительный анализ генетической дифференциации зубров и бизонов проводится по 13 эритроцитарным антигенам, тестированным в выборках из семи стад зубров (табл. 34) и семи стад бизонов, пять из которых относятся к подвиду *Bison bison bison*, одно — к *Bison bison athabascae* и одно состоит из межподвидовых гибридов (Stormont et al., 1961, Peden, Kraay, 1979). Степные бизоны (*B. b. bison*) были исследованы в Национальном бизоньем заповеднике, Монтана (National Bison Range, выборка 8); Заповеднике острова Святая Каталина, Калифорния (Santa Catalina Island

Conservancy, выборка 9); заказнике Гор Вичита, Оклахома (Wichita Mountains Wildlife Refuge, 10 и 11) и Национальном парке Лосиный Остров, Альберта (Elk Island National Park, 12). В последнем изучено также стадо лесного бизона (*B. b. athabascae*, выборка 13). Гибридная популяция степных и лесных бизонов исследована в Национальном парке лесных бизонов (Wood Buffalo National Park, 14).

Для оценки различий между видами по генетической дифференциации вычислены 95%-ные бутстреп доверительные интервалы (Bryce, 1990; Efron, Tibshirani, 1993). Медианная оценка G_{st} для стад зубров составила 14,43% (95% доверительный интервал — 8,47–24,25%), а для стад бизонов — 11,03% (95% доверительный интервал — 6,92–16,29%). Как видно из этих данных, зубры и бизоны близки друг другу по генетической дифференциации стад (различия статистически незначимы). Принимая во внимание значительно лучшее состояние популяций американских бизонов по сравнению с зубрами, этот результат представляется достаточно неожиданным и указывает на сохранение довольно высокого антигенного разнообразия зубров. Таким образом, и межпопуляционное и внутривидовое (оцененное выше с помощью μ -критерия) антигенное разнообразие зубров относительно высоко, сопоставимо с таковым бизонов.

Для сравнения генетической структуры стад зубров и бизонов мы рассчитали стандартные генетические расстояния Нея (Nei, 1972), и на основе матрицы генетических расстояний была проведена процедура многомерного шкалирования (Kruskal, 1977) и кластеризации по С. Рао (Rao, 1977). Выделение кластеров проведено по пороговому значению генетических расстояний между парами сравниваемых выборок. За пороговое значение принята дистанция 0,80, приблизительно равная медиане генетических расстояний в пределах каждого вида. Результаты представлены на рис. 23. Можно видеть, что виды *Bison bonasus* и *Bison bison* образуют два отчетливых непересекающихся кластера. При заданном пороговом значении кластеры внутри видов пересекаются, т. е. все точки (проекции стад на главные координатные оси) объединяются в группы в соответствии с генетическими расстояниями между ними.

Близость стад зубров кавказско-беловежской линии разведения из питомников Окского (ОГЗ) и Приокско-Террасного (ПТЗ) заповедников (субкластер, объединяющий точки 2–3) объясняется общностью их происхождения. Питомник ПТЗ был организован в 1948 г. и получил животных из Беловежской пуши. Питомник ОГЗ получил большую часть животных непосредственно из Приокско-Террасного заповедника и только два зубра были доставлены из Беловежской пуши. Субкластер 2–3 включает также в себя стадо зубров беловежской линии ПТЗ (7). Это также отражает общность происхождения, поскольку на протяжении всего существования питомника ПТЗ здесь содержались обе линии разведения и практиковалось периодическое «прилитие крови» беловежских зубров кавказско-беловежским. Объединение стад кавказско-беловежских зубров Надворнянского заказника и ПТЗ (субкластер 1–3) объясняется тем, что Надворнянский заказник изначально получил животных из ОГЗ, стадо которого ведет свое начало от животных Центрального зубропитомника ПТЗ (Павлов, 1999).

Причину тесной связи стад, образующих субкластер 2–4–5–6, объяснить сложнее, однако и она в значительной мере объясняется происхождением стад. Относительно небольшое генетическое расстояние между горными зубрами КГЗ (4) и Нальчикского охотхозяйства (5) естественно, поскольку последнее было основано в 1959 г. за счет отселения группы горных зубров из КГЗ (см. главу 2). Кластеризация горных зубров со стадом кавказско-беловежской линии Окского заповедника связана с историей формирования стад горных зубров и отражает генетический вклад 15 быков кавказско-беловежской линии. После создания стада Нальчикского охотхозяйства (5) сюда было дополнительно завезено 13 (10 самцов и 3 самки) животных из ОГЗ, 14 кавказско-беловежских зубров (7 самцов и 7 самок) из Беловежской пуши⁶ и всего три самца из

⁶ В настоящее время Беловежская пуща населена исключительно животными беловежской линии разведения, хотя сразу после Второй мировой войны там содержали животных как беловежской, так и кавказско-беловежской линий. В 60-е годы разведение кавказско-беловежских зубров в пуще было прекращено, в связи с чем их отправили в ряд вольных популяций, в частности в Цейский заказник и Нальчикское охотхозяйство. Сходство кавказско-беловежских и беловежских зубров из питомника Беловежской пуши и их отличие от животных обеих линий из питомника ПТЗ могло возникнуть в результате «прилития крови» местных животных беловежской линии.

ПТЗ. Последние могли быть полностью отстранены от размножения, не выдерживая конкуренции с местными самцами. Это объясняет малые расстояния между точками 2–5–6 и большую дистанцированность зубров из ПТЗ. Однако мы не можем предложить аналогичных соображений для обоснования близости современных зубров Кавказского заповедника и Беловежской пуци (точки 4 и 6).

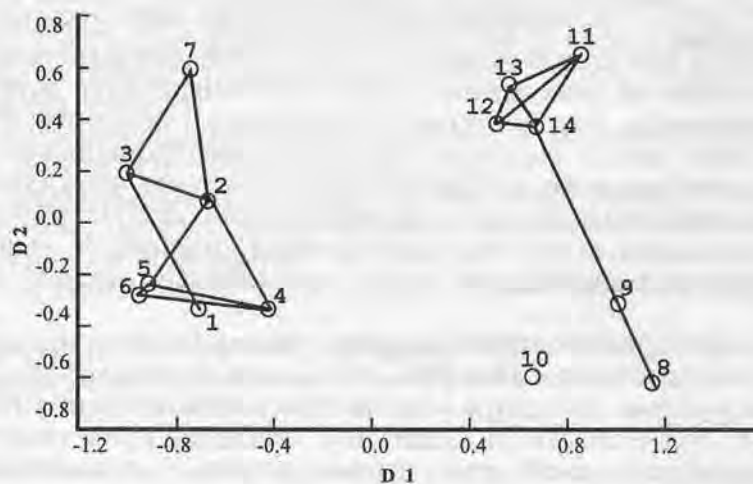


Рис. 23. Положение стад зубров и бизонов в плоскости двух главных координатных осей многомерного шкалирования матрицы генетических дистанций для 13 эритроцитарных антигенов: 1 — надворнянское стадо, 2 — стадо кавказско-беловежской линии из Окского заповедника, 3 — стадо кавказско-беловежской линии из Приокско-Террасного заповедника, 4 — горные зубры Кавказского заповедника, 5 — стадо горных зубров Нальчикского охотхозяйства, 6 — зубры Беловежской пуци, 7 — беловежская линия Приокско-Террасного заповедника; 8 — стадо степных бизонов из Национального заповедника бизонов, Монтана (National Bison Range), 9 — степные бизоны заповедника острова Святая Каталина, Калифорния (Santa Catalina Island Conservancy), 10, 11 — степные бизоны Заповедника дикой природы Вичита Монтаны (Оклахома), 12 — степные бизоны Национального парка Лосинового острова, Альберта (Elk Island National Park), 13 — лесные бизоны Национального парка Лосинового острова; 14 — гибриды из Национального парка лесных бизонов (Wood Buffalo National Park).

Кластеризация стад американских бизонов поддается столь же хорошей интерпретации с позиций общности происхождения и обмена между стадами. Наиболее компактный субкластер 11–12–13–14 формируют стада бизонов, относящиеся к разным подвидам: степному (11–12) и лесному (13), а также гибридам между ними (14). Стадо бизонов (14) Национального парка лесных бизонов произошло в результате гибридизации 1500 лесных бизонов из этого национального парка и 6700 степных бизонов Национального парка Лосинового острова. Эти данные объясняют тесную связь между стадами 12–13–14. В этот же субкластер входит стадо степных бизонов (11) заказника Гор Вичита, сформированное в свое время из стад бизонов Техаса и Канзаса (Peden, Краау, 1979). Интересно отметить, что степные бизоны заповедника Святой Каталины образуют субкластер (9–14) со стадом гибридных бизонов, а не степных. По-видимому, разные подвиды не дифференцированы в отношении частот антигенов, и последние не отражают таксономический статус, по крайней мере у современных популяций бизонов. Педен и Краау (Peden, Краау, 1979) отмечают, что при дискриминантном анализе, основанном на частотах антигенов, только 53% степных бизонов из Национального парка Лосинового острова, где обитают степные и лесные бизоны, были классифицированы правильно.

Сопоставим соотношение генетической изменчивости в стадах зубров и бизонов на двух иерархических уровнях, определив уровень генетического разнообразия внутри выборок (стад), внутри выделенных групп и между группами (по Chakraborty, 1994). Рассмотрим два варианта классификации. В первом случае группировка проведена на основе принадлежности стад к определенным линиям разведения зубров и подвидам бизонов (межподвидовые гибриды включены в группу *B. b. athabascae*). Во втором случае группы объединяют стада на основе кластеризации, обсуждавшейся выше. Пороговое значение для выделения кластеров несколько изменено так, чтобы внутри каждого

вида образовались непересекающиеся кластеры ($d < 0,064$ для зубров и $d < 0,090$ для бизонов). Результаты обоих вариантов приведены в табл. 50. При разном способе группировки соотношение внутри- и межгруппового разнообразия меняется на обратное, что наиболее отчетливо видно у бизонов. Это свидетельствует о том, что максимальная генетическая дифференциация по антигенам наблюдается не при сравнении подвидов, а при сравнении кластеров стад, связанных общностью происхождения и территориальной близостью.

Таблица 50

Соотношение генетического разнообразия у видов *Bison bonasus* и *Bison bison* на разных иерархических уровнях: внутри стад (G_T), внутри групп стад (G_{pt}), между группами (G_{st})

Вид	Группы выделены на основе					
	принадлежности к определенным формам ¹			предварительной кластеризации		
	G_T	G_{pt}	G_{st}	G_T	G_{pt}	G_{st}
<i>B. bonasus</i>	0.853	0.092	0.055	0.852	0.059	0.089
<i>B. bison</i>	0.716	0.238	0.046	0.716	0.058	0.226

¹ принадлежность стад к определенным линиям разведения зубров и подвидам бизонов.

У зубров соотношение внутри- и межгрупповой генетической изменчивости при разном способе группировки стад меняется не столь явно, как у бизонов. Этот факт ставит под сомнение справедливость вывода, особенно если принять во внимание большую ширину 95%-ных доверительных интервалов. Для прояснения этого вопроса мы получили бутстреп доверительные интервалы для каждого из 13 полиморфных антигенов. Оказалось, что в 30% случаев (по 4 антигенам) межгрупповое разнообразие статистически значимо выше по сравнению с внутригрупповым (табл. 51).

Таблица 51

Соотношение генетического разнообразия у зубров (*Bison bonasus*) по 13 полиморфным антигенам на разных иерархических уровнях: внутри групп стад (G_{pt}) и между группами (G_{st}); 95%-ные бутстреп доверительные интервалы; группы выделены по результатам кластеризации при пороговой генетической дистанции $d < 0.064$

Система	Антиген	G_{pt}	95% интервал	G_{st}	95% интервал
A	A ₁	0.0227	0.0018—0.0708	0.1756	0.1405—0.0227
	A ₂	0.0248	0.0030—0.0841	0.0879	0.0413—0.1542
	Z	0.0647	0.0154—0.1356	0.0281	0.0053—0.0458
B	O ₂	0.0263	0.0033—0.0836	0.0485	0.0160—0.0942
	A ₂ '	0.0874	0.0243—0.1635	0.1580	0.1083—0.2298
	E ₂	0.0973	—	0.0278	—
	E ₃	0.0480	0.0094—0.0961	0.0401	0.0068—0.1379
	Q	0.0265	0.0039—0.0698	0.1266	0.0753—0.2448
S	S ₁	0.0168	—	0.0604	—
F	F	0.0184	0.0024—0.0638	0.0662	0.0311—0.1243
	V	0.0353	0.0049—0.0950	0.1736	0.0857—0.2866
L	L	0.0272	0.0057—0.0622	0.1590	0.0600—0.2942
Z	Z	0.0896	0.0321—0.1618	0.1220	0.0537—0.2001

Примечание: по антигенам E₂ и S₁ получить доверительные интервалы не удалось.

Обращает на себя внимание, что при таком выделении кластеров происходит разделение на стада, обитающие в природных условиях и в питомнике. Кластер 2—3—7 образован стадами беловежской и кавказско-беловежской линий, которые, по-

мимо общности происхождения и территориальной близости, объединяет между собой еще один признак — содержание в питомниках. В проекции на вторую координатную ось они занимают область положительных значений (рис. 23). Стада зубров, образующие замкнутые кластеры 4—5—6 и 1, проецируются в область отрицательных значений второй оси. Таким образом, вторую ось можно интерпретировать как фактор, дифференцирующий стада зубров, обитающие в природных условиях и в питомниках. Такая интерпретация позволяет высказать предположение о селективной природе генетической дифференциации вольных популяций зубров и зубров из питомников. Последние находятся в стрессовых условиях существования, они лишены возможности саморегуляции плотности популяции, обитают в иной инфекционной среде, среди них повышена вероятность заражения паразитами. Противостоять такому давлению среды может только иммунная система, вырабатывая определенные антитела. Вольные популяции могут подвергаться давлению сходных, но не идентичных факторов окружающей среды и на этой основе возможно достижение генетической дифференциации. Естественный отбор может приводить к изменению частот разных антигенов, способствующему адаптации популяций к локальным условиям среды обитания. У нас нет прямых доказательств влияния естественного отбора на формирование пула антигенов зубров. Однако гипотеза о ведущей роли естественного отбора как фактора генетической дифференциации стад зубров, на наш взгляд, не менее правомерна, чем предположение о доминирующем влиянии инбридинга и истории формирования стад.

Положение зубров среди быков трибы *Vovini* по данным об эритроцитарных антигенах

Использование генетических маркеров для выяснения филогенетических отношений дополняет реконструкции, получаемые на основе морфологических и морфофункциональных характеристик. Основное достоинство генетических параметров состоит в значительно меньшей связи между ними и адаптивными преобразованиями, т. е. практически полном отсутствии параллелизмов и конвергенций, и следовательно, существовании относительно тесной связи между генетическими различиями и временем дивергенции таксонов.

Быки представляют собой прогрессивную ветвь полорогих — наиболее молодой и эволюционно продвинутой группы копытных в современных наземных сообществах, что обеспечило высокие темпы морфологической эволюции. Вместе с тем, относительно молодой возраст видов и родов этой группы определяет сохранение высокого генетического сходства. Последнее, в частности, проявилось в возможности типирования эритроцитарных антигенов целого ряда видов с помощью антисывороток для одного вида (крупного рогатого скота). Значительная морфологическая дифференциация в сочетании с генетической близостью, в частности, возможностью межвидовой и даже межродовой гибридизации, создает дополнительные проблемы для выяснения таксономической структуры группы. Исследования последнего времени дали новые данные, подтверждающие значительное генетическое сходство трибы быков и буйволов, что породило тенденцию к занижению ранга входящих в нее таксонов. Например, неоднократно предлагалось объединить всех буйволов: *Bubalus* H. Smith, 1827, *Anoa* H. Smith, 1827 и *Syncerus* Hodgson, 1847 в род *Bubalus*; всех настоящих быков: *Bison* H. Smith, 1827, *Bos* L. 1758, *Poephagus* Gray, 1843 и *Bibos* Hodgson, 1837 в род *Bos*; а зубра *Bison bonasus* и американского бизона *B. bison* рассматривать в ранге подвидов одного вида (Bohlken, 1958, 1961; Stormont et al., 1961; Van Gelder, 1977; Соколов, 1979а; Vaccus et al., 1983; Miyamoto et al., 1989; Рысков и др., 1994; Сипко и др., 1997). Возникновение этой тенденции в значительной степени связано с недооценкой принципиальных различий эволюционных событий на генетическом (биохимическом) и морфологическом уровнях организации. Если темпы преобразования генетических характеристик в определенном отношении пропорциональны времени, прошедшему с момента дивергенции таксонов (хотя и несколько меняются во времени), то темпы морфологической эволюции варьируют настолько сильно, что очень слабо связаны со временем. Вместе с тем, именно морфологические и связанные с ними адаптационные преобразования определяют статус и ранг таксонов. Таким образом, генетические характеристики могут использоваться лишь как вспомогатель-

ные для определения таксономической структуры группы, но они крайне ценны для выяснения последовательности дивергенции таксонов и относительной продолжительности их существования.

Дифференциация ряда представителей трибы Bovini по совокупности эритроцитарных антигенов была недавно проанализирована Раутиан и соавторами (Раутиан, Агаджанян, 1999; Раутиан и др., 2000а). Основные результаты этих работ изложены в настоящем разделе.

Материалом служили данные о частотах антигенов групп крови в выборках из популяций *Bubalus bubalis* (4 выборки), *Bison bonasus* (8), *B. bison* (7), *Poephagus grunniens* (3), *Bos indicus* (2) и *B. taurus* (89), полученные с помощью антисывороток для крупного рогатого скота (Stormont et al., 1961; Makaveyev, 1968; Susuki, Amano, 1973; Peden, Kraay, 1979; Машуров, 1980; Сороковой и др., 1982; Уханов и др., 1993; Фонд антигенов..., 1994; Сипко и др., 1995; Раутиан, Сипко, 1997). Поскольку *B. taurus* (КРС) представлен очень большим количеством выборок, включение их в полном объеме в обработку превратило бы работу в обсуждение генетической дифференциации внутри данного вида, тогда как наша цель состоит в выяснении в первую очередь межвидовых отношений. В этой связи, мы объединили данные по КРС в несколько групп и включили в межвидовые сравнения средние значения частот антигенов у семи форм КРС, выделяемых по признакам черепа (Колесник, 1949): *Bos taurus primigenius*, *B. t. turanomonolicus*, *B. t. frontosus*, *B. t. brachycephalus*, *B. t. aceratos*, и *B. t. brachyceros*, а также серого украинского скота, относящегося к форме *B. t. primigenius*, но отличающегося рядом черт, сближающих его с предковой формой тура.

Все шесть изученных видов быков (31 выборка) оказалось возможным сравнить по частотам 14 антигенов, протипированных в каждой выборке. Однако при исключении из рассмотрения американских бизонов, количество антигенов, исследованных в остальных выборках, возрастает до 48. На их основе проведен сравнительный анализ пяти видов. Были рассчитаны хордовые генетические расстояния между всеми выборками по формуле Кавалли-Сфорца и Эдвардса (Cavalli-Sforza, Edwards 1967). Полученные матрицы генетических расстояний проанализированы методом многомерного шкалирования (Kruskal, 1964).

На рис. 24 представлено взаимное положение выборок азиатских буйволов, зубров, бизонов, яков, КРС и зебу в пространстве двух первых координат многомерного шкалирования, полученных на основе генетических расстояний по частотам антигенов групп крови. Точки, отражающие выборки одного вида, в основном группируются ближе друг к другу, чем к другим видам.

На видовом уровне наиболее удаленными от остальных оказались буйволы. Это соответствует их традиционному систематическому положению: выделению в отдельную подтрибу *Vubalina*, а иногда и трибу (Флеров, 1979), и древнему обособлению этой филогенетической ветви, прослеживаемой с миоплиоцена (Соколов, 1953; Флеров, 1979). Различные формы КРС располагаются наиболее компактно; зебу обособлены от них, но удалены в меньшей степени, чем от других рассматриваемых форм. Выборки зубров также образуют общую группу, не пересекающуюся с группой КРС (рис. 24а, 24б). Яки на обоих рисунках (как в случае 48, так и 14 антигенов) ближе всех примыкают к зубрам. Они удалены от последних значительно меньше, чем от КРС. Это достаточно неожиданный результат, т. к. яков традиционно сближают и нередко включают в род *Bos* (Соколов И., 1953; Соколов В., 1979а; etc.).

Обращает на себя внимание сильная обособленность *Bison bison* от остальных форм, уступающая только обособленности буйволов (рис. 24а). Возможно, это свидетельствует о недооценке дистанции и времени дивергенции внутри рода *Bison*. Возможно, известную роль в положении популяций бизонов могла сыграть примесь домашнего скота (*Bos taurus*), наличие которой в некоторых вольных популяциях американских бизонов было недавно обнаружено генетическими методами (Janecsek et al., 1996; Ward et al., 2001). Во всяком случае, сохранение несомненной морфологической близости представителей рода *Bison* сопровождалось достаточно сильной генетической дифференциацией, которая хорошо выражена и между отдельными популяциями бизонов. В качестве рабочей гипотезы можно предположить, что значительное своеобразие частот антигенов крови бизонов связано с их эволюцией на Американском континенте в иных биоценотических условиях и иных нагрузках на иммунную систему, чем в Евразии, где обитают все остальные рассмотренные виды.

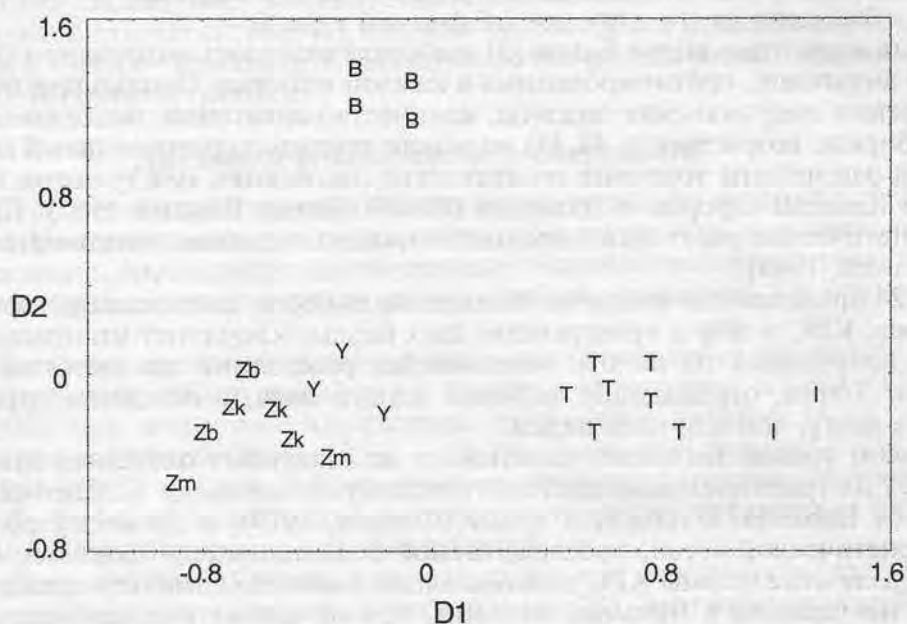
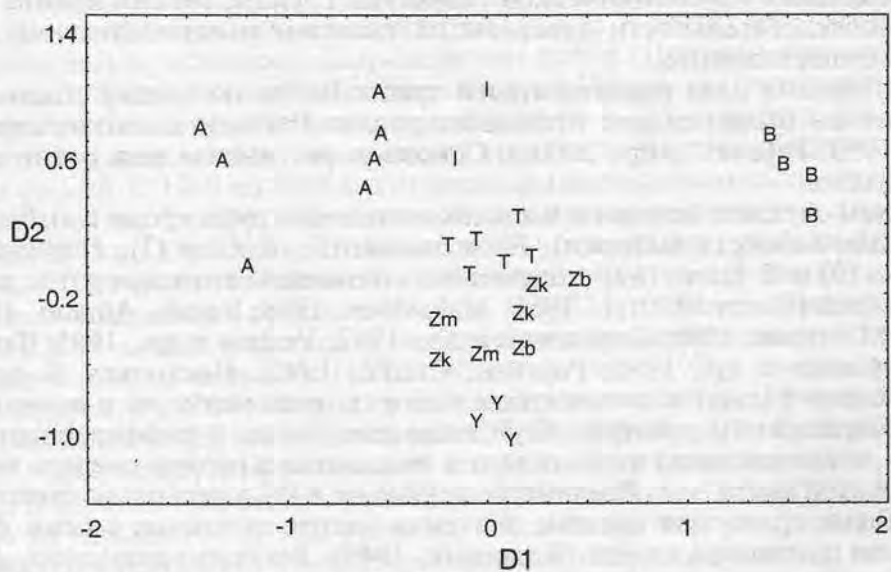


Рис. 24. Положение представителей трибы Bovini в пространстве двух первых координатных осей многомерного шкалирования матрицы генетических расстояний по (а) 14 и (б) 48 эритроцитарным антигенам: А — *Bison bison*; В — *Bubalus bubalis*; I — *Bos indicus*; Т — *Bos taurus*; Y — *Poephagus grunniens*; Zb — *B. bonasus* (беловежская линия); Zm — *B. bonasus montanus*; Zk — *B. bonasus* (кавказско-беловежская линия).

Однако помимо содержательной интерпретации положения бизонов возможна и иная: все использованные данные по зубрам, якам, КРС и частично буйволам были получены представителями единой школы исследователей на основе унифицированных сывороток, тогда как бизоны и зебу исследованы представителями иных научных школ, что, к сожалению, может быть сопряжено с систематическими отличиями в типировании. Отмечая здесь своеобразие бизонов, мы полагаем, что оно нуждается в дальнейшем исследовании с привлечением иных генетических маркеров. Это тем более важно, поскольку оно не подтверждается сравнением на морфологическом уровне организации.

Близость зубров и яков и их противопоставленность *Bos taurus* не могут быть объяснены методической спецификой, т. к. данные по ним получены по общему варианту методики. О большем сходстве *Poephagus* с родом *Bison* (по сравнению с родом *Bos*)

свидетельствуют исследования митохондриальной ДНК у *Bubalus bubalis*, *Bos taurus*, *Bison bison* и *Poephagus grunniens* (Miyamoto et al., 1989). При сравнительном анализе нуклеотидной последовательности фрагмента экзона 4 гена каппа-казеина у азиатских буйволов, зубров, коров и яков было отмечено наибольшее своеобразие аллеля буйвола, тогда как остальные три вида имели один общий А-аллель, отличающийся 15 нуклеотидными заменами от аллеля, выявленного у буйвола, а также другие аллели, специфические для каждого вида (Удина и др., 1995; Сулимова и др., 1996). При этом вторые аллели яка и зубра (G-аллель) различались одной заменой в стоп-кодоне, тогда как аллель коровы отличался от первого тремя, а от второго двумя нуклеотидными заменами. Таким образом, анализ данных этой работы также подтверждает, что яки ближе к зубрам, чем к КРС.

Специального рассмотрения заслуживают данные о дифференциации бычьих по сайтам рестрикции ядерной рибосомальной ДНК (Wall et al., 1992). Цитируемая работа интересна широким спектром изученных форм, в частности, все рода трибы Bovini, и большим набором проанализированных сайтов рестрикции — 137. Используя первичные данные этого исследования, мы представили их в виде генетических расстояний между формами в пространстве двух первых координатных осей многомерного шкалирования (рис. 25). Каждая из пар видов *Bubalus bubalis* и *B. depressicornis*, *Bos taurus* и *B. indicus*, *Bison bonasus* и *B. bison*, *Bibos javanicus* и *B. gaurus* не отличались ни по одному из исследованных сайтов рестрикции и представлены на рисунке одной точкой. Иными словами, данный набор генетических маркеров при принятой нами вслед за И.И. Соколовым (1953) системе трибы оказался «родоспецифичным»: разные рода отличались друг от друга, тогда как виды одного рода во всех случаях оказались идентичными. Как видно из рис. 25, буйволы, как и в других исследованиях, резко противопоставлены быкам подтрибы Bovina, именно различия между подтрибами ложатся на первую координатную ось. Различия между родами быков меньше, чем между родами буйволов, что также согласуется с представлениями Соколова (1953). Различия между разными родами быков примерно одинаковые, а *Bos* удален от *Bibos*, и особенно *Poephagus* по крайней мере не меньше, если не больше, чем от *Bison*. Исследователи, получившие обсуждаемые данные, исходили из «традиционной» по их мнению филогенетической системы, включающей в род *Bos* не только зебу, но и яка, бантенга и гаура и пришли к выводу о парафилетическом происхождении рода в таком его составе, т. е. несоответствии их данных такой системе. Отметим, что система родов И.И. Соколова (1953) разрешает данное противоречие, а также находится в полном соответствии с целым рядом других генетических исследований, показывающих, что отличия рода *Bos* от *Bibos* и от *Poephagus* не меньше, чем от рода *Bison* (Miyamoto et al., 1989; Смирнов и др., 1996; Сулимова и др., 1996; Ritz et al., 2000; и др.). Более того, ни в одной работе по различным генетическим маркерам не было выявлено большего сходства рода *Bos* с яком или гауром и бантенгом по сравнению с его сходством с родом *Bison*. Иными словами, данные генетических исследований согласно свидетельствуют в пользу равного ранга *Bos*, *Bison*, *Bibos* и *Poephagus*, т. е. в пользу выделения каждого из них в отдельный род, либо же объединения их всех в единый род. Последний вариант таксономической интерпретации генетических данных неоднократно предлагался генетиками (например, Stormont et al., 1961; Орлов, Чудиновская, 1979; Miyamoto et al., 1989; Рысков и др., 1994; Сипко и др., 1997). Однако он представляется совершенно необоснованным с биологической точки зрения. Расхождение эволюционных ветвей быков на морфологическом и экологическом (адаптационном) уровне достаточно глубокое, благодаря высоким темпам эволюции (см. Соколов, 1953), а сохранение генетического сходства связано с относительно недавним временем адаптивной радиации подтрибы.

Выделение четырех современных родов быков, не считая ископаемых, оправдано также с таксономической точки зрения. Даже в современной фауне каждый из них представлен двумя или большим числом видов, несомненно иерархически подчиненных своему роду, а в ископаемом состоянии описаны многие виды, относящиеся к современному и вымершим родам. Сведение подтрибы настоящих быков в один род потребовало бы создания сложной внутривидовой иерархической системы: выделения подродов, инфрародов и т. д., что явно не отражает фактического ранга таксонов.

Таким образом, анализ данных по частотам эритроцитарных антигенов, а также иным генетическим характеристикам говорит в пользу самостоятельности родов *Bos*, *Bibos*, *Bison* и *Poephagus*, а также сближения двух последних родов (яков и бизонов).

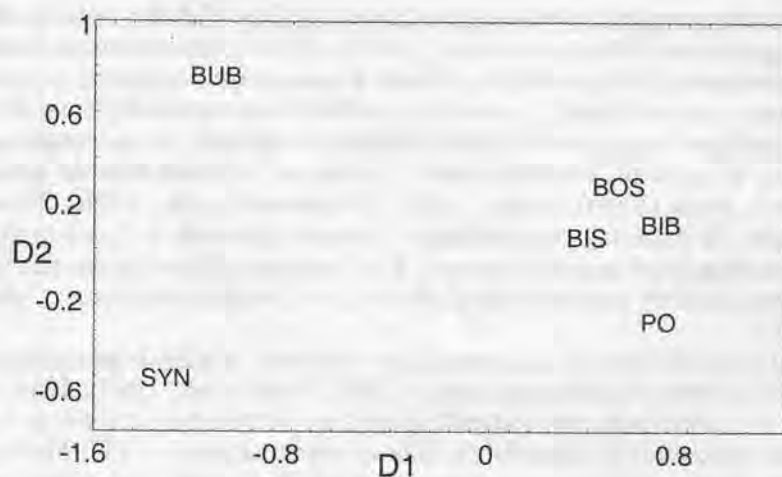


Рис. 25. Положение родов быков и буйволов (Bovini) в пространстве двух первых координатных осей многомерного шкалирования расстояний по данным о рибосомальной ДНК, полученным (Wall et al., 1992): BIB — *Bibos* (*B. gaurus* + *B. javanicus*) BIS — *Bison* (*B. bison* + *B. bonasus*); BOS — *Bos* (*B. indicus* + *B. taurus*); BUB — *Bubalus* (*B. bubalis* + *B. depressicornis*); PO — *Poephagus grunniens*; SYN — *Syncerus caffer*.

Сходство зубров и яков проявляется при гибридизации каждого из этих видов с *Bos taurus*. При скрещиваниях *Bison bonasus* × *Bos taurus* и *Poephagus grunniens* × *Bos taurus* появляются плодовитые самки и стерильные самцы (Иванов, 1910; Зуйтин, 1935; Зуйтин, Иванова, 1936; Krasnińska, 1971a). Опыты по гибридизации яков с зубрами, к сожалению, не проводились.

В пользу сближения яков с зубрами и их противопоставления роду *Bos* свидетельствуют также результаты сравнения морфологических признаков современных и вымерших форм быков (Duerst, 1905; Groves, 1981; Geraads, 1992; Раутиан и др., 2000a; и др.). Так, например, у *Bos* дорсальная поверхность зороговой части лба вогнута, лежит под острым углом к плоскости лба и нависает над затылком. У *Bison* и *Poephagus*, напротив, зороговая часть лба плоская или выпуклая, укорочена в меньшей степени и не нависает над затылком, а теменные кости клином выступают на лобную поверхность. Правда, по данным признакам як занимает промежуточное положение между двумя родами, лишь несколько сближаясь с зубрами. У *Bos* череп более вытянут в длину, ширина заглазничной части лба меньше ширины черепа в скуловых дугах, а у яка и зубра — больше. У яка и зубра межроговой валик развит очень слабо, не нависает над затылком, тогда как у *Bos* он развит по всей ширине лба и нависает над затылком. У *Bos* носовой отросток межчелюстной кости, как правило, тянется до носовых костей, тогда как у *Bison* и *Poephagus* он сильно не достигает носовых костей. Исключение составляют некоторые формы *Bison priscus* и кавказский подвид *B. bonasus caucasicus*. Як и зубр имеют по 14 грудных позвонков, тогда как для остальных представителей трибы характерно 13 (Соколов, 1953).

Генетическая и морфологическая близость родов *Bison* и *Poephagus* подразумевает наличие общего предка уже после их обособления от общего ствола Bovina. Этот предполагаемый предок приобрел специфические адаптации для жизни в суровых условиях бореального сезонно контрастного климата. Экологическая близость и территориальное соседство *Poephagus* и *Bison* в плейстоценовых сообществах подтверждается их совместным присутствием в одних и тех же местонахождениях. Например, на Алтае в бассейне Ануя остатки яка найдены на палеолитических памятниках: Денисова пещера, Усть-Каракол, Разбойничья пещера (Барышников, 1998), а также в Усть-Канской и Малояломанской пещерах (Цейтлин, 1974; Деревянко и др. 1990), т. е. в центральной и южной части Западного Алтая. Причем на всех этих стоянках очень обычен бизон, *Bison priscus*. Совместно с бизоном як найден в верховьях Енисея (Ермолова, 1980; Абрамова, 1989). По периферии Горного Алтая: в долине Чарыша и в пещере Окладникова у западной границы и северного фаса Горного Алтая, при наличии бизона, як отсутствует. Это свидетельствует о том, что в позднем плейстоцене ареалы *Poephagus* и *Bison* существенно перекрывались.

Расхождение родов *Bison* и *Poephagus*, очевидно, было связано с экологической, прежде всего высотной, дифференциацией в пределах бореального пояса не позднее раннего плейстоцена. Разделение яков и бизонов могло произойти в результате дизъюнкции ареала предковой формы в период чередования ледниковых эпох и межледниковий и связанной с ними динамикой высотных поясов. Первоначально, вероятно, возник бореально-альпийский разрыв, в результате которого часть предковых популяций была изолирована в горных системах юга Сибири и Центральной Азии. Затем независимый ход адаптаций привел к формированию в условиях высокогорий рода *Poephagus*, а в более равнинных странах — к становлению *Bison*. В настоящее время як обитает в высокогорьях Памира, Алтая и Тибета. Ископаемые остатки позднеплейстоценовых яков найдены в Северном Китае, на Алтае, в предгорьях Саян, Забайкалье, Якутии, верховьях Енисея и на Аляске (Matsumoto, 1918; Frick, 1937; Верещагин, 1954; Дуброво, 1957; Цейтлин, 1974; Ермолова, 1980; Абрамова, 1989; Деревянко, и др., 1990; Kahlke, 1994; Markova et al., 1995; Барышников, 1998). Ареал рода *Bison* охватывал север Голарктики, включая среднегорья Кавказа, Карпат, Альп и Кордильер, т. е. горные страны, в которых як отсутствовал и все равнины Северной Евразии от Западной Европы до Чукотки (Kahlke, 1994). При этом, представители рода *Bison* не выходили существенно за пределы лесного пояса гор, в то время как яки успешно осваивали высокогорные луга на больших высотах.

Таким образом, анализ межвидовых отношений в трибе *Vovini* на основе данных по эритроцитарным антигенам выявляет картину в основном соответствующую филогенетической схеме этой группы, предложенной И.И. Соколовым (1953) и, по не вполне понятным причинам, фактически отвергнутой более поздними исследователями (см. Соколов, 1979а). Генетические данные говорят в пользу самостоятельности родов *Bos*, *Bibos*, *Bison* и *Poephagus*, а также сближения яков с родом *Bison* (а не *Bos*, как это обычно представляется). Происхождение яков и бизонов от общего корня подтверждается анализом морфологических, палеоэкологических и зоогеографических данных.

Сравнительная цитогенетика зубров

Данные цитогенетических исследований используются для решения задач систематики, филогении и зоогеографии наряду с другими генетическими характеристиками. Быки трибы *Vovini* довольно хорошо изучены в кариологическом отношении⁷. По хромосомным наборам подтриба быков (*Vovina*) отличается от буйволов (*Bubalina*). У всех буйволов число плеч хромосом постоянно и равно $NF = 60$ (только у домашних буйволов $NF = 58$ в результате нересипрочной транслокации пары мелких хромосом). X хромосома — большой акроцентрик, а Y хромосома — мелкий акроцентрик. Диплоидный набор хромосом ($2n$) состоит у *Syncerus caffer nanus* из 54 хромосом; у *S. c. caffer* $2n = 52$; у *Bubalus bubalis* $2n = 50-48$; у *Bubalus (Anoa) depressicornis depressicornis* $2n = 48$ и у *B. depressicornis quarlesi* $2n = 46$ (Koulisher et al., 1972). У всех видов подтрибы *Vovina* $NF = 62$, диплоидный набор хромосом состоит из 60 хромосом, только у гаура $2n = 58$ (Wurster, Benirschke, 1968). X хромосома — большой субметацентрик. Y хромосома — одна из самых мелких хромосом, варьирует по форме от субметацентрической до акроцентрической.

Хромосомы крупного рогатого скота были впервые описаны Г. Краллингером (Krallinger, 1927), а зубра (самки) — Меландером (Melandar, 1959). У *Bos taurus* и *Bibos frontalis* Y хромосома субметацентрическая, тогда как у *Bos indicus* — акроцентрическая (Toll, Halnan, 1976; Ianuzzi et al., 1987; Треус и др., 1997). У американских бизонов (*Bison bison bison* и *B. b. athabascae*) акроцентрические и субметацентрические Y хромосомы разной морфологии отмечены в качестве вариантов внутривидового полиморфизма (Wurster, Benirschke, 1968; Ying, Peden, 1977), однако акроцентрическая форма наблюдается чаще (Basgur, Moon, 1967; Bhambhani, Kuspira, 1969; Орлов, Чудиновская, 1979). В большинстве работ по зубрам Y хромосома характеризуется как субметацентрик с редуцированным p-плечом (Koulisher et al., 1967; Fedyk, Sysa, 1971; Орлов,

⁷ В настоящем разделе рассмотрены основные результаты исследований по цитогенетике зубров в сравнении с другими быками, но не описаны используемые методики, с которыми можно ознакомиться в оригинальных работах.

Чудиновская, 1979; Графодатский, Раджабли, 1988; Графодатский и др., 1990; Sipko et al., 1997; Треус и др., 1997), однако, А.В. Шумов (1980) отмечает, что Y-хромосома зубра является акроцентриком и не отличима от мелких аутосом. Скорее всего общий предок быков подтрибы *Bovina* имел субметацентрическую Y-хромосому; а остальные варианты возникли в результате разрыва *p*-плеча и присоединения этого фрагмента к *q*-плечу с инверсией (Ianuzzi et al., 1987; Треус и др., 1997). Однако альтернативная гипотеза о том, что субметацентрическая Y хромосома представляет собой производное состояние, а акроцентрическая — примитивное, также была выдвинута (Gallagher et al., 1999). Так или иначе, но все исследователи согласны, что настоящие быки (*Bovina*) практически идентичны по форме всех хромосом за исключением Y хромосомы, которая является наиболее изменчивым элементом их кариотипа.

Кариотипы многих видов быков, включая зубра, были исследованы также методами дифференциальной окраски хромосом, выявляющими G-, C-, CMA-, PVA-, и Q-полосы (Ying и Peden, 1977; Орлов, Чудиновская, 1979; Графодатский, Раджабли, 1988; Графодатский и др., 1990; Сипко и др., 1997; Треус и др., 1997). Использование методов дифференциальной окраски хромосом значительно повышает разрешающую способность кариотипических исследований, позволяя проводить идентификацию отдельных хромосом и фиксировать хромосомные перестройки. В цитируемых работах была показана специфичность рисунка каждой хромосомы зубра и, что особенно важно, полная гомология полос у зубра, лесного и степного бизонов, а также родов *Bos* и *Bibos*.

У большинства млекопитающих X хромосома содержит прицентромерный гетерохроматиновый блок, выявляемый с помощью C-окрашивания. У зубров и бизонов, а также *Poephagus*, *Bibos* и *Bos* гетерохроматиновые блоки не представлены в X хромосомах, но четко выражены в прицентромерной области аутосом. Это касается и единственной метацентрической пары хромосом гаяла, образованной слиянием 2-й и 28-й хромосом. Интересно, что при этом слиянии теряется большая часть гетерохроматина (Треус и др., 1997). В Y хромосоме классический C-метод окрашивания не выявляет четких C-блоков, такой же интенсивности как прицентромерные районы аутосом. Однако большинство Y хромосом целиком окрашиваются более интенсивно, чем плечи аутосом. Это отмечено у 77% Y-хромосом зубра, 84% бизона, и 62% гаяла (Треус и др., 1997). Возможно, отмеченные особенности Y хромосом быков приводят некоторых исследователей к выводу о присутствии в них гетерохроматиновых блоков (Графодатский, Раджабли, 1988; Графодатский и др., 1990; Сипко и др., 1997).

Таким образом, кариотипы представителей подтрибы *Bovina* почти идентичны. Межвидовые различия состоят в центрическом слиянии 2-й и 28-й хромосом у гаура и гаяла и видоспецифичной форме Y хромосом. Исследования других групп семейства Bovidae показали, что их хромосомы также сохраняют значительное сходство (Evans et al., 1973; Schnedl, Czaker, 1974; Toll, Halnan, 1976; Ianuzzi et al., 1987; Hediger et al., 1991; Gallagher, Womack, 1992; Gallagher et al., 1999; и т. д.). В этой связи, исследователи нередко характеризуют кариотипы бычьих как стабильные или консервативные. Нам представляется, что это утверждение не совсем точно. Действительно, адаптивная радиация во многих группах этого семейства не сопровождалась существенными перестройками хромосом. Однако причина этого, по-видимому, состоит, не в консервативности кариотипа, а в чрезвычайно высоких темпах эволюции на морфологическом уровне. В данном случае мы наблюдаем яркий пример несовпадения между эволюционными преобразованиями на морфофункциональном и генетическом уровнях организации. Морфологические преобразования происходили настолько быстро, что генетические изменения отставали от них, что связано с более тесной корреляцией между биохимической эволюцией и абсолютным временем. Не только структура хромосом, но и другие генетические характеристики близки в пределах различных групп бычьих. В частности, в данном семействе широко распространена межвидовая и межродовая гибридизация, существование которой обусловлено способностью геномов разных видов взаимодействовать друг с другом. Последнее утверждение подтверждается высокой (нормальной) устойчивостью индивидуального развития гибридов *Bison bonasus* × *Bos taurus* (см. главу 5).

Сипко с коллегами (Sipko et al., 1997) провели сравнение беловежских и горных зубров по доле анеуплоидных и полиплоидных метафазных пластин (табл. 52) и не выявили межлинейных различий по этим параметрам. У крупного рогатого скота мясных пород частота полиплоидных метафаз составляла 11–18%, а для других пород соответствовала наблюдаемому у зубров.

Цитогенетические характеристики беловежских и горных зубров
(*Bison bonasus bonasus* и *B. b. montanus*) по Сипко и др. (Sipko et al., 1997)

№	Пол	Доля полиплоидных метафазных пластин, %	Доля анеуплоидных метафазных пластин, %	Среднее число сестринских хроматидных обменов в клетке
1	2	3	4	5
Беловежские зубры				
1	m	4	8	8.3 ± 0.7
2	m	8	8	6.5 ± 1.2
3	m	3	3	8.2 ± 1.8
4	m	7	5	6.2 ± 1.7
5	m	5	11	5.8 ± 0.4
6	m	6	4	7.1 ± 1.5
7	f	6	12	9.4 ± 0.6
8	f	4	7	7.6 ± 1.1
9	f	5	11	7.0 ± 0.9
10	f	3	6	5.9 ± 1.6
11	f	4	9	6.6 ± 1.4
12	f	8	8	7.9 ± 1.5
13	f	3	5	6.6 ± 1.3
В среднем		5.1	7.5	7.2 ± 0.4
Горные зубры				
14	m	6	15	10.4 ± 1.8
15	m	9	9	12.3 ± 2.1
16	m	5	10	8.4 ± 2.0
17	m	10	6	14.2 ± 2.3
18	m	4	9	11.0 ± 2.0
19	m	9	14	8.9 ± 1.8
20	f	9	12	9.6 ± 2.1
21	f	7	11	11.9 ± 1.8
22	f	8	7	7.1 ± 0.7
В среднем		7.4	10.3	10.4 ± 0.7
Скот холмогорской породы (Архангельская обл.), n = 27				3.1 ± 1.2
Аборигенный зебувидный скот (Таджикистан), n = 33				14.6 ± 4.0

Для крупного рогатого скота было показано, что частота сестринских хроматидных обменов (СХО) возрастает от северных популяций к южным (Coswami, Salacrishnan, 1982; Стрельченко и др., 1987). Эта тенденция наблюдается, в частности, при сравнении скота холмогорской породы из Архангельской области с аборигенным зебувидным скотом из таджикских популяций (табл. 52). Высокая частота СХО, по-видимому, определяется как географическими, так и генетическими факторами. Так, например, зебувидный скот, разводимый в Московской области в течение более чем 20 лет, характеризовался средним числом СХО на клетку, равным $12,10 \pm 0,67$, тогда как в стаде бурой литовской породы, разводимой в Таджикистане в течение пяти лет, этот показатель составил $8,19 \pm 2,73$. Как видно из табл. 52, у горных зубров (Кавказский заповедник) данный показатель выше, чем у беловежских. Таким образом, у зубров прослеживается та же тенденция изменения частоты сестринских хроматидных обменов, что и у домашнего скота.

Таким образом, результаты кариотипических исследований свидетельствуют о высоком генетическом сходстве настоящих быков. Они крайне близки не только в отношении хромосомных наборов и формы отдельных хромосом, но и рисунков дифференциального окрашивания, а также тенденций географических изменений частоты сестринских хроматидных обменов.

Дифференциация зубров и родственных форм по повторяющимся последовательностям геномной ДНК

В последнее время молекулярно-генетические методы анализа генома находят широкое применение для исследования разнообразия и дифференциации животных и растений различной таксономической принадлежности. Важное значение для решения этих задач имеет анализ повторяющихся последовательностей ДНК. Для их выявления был разработан метод, включающий обработку ДНК рестрикционными эндонуклеазами (рестриктазами) с последующим электрофорезом. При электрофоретическом разделении продуктов гидролиза повторяющиеся последовательности ДНК разной длины выявляются в форме серий полос с разной подвижностью. В ряде исследований показано, что положение и интенсивность этих полос видоспецифичны, т. е. идентичны у особей одного вида, вне зависимости от пола, и различаются у разных видов (Шубина, Медников, 1986; Лушникова и др., 1989). Модификация данного метода, при которой образующиеся фрагменты ДНК метили с помощью радиоактивного фосфора, позволяет получить более четкие электрофореграммы, что значительно повышает разрешающую способность метода. Данная модификация получила название таксономическое типирование ДНК или метод таксопринта (Федоров и др., 1992; Рысков и др., 1993, 1994; Банникова и др., 1995, 1996)⁸.

Одним из объектов таксономического типирования ДНК стал зубр и родственные ему формы. В исследовании был включен следующий материал (Рысков и др., 1993, 1994; Потапов др., 1994; Сипко и др., 1997; Ломов и др., 1999): (1) беловежские зубры из белорусской части Беловежской пуши; (2) кавказско-беловежские зубры из Приокско-Тerrasного и Окского заповедников; (3) горные зубры из Кавказского заповедника и Нальчикского лесохозяйственного хозяйства; (4) степные бизоны из зоопарка Аскания-Нова; (5) черно-пестрая порода крупного рогатого скота; (6) чистопородные кубинские зебу; (7) домашние овцы породы эдильбай; (8) гибриды черно-пестрого и зебувидного скота и (9) зубробизоны из Приокско-Тerrasного заповедника. Во всех цитируемых работах для гидролиза ДНК использовали рестриктазы *TaqI* и *MspI*.

Повторяющиеся элементы генома выявлялись в виде набора мажорных и минорных полос на фоне меченых рестриктов ДНК и соответствовали фрагментам от 20 до 300 (в случае *TaqI*) или от 20 до 600 (в случае *MspI*) пар оснований (п. о.). Как и в случаях таксономического типирования ДНК других объектов, особи одного вида были идентичны. Особенностью родов *Bos* и *Bison* является то, что, идентичные таксопринты (наборы полос) были получены не только у представителей одного вида, но и у разных видов одного рода: независимо от использованной рестриктазы (*TaqI* или *MspI*) зебу, черно-пестрый скот и их гибриды не различались между собой, *Bison bonasus*, *Bison bison* и их гибриды также не отличались друг от друга. *TaqI* и *MspI* таксопринты *Bison* включают много полос, соответствующих таковым *Bos*, но имеются и четко выраженные различия, т. е. данные таксопринты родоспецифичны. Таксопринты овцы включали несколько полос с такой же электрофоретической подвижностью, как у родов *Bison* и *Bos*, но большая часть была специфична. Таким образом, различия таксопринтов коррелируют с таксономической удаленностью исследуемых видов и отражают уровень генетической дивергенции. В частности, идентичность таксопринтов зубров и бизонов подтверждает их очень слабую генетическую дифференциацию, неоднократно отмеченную в настоящей главе в отношении различных генетических характеристик. Сохранение генетического сходства несомненно отражает относительно недавнее время расхождения филогенетических ветвей зубров и бизонов. Вместе с тем, мы не можем согласиться с выводом исследователей таксопринтов этих видов о том, что эти данные обосновывают отнесение зубров и бизонов к одному виду. Действительно, недавнее расхождение данных филогенетических ветвей еще не означает, что они не могли достигнуть видового уровня дивергенции, поскольку это определяется не только временем, но и темпом эволюционных преобразований. Чрезвычайно высокие темпы адаптивной эволюции быков представляются хорошо обоснованными (Соколов, 1953, 1959, 1962; Флеров, 1972, 1979; и др.). Вместе с тем, направления адаптации зубров и бизонов существенно различались, что привело к приобретению значительных морфофункциональных отличий. Таким об-

⁸ С описанием принципа таксопринта и методов его реализации можно ознакомиться в цитируемых здесь оригинальных работах.

разом, по нашему мнению, современные зубры и бизоны представляют собой разные виды, характеризующиеся специфическими экологическими нишами и морфологическим своеобразием, но дивергировавшими недавно и потому сохранившими высокое сходство генетических характеристик.

Подобное соотношение морфологических и генетических различий должно наблюдаться во всех случаях, когда высокие темпы адаптивной эволюции сочетаются с недавним расхождением филогенетических ветвей. Например, архары (*Ovis ammon*) и муфлоны (*O. orientalis*) различаются по числу хромосом (Воронцов и др., 1972) и обычно рассматриваются как разные виды (Соколов, 1953, 1959). Вместе с тем, они свободно скрещиваются и производят жизнеспособное и плодовитое потомство, их таксопринты идентичны (Медников и др., 1995). Очевидно, и в этом случае генетическая близость свидетельствует о недавнем расхождении филогенетических ветвей, приведших к этим видам.

Таким образом, таксономическое типирование ДНК, как и другие методы генетических исследований, не могут использоваться непосредственно для определения таксономического статуса тех или иных форм, однако чрезвычайно полезны для оценки относительного времени и последовательности дивергенции таксонов. Ярким примером этого являются рассмотренные результаты исследования полорогих.

Заключение

Сравнение внутривидовой генетической структуры зубров и бизонов (*Bison bonasus* и *B. bison*) по частотам антигенов показывает, что линии разведения зубров и подвиды бизонов сравнимы по уровню генетической дифференциации. Анализ генетического разнообразия стад зубров, объединенных в группы вольных популяций и питомников, показал, что межгрупповая компонента генетической дифференциации (G_s) превосходит внутрigrupповую (G_{pi}); по 4 из 13 изученных антигенов (30%) эти различия статистически значимы. Это отражает относительно высокие антигенные различия между вольными зубрами и зубрами, живущими в неволе. Частоты антигенов, по-видимому, связаны как с историей формирования стад и территориальной близостью, так и с селективными процессами, формирующими пул антигенов в стадах зубров. Относительно высокий уровень антигенного разнообразия зубров, по-видимому, поддерживается при участии естественного отбора. В связи с этим можно ожидать, что потеря генетического разнообразия осуществляется медленнее, чем предсказывает нейтральная модель дрейфа генов.

Анализ межвидовых отношений в трибе Bovini на основе данных по эритроцитарным антигенам выявляет картину, в основном соответствующую филогенетической схеме этой группы, предложенной И.И. Соколовым (1953). Генетические данные говорят в пользу самостоятельности родов *Bos*, *Bibos*, *Bison* и *Poephagus*, а также сближения яков с родом *Bison* (а не *Bos*, как это обычно представляется). Происхождение яков и бизонов от общего корня подтверждается анализом морфологических, палеоэкологических и зоогеографических данных.

Современные зубры и бизоны представляют собой разные виды, занимающие специфические экологические ниши и существенно различающиеся морфологически. Однако они дивергировали недавно (в геологическом масштабе времени), чем объясняется сохранение высокого генетического сходства по различным характеристикам: свободной межвидовой гибридизации, идентичности таксопринтов и кариотипических характеристик, гомологии групп крови и отдельных эритроцитарных антигенов и т. п. Подтриба быков представляет яркий пример различий эволюционных преобразований на морфологическом и генетическом уровнях организации, в связи с чем ее разностороннее изучение имеет общебиологическое значение.

ЭКОЛОГИЯ

Отдавая должное успехам, достигнутым в России по восстановлению зубров, следует признать, что на Кавказе невозможно воссоздание исторического ареала зубра и практически отсутствуют достаточные по площади территории, которые можно было бы заселить вольноживущими популяциями, способными к устойчивому воспроизводству (Язан, Немцев, 1985; Флинт, Перерва, 1986). К моменту реинтродукции зубров в 50—60-е годы XX века природа большинства районов, где раньше обитал аборигенный кавказский подвид, подверглась кардинальным изменениям. Как показал опыт создания вольных зубровых стад на территории Кавказа, для их поддержания необходимы не только охранные мероприятия, но и искусственная подкормка и ограничение распространения животных «локальными островками спасения», выход за пределы которых приводит к их гибели. Единственное исключение представляет собой крупнейшая в мире популяция диких зубров, живущая в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике (КГЗ) и на прилегающих территориях. Благодаря обширным территориям, длительное время находящимся под охраной и практически изъятых из хозяйственного использования, и умелому проведению необходимых мероприятий работа по восстановлению горного зубра дала здесь лучшие результаты, чем в других пунктах интродукции вида. В этой связи, основу данного раздела составляют результаты исследований, проводившихся сотрудниками КГЗ под руководством С.Г. Калугина (в 50—70-х годах) и А. С. Немцева (в 1973—2001). Данные, полученные для зубров других популяций, используются главным образом для сравнения.

Глава 9. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗУБРОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

Параллельно с практическими работами по разведению зубров в Кавказском заповеднике широким фронтом проводились научные исследования по биологии этого зверя. В частности, были получены обширные данные по различным аспектам экологии. Они представляют особую ценность, поскольку современные горные зубры ведут вольный образ жизни, начиная с 1954 г., и полностью лишены искусственной подкормки с 1960 г. Поэтому они дают уникальный материал для познания того, какими являются, и какой образ жизни ведут зубры в настоящей вольной популяции. Подобные исследования не были сделаны до истребления кавказских и беловежских зубров в природе в начале XX века и не могли быть сделаны в полном объеме в процессе восстановительных работ, поскольку ни в одном другом месте не удалось создать популяцию, сколько-либо долго развивающуюся естественным путем без пристальной опеки со стороны человека.

Колебания численности популяций

Проблема размножения и динамики численности отражает многие биологические особенности и является центральной для восстановления зубров.

Данные многолетних наблюдений, проводившихся в Кавказском заповеднике и на прилегающих территориях, позволяют проследить развитие популяции горных зубров, начиная с 1946 г. — перехода от вольерного к полувольному содержанию животных (рис. 26). Для сравнения приведены данные по изменению численности зубров в белорусской части Беловежской пуши — самой крупной популяции равнинных зубров (по данным Буневича, 1999).

С 1946 по 1960 г. рост численности зубров Кавказского заповедника был близок к экспоненциальному. Такой характер роста на начальном этапе развития популяции

вполне закономерен и связан с отсутствием ограничения пространства и пищевых ресурсов и с защитой от воздействия негативных факторов (Одум, 1975).

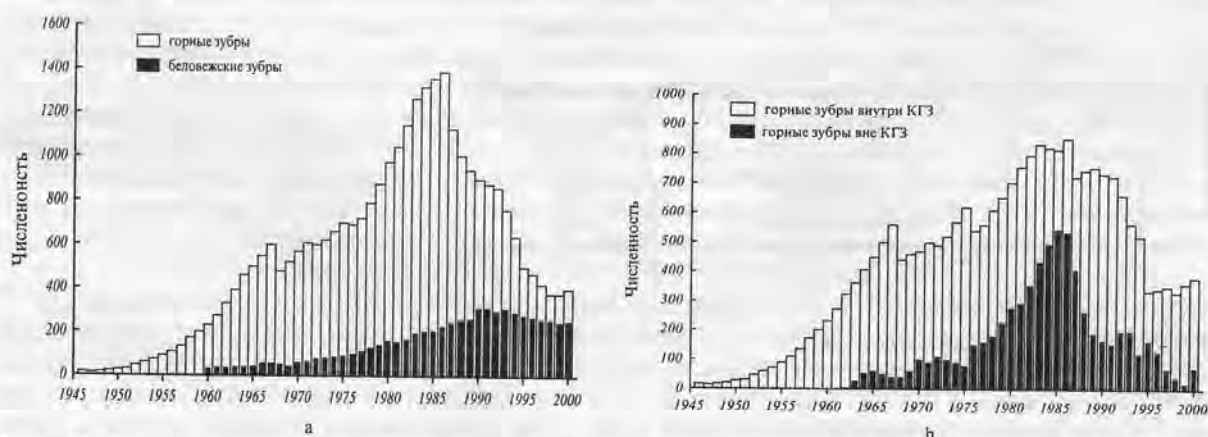


Рис. 26. Динамика численности зубров Северо-Западного Кавказа и Беловежской пуши: а — общая численность популяции горных зубров и беловежских зубров белорусской части Беловежской пуши по данным А.Н. Буевича (1999), б — численность горных зубров на территории Кавказского заповедника и за его пределами.

Как отмечено выше, важным моментом в истории горных зубров был переход к вольной жизни на территории заповедника (1954 г.) и полному прекращению искусственной подкормки (1960 г.). К 1960 г. численность стада составляла около 200 голов, роль человека была ограничена охраной от браконьеров и добавлением в рацион поваренной соли. Стадо продолжало быстро расти и в 1967 г. достигло численности 600 голов. Однако темпы прироста численности несколько снизились за счет увеличения доли пропустовавших самок и увеличения гибели животных по сравнению с периодом полувольной жизни стада. С 1960 по 1988 гг. выделяются три этапа практически линейного роста численности, разделенные спадами. Снижения численности были вызваны тяжелыми для зубров многоснежными зимами 1967/68, 1971/72 и 1975/76 гг., в результате которых гибла значительная часть поголовья (рис. 26б).

Зима 1967/68 гг. отличалась резкими колебаниями температуры, многоснежьем и последовала за неурожайным годом (Котов, 1969). Внезапные снегопады, сопровождавшиеся резкими похолоданиями, в сочетании с зимней бескормицей и отсутствием возможности для расселения повлекли за собой значительную гибель животных, в особенности молодняка (рис. 27). В частности, только в долине реки Умпыр, являющейся местом постоянной зимней концентрации копытных, обнаружены остатки не менее 70 павших зубров разного возраста. Наибольший урон (около 90 особей) понесла территориальная группировка в восточной части ареала, где площадь зимних пастбищ ограничена, и животные отрезаны от предгорий труднопроходимыми хребтами. Массовая гибель взрослых самок (в значительной части беременных) привела к резкому снижению прироста поголовья. Если в 1967 г. прирост составил 60 голов (12,6%), то через год он был в три раза меньше — 4,5%.

Зима 1971/72 г., близкая по климатическим условиям к описанной выше, также оказала значительное воздействие на развитие зубровой популяции. Ее мигрирующая часть до снегопадов покинула северную часть заповедника и откочевала в предгорья за 30—40 км от его границ. Зубры восточной части ареала, лишенные возможности широко кочевать, вновь понесли значительные потери, хотя и в меньших размерах, чем 4 года назад. Отход животных в целом по популяции составил 12,2%, против 23,9% в предыдущую депрессивную зиму.

Многоснежная зима 1975/76 г. привела к потере 11,9%. И, так же как в 1968 г., наблюдались случаи неизбежной гибели ряда групп. Так, например, 16 декабря 1976 г. стадо из 18 взрослых зубров было застигнуто внезапным снегопадом на поляне Нижние Жернова (за сутки выпало более 1,5 м снега). Животные не смогли пройти последние 200 м до перевала, за которым был спуск в предгорные районы, и все до одного погибли от голода и переохлаждения. Примерно 85% всех погибших зубров найдено в восточной части, тогда как весной 1968 г. здесь было обнаружено 65% павших в заповеднике животных.

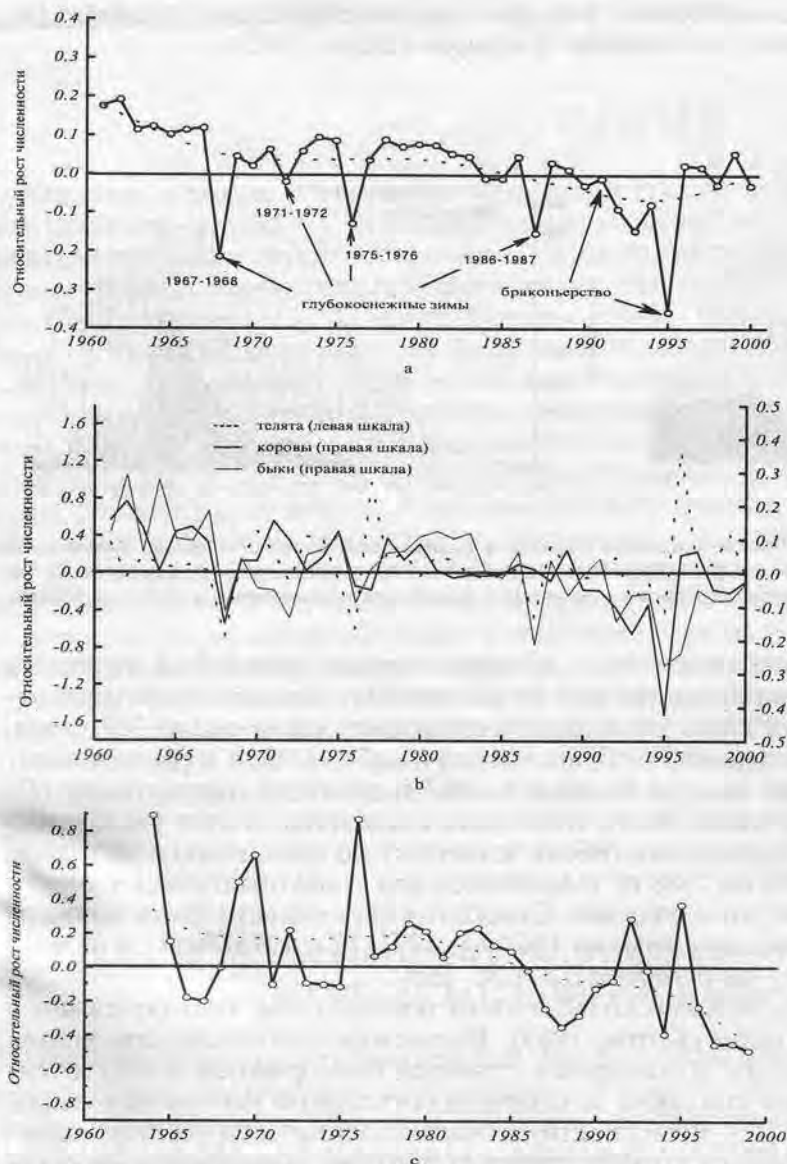


Рис. 27. Влияние условий зимовки на рост численности горных зубров: а — суммарно, б — сеголетки и взрослые самцы и самки, с — взрослые.

До конца 80-х годов периодические суровые зимы представляли собой существенное препятствие, замедляющее рост численности зубров. Наибольший негативный эффект дала первая депрессивная зима (1967/68), тогда как последующие три оказали менее пагубное воздействие на численность животных. По-видимому, это можно объяснить повышением приспособленности зубров вследствие избирательной элиминации и формирования адаптивной пространственной структуры популяции. На это указывает тот факт, что почти все зубры, проводившие лето в северной части КГЗ, после 1968 г. спускаются на зимовку в малоснежные и богатые кормами предгорные районы. Тяжелые зимовки оказали воздействие и на животных, выпасающихся в восточной части. При этом в северной и восточной частях ареала зубры по-разному ведут себя в условиях многоснежья. Первые используют возможности для миграций, поэтому они хорошо обеспечены сезонными пастбищами и успешно противостоят не только критическим факторам климата, но и мало страдают от пищевой конкуренции. Вторые освоили крутосклонные пастбища в бассейне Малой Лабы, где постоянные ветра препятствуют формированию глубокого снежного покрова. Вместе с тем, они подвержены отрицательному влиянию перенаселенности мест зимовок копытными.

В период подъема численности вольной популяции горных зубров (1960—1986) средний ежегодный прирост составлял 7,4%. Для сравнения отметим, что прирост численности современных беловежских зубров, регулярно получающих искусственную под-

кормку и не страдающих от суровых зим, в эти же годы не превышал в среднем 11% (Корочкина, Кочко, 1983а; Буневич, 1999).

Исследователи зубров Беловежской пуши конца XIX века (Карцов, 1903, Северцов, 1941) и зубров, содержащихся в питомниках (Заблоцкий, 1957а), показали отсутствие прямого влияния климата на динамику численности равнинных зубров. В противоположность этому, аборигенные зубры кавказского подвида неоднократно подвергались катастрофическому воздействию негативных климатических факторов (Динник, 1909, 1910; Филатов, 1912), как и другие горные копытные региона — олени и туры (Насимович, 1939). Аналогично обстояло дело в суровые зимы и с современными горными зубрами. Тем не менее, они не уступают по темпам роста численности другим вольным популяциям зубров, для которых в те же годы средний годовой прирост составил 6% с колебаниями в разных пунктах разведения от 3 до 10% (Перерва и др., 1991).

Подчеркнем, что горные зубры круглый год живут как в Кавказском заповеднике, так и за его пределами. Хотя их территориальные группировки не полностью изолированы, популяционно-динамические процессы в различных частях ареала протекают неодинаково. Это наглядно видно по динамике численности зубров в пределах заповедника и на прилегающих территориях (рис. 26b). Кривая прироста населения за пределами КГЗ выглядит иначе, чем таковая для собственно заповедной части популяции. До начала резкого падения численности, вызванного браконьерством, часть популяции вне заповедника росла практически экспоненциально и никаких признаков приближения к стабильной численности не наблюдалось (тогда как внутри заповедника рост численности практически прекратился). Этому есть простое объяснение — кормность зимних пастбищ вне Кавказского заповедника в несколько раз больше, чем на охраняемой территории (см. ниже), и суровые зимы менее пагубны для зубров. Иными словами, потенциальные места обитания вне заповедника могли быть заселены существенно большей популяцией.

Состояние популяции зубров в 80-е годы характеризовалось переходом от разнообразных акклиматизационных процессов к стабильному положению вида, хорошо вписанного в существующие экосистемы (Немцев, 1987). Прирост поголовья замедлился и осуществлялся главным образом за счет животных, осваивавших смежные с КГЗ территории (рис. 26b). На этой территории количество зубров продолжало быстро возрастать вплоть до 1986 г., пока не началось массовое уничтожение браконьерами животных, выселившихся из заповедника в предгорья многоснежной зимой 1986/1987 г.

1990-е годы были крайне неблагоприятными для зубров Северного Кавказа. Численность популяции непрерывно снижалась в среднем на 6% ежегодно (в т. ч. взрослых животных — на 9%) в результате преимущественно антропогенных факторов (браконьерство). В результате к концу XX века популяция оказалась «отброшенной» на уровень численности второй половины 60-х годов. Учеты зубров последних лет свидетельствуют о некоторой стабилизации ситуации и, даже, о небольшом подъеме поголовья в 2000 г. Если эта тенденция продолжится (удастся резко сократить браконьерство), можно ожидать нового подъема численности зубров примерно до 800—900 голов в пределах заповедника и до нескольких тысяч на окружающих территориях (см. главу 11).

Начиная с 1964 г., на Кавказе осуществлялась акклиматизация зубров кавказско-беловежской линии разведения (ЕВРВ, 1965—1998; Павлов, 1999). Лучшие результаты этой работы были получены после выпусков зубров в буково-широколиственный лес в междуречье Ардона и Фиагдона. Оно входит в уголья Цейского заказника, занимающего в Северной Осетии склоны ряда хребтов Центрального Кавказа. Несмотря на многоснежные зимы, приводившие к потере части популяции, к 1978 г. в заказнике уже находилось 115 зубров, включая 60 коров и 45 быков (табл. 53).

К 1981 г. поголовье зубров в Цейском заказнике превысило 150 особей, к 1985 г. — достигло 168, а к концу 80-х годов — 230 особей¹ (Варзиев, Курятников, 1980; Липкович, 1985, 1989). Зубры здесь освоили склоны хребтов, где некрупным стадом в 5—15, реже 30 голов, выпасались на площади в 14 тыс. га (Липкович, 1989). Помимо стадных зверей нередко встречались старые, малоподвижные, истощенные одиночные зубры. По наблюдениям работников заказника, звери предпочитали держаться на ограниченных по площади участках с более ровным рельефом в лесах паркового типа. Там, где

¹По мнению научного сотрудника Северо-Осетинского заповедника П.И. Вейнберга (устное сообщение), реальная численность зубров в этой популяции никогда не превышала 220—230 особей.

держались зубры, ухудшается общая кормность угодий. В частности, заметно сократились площади ожинников, усохли поврежденные зубрами ильмы, не стало тисса ягодного без следов их погрызов (Павлов, 1999). Естественным следствием перенаселенности зубрами угодий заказника стали откочевки зверей. Уже в 1980 г. 7—8 зубров переправились через реку Фиагдон и остановились в угодьях смежного с заказником Северо-Осетинского охотхозяйства. В 1995 г. в Цейском заказнике сохранилось всего 117 зубров, к 1998 г. их количество резко упало (до 50—60 особей) и продолжает сокращаться в результате браконьерства.

Таблица 53

Изменение численности зубров в Цейском заказнике (Северная Осетия) и на прилегающих территориях: данные за 1964—1978 по Варзиеву и Курятникову (1980) и за 1979—1995 — по ЕВРВ (1961—1995) с добавлениями

Год	Завезено	Приплод	Отход	Всего
1964	14			14
1965		5		19
1966		4		23
1967	27	1	2	49
1968	6	5	1	59
1969		6		65
1970		6		71
1971		7		78
1972		4	3	79
1973		5	10	74
1974		12	1	85
1975		16		101
1976		7	4	104
1977		5	4	105
1978		10		115 (60 ¹ , 45 m)
1979				128 ³
1980				168
1981				168 (> 150 ²)
1982				167
1983				163
1984				182
1985				197 (230 ²)
1986				221
1987				243
1988				243
1989				264 (230 ¹)
1990				270 (до 220 ²)
1991				273
1992				287
1993				135
1994				135
1995				135 (117 ⁴)
1998				50-60 ²

¹ по Липковичу (1985, 1989); ² по Вейнбергу и Комарову (1999); ³ П.И. Вейнберг (устное сообщение); ⁴ по Павлову (1999).

Другим пунктом создания вольной популяции кавказско-беловежских зубров стал Тебердинский заповедник. В 1968 году сюда привезли 16 зубров, из которых 14 (7 самцов и 7 самок) выпустили на волю (Тарасов, 1975). Две привезенные зубрицы погибли зимой 1968/69 г., сорвавшись со скалы. Первый приплод был отмечен лишь в 1971 г. (табл. 54). Численность зубров нарастала медленно, и к 1978 г. увеличилась до 19 особей (Тарасов, 1980). Выпуск в этом году дополнительной партии зубров (7 голов), а также рождение 6 зубрят позволили к 1980 г. увеличить поголовье стада до 34 голов. Однако

рост численности оставался низким. В 1980—90-х годах зубры обитали на территории горной долины Кизгич, где заселенная ими площадь не превышает 5 тыс. га (Бобырь, 1999). За ее пределы на расстояние от 8 до 20 км выходили лишь взрослые самцы-одиночки или небольшие группы по 2—4 особи. Летом они, как правило, возвращались на заповедную территорию. Были зарегистрированы случаи миграции быков. В 1985 г. 2 зубра ушли из заповедника вниз по течению р. Зеленчук на 20 км от Архыза, где и задержались. Было засвидетельствовано, что это расстояние зубры прошли за сутки. В 1973 г. М.А. Тарасов отметил уход быка от основного стада на 60—70 км. Этот бык зимовал возле ст. Зеленчукской, где он на какое-то время прижился. Однако в 1975 г. его видели уже в 150 км от места выпуска в окрестностях аула Адыге-Хабль. По сообщению Г.Я. Бобыря, другой зубр летом 1983 г. перешел водораздельный хребет через перевал Пхия, после чего был замечен пасущимся у поселка Пхия в 50 км от заповедника. Гибель этих откочевавших зверей не была зарегистрирована, однако высокий уровень браконьерства в данном районе не оставляет сомнений в их судьбе.

Таблица 54

Динамика численности и структура популяции зубра в Тебердинском заповеднике по Тарасову (1980) и ЕВРВ (1965—1995) с добавлениями

Год	Взрослые		Молодые		Приплод		Всего
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	
1968	7	7					14
1969	7	5					12
1970	7	5					12
1971	7	5				1	13
1972	7	5		1		1	14
1973	7	5		2	1	1	16
1974	7	6	1	2	1	2	18
1975	5	6	2	2	1	2	18
1976	4	7	3	3	1		18
1977	3	8	3	2	2	1	19
выпуск 7 особей в 1978 ¹							
1978	4	10	8	4	1	2	29
1979						6 ¹	32
1980							34
1981							38
1982							33 (29 ¹)
1983							37
1984							40
1985							46
1986							53
1987							43
1988							43 (57 ¹)
1989							43
1990							43
1991							43
1992							47
1993							47
1994							45
1995							44
1997							43 ¹

¹ по Бобырю (1999).

Бобырь (1997) отметил, что реакклиматизированный в Тебердинском заповеднике кавказско-беловежский зубр нуждается в особом внимании и охране, так как сформировавшаяся из нового его поколения группировка животных, численностью в 55 особей,

осваивает новые местообитания. При этом наблюдается смещение южной границы ареала к Главному Кавказскому хребту, поскольку других территорий, свободных от хозяйственной деятельности, здесь нет. Нам представляется более обоснованной точка зрения Ю.П. Язана и А.С. Немцева (1985), полагающих, что низкие темпы прироста тебердинского стада (в среднем 2,5% в год) указывают на отсутствие естественных предпосылок для роста поголовья. Впоследствии эту же мысль высказывал Бобырь (1999), отмечая, что плотность населения тебердинских зубров близка к экологически предельной. Миграции зубров из заповедной долины Кизгич (пока только быков) свидетельствуют, что этим копытным там становится тесно. Однако за пределами заповедника арены жизни для них нет, так как все прилегающие территории заняты сенокосными угодьями и фермами с огромным количеством выпасаемого скота. Кроме того, здесь функционируют туристические комплексы со своей интенсивной хозяйственной деятельностью.

Данные учетов показывают, что в последние годы численность тебердинского стада сокращается. В 2000 г. сохранилось не более 30 животных, хотя работники лесной охраны предполагают, что может существовать невыявленная группа, включающая 10—15 животных. Основными факторами, сдерживающими рост численности этого стада, по-видимому, являются многоснежные зимы, браконьерство, отсутствие возможности для расселения и, как следствие, низкая репродуктивная активность (рождаемость составляет около 7%).

Таким образом, в популяциях кавказско-беловежских зубров, созданных на Кавказе, темпы роста поголовья были значительно ниже, чем в Кавказском заповеднике (Царяпин, Высоков, 1963; Подъяпольский, 1970; Язан, Немцев, 1985). Так, за первые 23 года своего существования численность зубров Нальчикского хозяйства увеличилась всего в 3,5 раза, в Цейском заказнике за 23 года — в 4,8 раз, в Тебердинском заповеднике за 30 лет — только в 2,1 раза (см. табл. 53, 54). В Ассинском заказнике зубры были полностью истреблены. Очевидно, при завозе зубров в упомянутые места не были учтены должным образом запасы и доступность сезонных кормов, возможности охраны и расселения животных. В отличие от названных выше районов, Кавказский заповедник и смежные с ним территории в высокой степени отвечают экологическим потребностям зубров (Заблоцкая, 1957). Именно этим обстоятельством, а также умелым содержанием и селекцией на ранних этапах восстановления объясняется быстрый рост численности и успешное освоение зубрами новых местообитаний.

В настоящее время сложилась ситуация, когда обострение социальных проблем у малообеспеченных слоев населения, разрушение экономической инфраструктуры региона определили растущее прямое преследование диких животных. Беспрецедентного уровня браконьерство достигло не только в лесных угодьях, примыкающих к заповедникам, расположенным на территории Кавказа, но и в глубине их территории. Браконьерство является основной причиной исчезновения диких копытных в сопредельных с заповедниками районах, вполне благоприятных по природным условиям для обитания зверей. Военные действия и широкое распространение оружия армейских образцов стимулируют браконьерство. Положение в целом напоминает ситуацию времен гражданской войны, в результате которой был полностью истреблен кавказский подвид зубра. Так, во многом из-за браконьерской охоты популяция зубра на Северо-Западном Кавказе уменьшилась с 1400 до 380 особей. Полностью истреблены зубры на территории бывшей Чечено-Ингушетии, сильно сократилось их поголовье в Цейском заказнике (Республика Северная Осетия), в Тебердинском заповеднике (Республика Карачаево-Черкесия), на грани истребления находится популяция Нальчикского гослесохозяйства (Кабардино-Балкарская Республика) (устные сообщения сотрудников).

Параметры жизненного цикла

Гон аборигенных кавказских зубров происходил со второй половины августа до середины или даже конца сентября (Виноградов, 1871; Динник, 1910; Филатов, 1910). Динник (1910) упоминает, что во время отлова молодых зубрят с 10/IV по 21/V было встречено более десятка очень маленьких или даже только что родившихся зубрят, из них 6 — в первый день отлова. Принимая продолжительность беременности зубров за 9 месяцев (260—280 дней), это означает, что самки, родившие телят с 10 по 21/V или несколькими днями раньше, должны были огуляться в течение 1/VIII—1/IX. У зубров вольной популяции Беловежской пуши гон проходил приблизительно в те же сроки —

с 10 августа по 15 сентября (Далматов, 1849; Карцов, 1903). Сроки гона колебались по отдельным годам (Карцов, 1903). У отдельных зубриц течка продолжалась около двух недель (Карцов, 1903), по Кулагину (1919) — 6—8 дней.

При содержании зубров в неволе сроки гона постепенно потеряли прежнюю приуроченность только к августу—сентябрю. Если Карцов (1903) о случаях спаривания зубров вне обычных сроков, например, в декабре, писал как о сравнительно редких отклонениях от нормы, то десятилетием позже они заметно участились, особенно у животных в загоне (Wroblewski, 1927). Растянutosть сроков гона у беловежских зубров отмечал также Кулагин (1919). Аналогичное явление в еще большей мере было выражено у асканийских зубров и в других пунктах разведения (Заблоцкий, 1939, 1949, 1957а, 1957б). Дестабилизация сроков течки отчетливо проявлялась у самок Кавказского заповедника на ранних этапах восстановления зубров (табл. 55). Разгар яра (до 70% случаев) приходился на август—сентябрь. В процессе дальнейшей адаптации к вольной жизни сроки гона сокращались (Калугин, 1968б; Немцев, 1988), однако, мы, к сожалению, не располагаем количественными данными, описывающими этот процесс.

Таблица 55

Распределение течки у зубриц Кавказского заповедника по месяцам в 1941—1954 гг. по Калугину (1968б)

Годы	n	Месяц							
		VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II
1941—1945	13	0.231	0.231	0.154	0.307	0.077	0	0	0
1946—1950	34	0.058	0.588	0.176	0.088	0.030	0.030	0.030	0
1951—1954	78	0.064	0.500	0.218	0.116	0.076	0	0.013	0.013
1941—1954	125	0.080	0.496	0.200	0.128	0.064	0.008	0.016	0.008

Продолжительность беременности кавказского и беловежского зубров, по-видимому, одинакова и составляет около 9 месяцев (Соколов, 1959; Гептнер, 1961). По данным Калугина (1958, 1968б), стельность зубриц в Кавказском заповеднике продолжалась от 261 до 283 дней, обычно от 271 до 280. Зубрицы до последних дней перед отелом сохраняют обычную подвижность и держатся вместе со стадом. Иногда в последние дни (1—2 недели) перед отелом зубрицы уходят из стада и образуют отдельную группу. Крайне редко отел протекает в общем стаде.

Отел и кавказских и беловежских зубриц XIX века происходил с начала мая до середины июня, т. е. в наиболее ранний период летнего потепления (Башкиров, 1939). Это давало возможность большинству телят окрепнуть за лето и встретить зиму в 6—7-месячном возрасте. В Пуще в XX в. сроки отела, как и гон, стали более растянутыми; отел наблюдался с мая по ноябрь (Кулагин, 1919). При содержании в неволе максимальное число (около 30—40%) отелов происходит в мае, но процесс растягивается с апреля по декабрь, а отдельные случаи могут быть в январе, феврале и даже марте (ЕВРВ, 1947—1998; Заблоцкий, 1949; Mohr, 1952). При полувольном содержании зубров в Кавказском заповеднике сроки отелов также были растянуты по сравнению с вольными популяциями, но около 74% телят появлялись на свет в мае и июне (табл. 56). В 1956—1959 гг., когда зубры Кавказского заповедника находились на полувольном содержании, средняя дата отелов приходилась на 12 июня, а стандартное отклонение составляло 30 ± 3 дня. К 1980—1985 гг. средняя дата отелов сместилась на 21 мая, а стандартное отклонение сократилось до 23 ± 1 дней. Таким образом, за 20 лет с момента выпуска на волю, у горных зубров произошла стабилизация сроков отела. Они приблизились к датам, свойственным для кавказских зубров. О том, что продолжительность и приуроченность периода отела зубров обусловлены степенью их domestikации, говорят следующие факты. В зубропитомнике Окского заповедника средняя дата отелов неизменна много лет и приходится на 22 июля (Киселева, 1974), стандартное отклонение составляет 53 ± 5 дней. Такой размах вариации дат рождений отмечался также в польских резерватах (Kraśniński, 1978), только средняя дата отелов была на 15 дней раньше. По данным Красинского, так называемые вольные зубры Польши телятся раньше — в среднем 29 июня, стандартное отклонение составляет 45 дней. Таким образом, в Кавказском заповеднике сроки отелов значительно сильнее стабилизированы, чем в дру-

гих популяциях зубров, изученных в этом отношении. Это однозначно свидетельствует о наибольшем приближении горных зубров к естественной популяции. Для иных вольных популяций Кавказа аналогичные данные, к сожалению, отсутствуют.

Таблица 56

Распределение отелов в Кавказском заповеднике по месяцам в 1941—1959 гг. по Калугину (1968б)

Годы	n	Месяц									
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
1941—1945	13	0.23	0.23	0.154	0.308	0.078	0	0	0	0	0
1946—1950	34	0.058	0.588	0.176	0.088	0.030	0.030	0.030			0
1951—1955	78	0.064	0.50	0.218	0.115	0.077	0	0.013	0.013		0
1956—1959	123	0.008	0.366	0.423	0.122	0.049	0.032	0	0		0
1941—1959	248	0.044	0.431	0.31	0.125	0.056	0.02	0.009	0.005		0

У зубров всех форм, как правило, рождается лишь один теленок. Случаи двоен на Кавказе и в Беловежской пуше были крайне редки (Pfitzenmauer, 1929). Среди зубров Кавказского заповедника двойни не отмечены ни разу.

Процесс отела продолжается 30—45 мин., с момента выделения слизи до выхода последа. Старые зубрицы телятся быстрее, чем первотелки (Калугин, 1968б). Вскоре после отела самка поедает послед и выгрызает хрящ на копытах зубренка.

Продолжительность периода лактации у зубриц широко варьирует, составляя обычно 8—10 месяцев (Калугин, 1968б). Продолжительность лактации зависит от индивидуальных особенностей животного. По данным Калугина (1968б), долго кормящие самки обычно отличаются этой способностью из года в год и передают ее по наследству (отмечено у самок Кавказского заповедника, происходящих от Лиры, КГЗ № 5); вместе с тем, имеются зубрицы, время лактации у которых всегда меньше 7—8 месяцев (например, самки Кавказского заповедника, происходящие от Еруни, КГЗ № 2).

В первые месяцы жизни зубренка сосет 5—6 (до 10) раз в сутки по 4—8 мин. В возрасте 5—6 месяцев зубрята сосут 4—5 раз, и число «грудных кормлений» постепенно снижается до 1—2.

Молочная железа у зубриц, как и у всех быков, имеет четыре соска, но она очень невелика и, даже в период лактации, снаружи не видна из окружающей ее шерсти. Можно предположить, что молочная продуктивность зубриц невелика, что компенсируется химическим составом молока, высокой жирностью (8—9%), как и у других диких копытных. Имеющиеся указания на высокую молочность зубриц (см. Башкиров, 1939), основанные на сообщениях о выпаивании зубрят коровьим молоком, по-видимому, не соответствуют действительности (Калугин, 1968б). Представление о молочности зубриц можно составить на основании расхода кормов на выпойку зубрят в Кавказском заповеднике (Калугин, 1968б). Использовали две схемы: (1) За 5 мес. кормления израсходовано цельного коровьего молока (жирность 4,1%) 275 л, сахара 4 кг, толокна 9 кг, размольной овсяной и пшеничной муки (в смеси) 50 кг и овса 10 кг; пятимесячного зубренка переводили на выпасное содержание. (2) За 4 мес. расход составлял цельного коровьего молока (жирность 4%) 400 л, сахара 6 кг, муки 60 кг и овса 10 кг. Трава, древесный корм и минеральная подкормка давались по поедаемости.

В условиях загонного и полувольного содержания половая зрелость самцов наступает в возрасте 2—3 лет, в очень редких случаях уже на втором году. В Кавказском заповеднике отмечен случай, когда 16-месячный бычок покрывал самок (в отсутствии более взрослых самцов, см. Приложение 1), которые принесли потом телят. В природных условиях быки моложе 5—6 лет не могут сколько-нибудь успешно противостоять старым самцам и обычно не допускаются до размножения. Даже при полувольном содержании самцы не участвуют в размножении до 4—5-летнего возраста.

Половозрелость у кавказских и беловежских зубриц XIX и начала XX вв. обычно достигалась в возрасте 2—3 лет, еще до завершения роста (Радде, 1899; Кулагин, 1919; Pfitzenmauer, 1929), и телят, следовательно, они приносили не раньше 3—4 лет, хотя часть из них достигала половой зрелости на втором году жизни².

² У самцов и самок бизонов сроки половой зрелости примерно те же, что и у зубров (McHugh, 1958).

В неволе известны случаи оплодотворения самок на 2-м году жизни, связанные с совместным содержанием самцов и самок и стремлением владельцев максимально форсировать воспроизводство зубров. Полноценное потомство в таких случаях, обычно, не получалось, телята рождались недоразвитыми, а у самок-первотелок часто не оказывалось молока (Заблоцкий, 1939). По данным о зубрах Окского государственного заповедника за всю историю его существования первое покрытие самок в среднем происходит в возрасте 40 мес. и первый отел — 48 мес. (табл. 57). При этом в последние годы наблюдается увеличение возраста вступления в размножение, что, по-видимому, связано с общим ухудшением состояния зубров по мере их жизни в неволе, нарастанием инбридинга и отсутствием жесткого контроля со стороны естественного отбора.

Таблица 57

Динамика ряда параметров жизнеспособности и плодовитости зубров в питомнике Окского заповедника по Сипко и др. (1999)

Годы	Возраст первого покрытия, мес.		Возраст первого отела, мес.		Интервал между отелами, мес.		Всего родилось телят	Гибель	%
	X	lim	X	lim	X	lim			
1960—65					14	11—21	28	3	10.7
1966—70	37.7	26—62	45.7	34—71	13	10—24	60	7	11.7
1971—75					15	10—30	60	16	26.7
1976—80	34.4	25—56	46.4	34—65	16	10—34	55	15	27.3
1981—85					19	12—22	36	10	27.8
1986—90	42.6	36—61	50.7	48—70	21	10—36	36	16	44.4
1991—95	52.0	41—52	60.5	60—61	21	12—26	23	10	43.5
1960—95	39.6	25—62	48.1	34—71	16.3	10—36	298	77	25.8

Потенциально зубрицы могут давать приплод ежегодно, к чему всегда стремились при разведении животных в неволе. Реальная плодовитость животных в питомниках нередко превышала потенциальную, принятую за 100%³.

В частности, при загонном и полувольном содержании зубров в Кавказском заповеднике зубрицы телились, начиная с 3—4 лет, и средняя плодовитость составляла 83,9% (Калугин, 1968а). После выпуска зубров на волю отел на четвертом году жизни стал редким, а на пятом — нормой. После первых же тяжелых зимовок участились случаи первого отела в шестилетнем возрасте. Период между отелами увеличился в среднем до 2—3 лет (Калугин, Немцев, 1976).

У аборигенных кавказских зубров самки приносили телят раз в два-три года, начиная с 5 лет (Динник, 1910; Филатов, 1912; Сатунин, 1914). Дикие беловежские зубрицы также чаще всего давали первый приплод на шестом году жизни с двухлетним перерывом между отелами (Усов, 1865; Крестовский, 1876; Карцов, 1903; Кулагин, 1919).

Отел раз в два года объясняли продолжительной лактацией (Wróblewski, 1927), бескормицей (Карцов, 1903; Соколов, 1959) или даже проявлением якобы естественного вымирания зубров (Бихнер, 1906). По нашему мнению, это — одна из характеристик нормальной естественной популяции зубров, возникающая при переходе ее к саморегуляции (см. ниже) и способствующая сбережению сил самки, развитию более полноценного потомства и снижению смертности.

Нормально самки могут плодотворить до 18—20 лет и даже позднее (Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961). Э. Моор (Mohr, 1952) приводит случай выдающейся племенной продуктивности зубрицы Каука: первого теленка она родила в возрасте 4 лет и затем, с 1925 г. по 1945 г., принесла 20 телят (8 самцов и 12 самок), последнего уже в возрасте 24 лет. Потенциальный срок продуктивной половой деятельности самцов — тоже около 20 лет, но в естественных условиях старые самцы, как и молодые, отстраняются от размножения более сильными соперниками.

³ Потенциальную плодовитость вычисляют, исходя из предположения, что самки телятся ежегодно с четырех до пятнадцати лет; этот условный показатель используется для оценки реальной плодовитости, которую обычно выражают в процентах потенциальной (Заблоцкий, 1957б).

Большинство исследователей XIX века завышали максимальную продолжительность жизни зубров, считая что эти звери могут жить 30—40 или даже 50 лет (Усов, 1865; Крестовский, 1876; Карцов, 1903; Башкиров, 1939). Эти же цифры некритически приводит Северцов (1941). М.А. Заблоцкий (1957б) справедливо сомневается в достоверности этих данных, поскольку они не подтверждены наблюдениями в природе и противоречат данным о продолжительности жизни зубров в неволе. К. Врублевский (Wróblewski, 1927) и Д.П. Филатов (1910) очень точно подметили, что у старых зубров на Кавказе, начиная с 20-летнего возраста, зубы нередко сточены до десен и не могут нормально перетирать пищу. Очевидно, максимальная продолжительность жизни зубров на воле не превышает 25 лет, и лишь в редких случаях достигает 30. Именно до такого возраста доживают некоторые из них в Беловежской пушче в наше время (Корочкина, Кочко, 1983б). В питомниках быки редко доживают до 20 лет, самки обычно живут несколько дольше (Заблоцкий, 1957б).

Исследование черепов старых зубров, хранящихся в музеях России, показывает, что сохранность зубов у одновозрастных равнинных животных из Беловежской пушчи, Окского и Приокско-Террасного заповедников примерно одинакова и отличается от таковой у зубров кавказского и горного подвида. По-видимому, это связано со спецификой питания. У самок 20—25 лет и самцов 20 лет эмаль отсутствует на всех резцах, а отдельные животные имеют только редкие корни (пеньки) зубов округлой формы. Павшие от старости в 1973—1977 гг. зубры Кавказского заповедника такого же возраста, как правило, не имели даже пеньков резцов. По-видимому, у горных зубров зубы изнашиваются быстрее, чем у равнинных, в связи с более интенсивным обменом веществ и, следовательно, большим объемом потребления кормов и большими нагрузками на зубную систему. К аналогичным выводам пришел П.Д. Рудько (1958) в отношении горных и равнинных пород крупного рогатого скота.

Максимальная продолжительность жизни горных зубров в настоящее время составляет немногим более 20 лет. Одним из основных лимитирующих факторов, вероятно, является стирание зубов. Американские бизоны, по-видимому, могут прожить дольше — до 35—40 лет (McHugh, 1958). Жевательные поверхности их зубов усложнены по сравнению с таковыми зубров (см. глава 3), что делает их более изнаноустойчивыми (Allen, 1876; Флеров, 1979; Наупес, 1984).

Смена волосяного покрова у всех форм зубров происходит один раз в году. У кавказских зубров линька происходила с конца весны и завершалась в начале лета (Сатунин, 1898; Динник, 1910; Филатов, 1912; Громов, 1928). По Диннику (1910) выпадение зимнего волоса шло быстро, и к июню «зубры издали кажутся почти голыми». Но Филатов (1912) 14/VI 1911 г. (по новому стилю) наблюдал стадо из десяти голов (коровы и молодые), которые «все были в зимней шерсти»; около 8/VII — «видел мельком еще одного зубра, на нем тоже было много еще зимней шерсти».

Относительно времени отрастания зимнего волоса Динник (1910) сообщает: «В сентябре на голове шерсть уже довольно длинная, на лопатках несколько короче, а на всех прочих частях туловища более или менее короткая. Хотя в сентябре шерсть у зубров еще коротка, но она в это время уже так сильно прорастает нежным пухом, что сквозь него почти невозможно разглядеть кожу».

У беловежских зубров линька начиналась в конце февраля или в марте. Как и у других копытных, ранее и быстрее вылинивают хорошо упитанные быки и холостые самки. Запаздывают с линькой самки, имеющие телят, и больные или истощенные звери. Сначала выпадает подшерсток, пластами висящий и постепенно сползающий по длине сохраняющейся ости. Вероятно, испытывая зуд от раздражения мертвым волосом, зубры трутся боками и головой о деревья, ускоряя процесс линьки. В первую очередь старая шерсть выпадает на углу нижней челюсти и одновременно в промежуности. Дольше всего она остается на брюхе и бедрах, где даже осенью можно видеть редкие зимние волосы, хотя подшерсток и на этих местах в это время уже выпал. Смена волоса происходит быстрее на задней части туловища, чем на передней. В летней шерсти у взрослых самцов бороды и подвеса нет, но у самок и молодых самцов он только становится более редким. На туловище шерсть первое время после линьки очень короткая, плотно прилегает к коже. Заметное удлинение ее происходит в сентябре; тогда же отрастают вновь борода и подвес на нижней стороне шеи. В октябре отрастание волоса к зиме в основном заканчивается, мех заметно темнеет (Wróblewski, 1927 и др.).

По данным Калугина (19686), у зубров Кавказского заповедника линька начинается во второй половине февраля и закачивается в июле. У животных разного пола и возраста сроки линьки несколько различаются (табл. 58). Раньше всех начинают и заканчивают линьку взрослые самцы. Самки и молодняк старше года начинают линять почти одновременно, но у молодняка она быстрее завершается. Сеголетки не линяют. Стельность и кормление телят тормозят линьку, так, сроки линьки у яловых такие же как у молодняка старше года. Индивидуальные вариации срока линьки зависят от упитанности и общего развития. Упитанные и хорошо развитые животные начинают линять раньше и перелинивают в более сжатые сроки.

Таблица 58

Сроки линьки зубров Кавказского заповедника по Калугину (19686)

Пол и возраст	Число наблюдений	Начало линьки	Конец линьки	Продолжительность линьки, мес.
Взрослые самцы	29	2-я декада февраля	май	3—3,5
Взрослые самки	93	3-я декада марта	июль	4—5
Молодые старше года	108	2-я и 3-я декады марта	июнь—июль	3—4

В первую очередь линяют участки тела, покрытые более развитым волосом — шея, передняя часть туловища и бока. Спина, задняя треть туловища и брюхо линяют несколько позже. Дольше всего старый волос сохраняется на маклаках и хвосте.

В августе, к началу гона, зубры имеют полный летний мех короткого острого волоса, практически без подшерстка, который начинает расти с сентября. В период линьки зубры теряют клочья волос всюду, где они находятся, оставляя их на ветках деревьев, кустарниках, траве, каталках и пнях. Приблизительный вес волоса, выпадающего при линьке взрослого зубра, составляет 4—5 кг.

Зимний волосяной покров зубров хорошо развит, и настолько предохраняет их от холода, что они не выбирают специальных мест лежек, а ложатся прямо на снег. Летний волос зубров значительно короче зимнего, менее густ, в окраске преобладают темные тона.

Внешние факторы, влияющие на динамику численности

Рассмотрим зависимость колебаний численности животных от различных внешних воздействий. Как показал А.А. Насимович (1936; 1939; 1955), абиотические факторы зимовки играют ведущую роль в жизни горных копытных. Примером этого служат колебания численности зубров Северо-Западного Кавказа, демонстрирующие явную зависимость от многоснежных зим (рис. 27а). Ряд климатических факторов (критический уровень снега, совокупное действие низких температур и ветра и т. д.) подчас оказывают катастрофическими для животных и ведут к резкому сокращению их числа. Следует подчеркнуть, что данные климатические воздействия являются элиминирующими лишь при их определенном (и поэтому относительно редком) сочетании. Гораздо чаще животные подвергаются влиянию отдельных лимитирующих факторов, включая прямое и косвенное воздействие растительных и животных организмов. Фактор считается лимитирующим, если с ростом численности популяции смертность населения от него увеличивается (Семевский, 1972). Прежде всего, лимитирующими являются биотические факторы питания и насыщения местообитаний, а также антропогенный фактор.

Значение различных параметров, отражающих состояние и динамику кормовой базы, в том числе наличие и доступность пищи, выдвигают наиболее жесткие ограничения на рост популяции зубров, усиливающиеся по мере заполнения потенциальной емкости среды.

Климатические и антропогенные факторы

На ранних этапах восстановления зубров на территории Кавказского заповедника их жизнь в самый тяжелый зимний период проходила под контролем человека, а первые годы после прекращения этого контроля (до зимы 1967/68) зимние погодные условия благоприятствовали успешной перезимовке. В результате за первые 27 лет раз-

ведения зубров отмечены лишь единичные случаи их гибели по каким-либо причинам, включая негативное воздействие климатических факторов (Калугин, 1968б).

Однако, начиная с конца 1960-х до 90-х годов, климатические депрессии являлись основной причиной не только сильных падений численности зубров, но и, вероятно, одним из факторов, лимитирующим их количество в Кавказском заповеднике на уровне значительно более низком, чем допускали кормовые ресурсы (их наличие и доступность). За пределами КГЗ климатические факторы не вели к сколько-нибудь значительной гибели животных.

Важное значение для зубра имеет низкий (около 50—60 см) уровень снежного покрова в зимний период (Флеров, 1979; Казьмин, Смирнов, 1992). Однако при сохранении достаточного объема доступных кормов, зубры, по-видимому, могут перезимовать и при большей глубине снега, до 65—95 см (Шумов и др., 1998). Опыт наблюдений в Кавказском заповеднике показывает, что наибольший негативный эффект наблюдается при неблагоприятном сочетании нескольких внешних факторов, например, низкой урожайности и глубокоснежья.

Зима является наиболее трудным периодом в жизни горных зубров, обитающих в среднегорье (выше 1400 метров н.у.м.) и высокогорье. В это время интенсивность воздействия целого ряда факторов среды приближается к пределам толерантности животных, и сами факторы становятся лимитирующими. Характерная особенность и главное отличие природных факторов, лимитирующих и стимулирующих рост численности зубров, от элиминирующих факторов состоит в том, что воздействие первых может способствовать развитию адаптаций. Истребительные же факторы среды бывают настолько пагубны в депрессивные годы, что элиминация стихийными силами природы и антропогенным прессом утрачивает избирательный характер. Так произошло, например, в 90-х годах, когда сочетание многоснежных зим и беспрецедентного браконьерства поставило горных зубров на грань вымирания.

Таблица 59

Останки горных зубров, обнаруженные в 1989—1997 гг.*

Годы	В Кавказском заповеднике		Вне Кавказского заповедника	
	павших от естественных причин	убитых или погибших от ран	павших от естественных причин	убитых или погибших от ран
1989	16	4	8	7
1990	27	6	11	9
1991	42	3	19	14
1992	36	8	20	27
1993	31	7	14	35
1994	23	4	15	19
1995	21	3	12	13
1996	16	3	9	14
1997	14	2	2	6
Всего	226	40	110	144

* в таблицу включены только случаи точно установленной причины смерти.

Вопреки распространенному мнению (Гептнер и др., 1961; Калугин, 1968а, 1968б) об отсутствии браконьерства на зубров Кавказского заповедника в начале их выпуска на волю, надо признать, что эти животные всегда истреблялись злоумышленниками. Еще в 1955 г. была зарегистрирована добыча привезенного кавказско-беловежского зубра Беляка, ЕВРВ № 773 (Архив КГЗ, № 188). Были обнаружены и многие другие случаи незаконной добычи зубров. (Летописи Природы КГЗ за 1976—1998 гг.), однако, до 90-х годов браконьерство не достигало масштабов, превышающих стихийные бедствия.

С 1989 по 1997 год было обнаружено 520 зубров, павших от голода, вследствие травм и ранений, попадания в петли, поставленные на волка, а также убитых браконьерами (табл. 59). Наиболее существенный пресс браконьерства на горных зубров, а также других диких животных наблюдался в местах их зимней концентрации, расположенных в Даховском и

Псебайском заказниках, прилежащих к территории заповедника. Падение численности составило в среднем 16% в год (максимально — 49% — 1999 г.) Жертвами браконьеров становились, главным образом, самки, откочевавшие на зиму из заповедника. Они составляют 78% всех объектов браконьерской охоты. На территории собственно заповедника наибольшие потери зубров зарегистрированы в 1994—95 гг., когда численность сократилась сразу на 35% (потеря взрослых самок составила 42%, самцов — 27%).

Таким образом, в данный период динамика численности зубров за пределами КГЗ в наибольшей степени зависела от антропогенного фактора, максимальный эффект которого наблюдался в 90-е годы (рис. 26b). Как отмечено выше, в других кавказских популяциях зубров главной причиной катастрофического падения численности в последнее десятилетие также было прямое истребление, связанное с недостаточной охраной, тяжелым экономическим состоянием населения и повсеместным распространением нарезного оружия (Бобырь, 1999).

Болезни

Заболевания, принесенные в горы домашним скотом, неоднократно вызывали эпизоотии аборигенных кавказских зубров и причиняли им большой ущерб. По данным Х.Г. Шапошникова (Башкиров, 1939) на лугах, сдававшихся в Кубанской охоте под выпас скота, в 90-е годы XIX века вспыхнул ящур. Кроме скота, тогда гибли дикие животные, в том числе зубры. О гибели зубров от ящура, занесенного в 1907 г. скотом на горные пастбища, сообщал Динник (1910). Обширная эпизоотия разразилась в 1919 г.; это был в основном ящур, но отмечена также сибирская язва (Башкиров, 1939).

Зубры восприимчивы ко многим заболеваниям крупного рогатого скота. В Беловежской пуше, на Северо-Западном Кавказе и в заповеднике Аскания-Нова неоднократно отмечались случаи заболевания зубров ящуром, пастереллезом, эмфизематозным карбункулом, плевропневмонией, сибирской язвой, туберкулезом, бруцеллезом, эмкармом, столбняком и бешенством (Врублевский, 1908; Динник, 1909; Эккерт, Феддерс, 1912; Северцов, 1926; Wroblewski, 1927; Башкиров, 1939; Калугин, 1968а, 1968б; Шостак, Василюк, 1975). По-видимому, ящур и пастереллез чаще других болезней становятся причиной гибели животных. В частности, пастереллез был дважды занесен в Кавказский заповедник: в 1941 г. зубробизонами, эвакуированными из Московского зоопарка, и в 1955 г. домашним скотом, выпасавшимся вблизи границ заповедника на пастбищах, посещавшихся зубрами (Калугин, 1968 б).

У зубров зарегистрированы также протозойные заболевания, такие как пироплазмоз и трипанозомоз (Калугин, 1968б). Гельминтофауна современных зубров была изучена на основе прижизненного гельминтокопрологического анализа и вскрытия отстрелянных и павших животных из польской и белорусской частей Беловежской пуши, Аскания-Нова, Приокско-Террасного, Окского, Кавказского, Крымского, Мордовского и Хоперского заповедников. Общий список паразитических червей зубров, составленный на основе опубликованных данных (Кулагина, 1919; Wroblewski, 1927; Koffman, 1942; Рухлядев, 1948, 1964а, 1964б, 1967; Скрябин, 1949; Мозговой, Попова, 1951; Беляева, 1959; Drozd, 1961; Заблоцкий, 1960б; Матевосян, 1964; Черткова, Касуйко, 1964; Егоров, 1965; Назарова, 1965; Козлов, Назарова, 1979; Назарова, Киселева, 1980; Москвин, Багрова, 1993; Drozd et al., 1994; etc.), представлен в табл. 60.

Возможно, гельминты, определенные до рода, относятся к уже перечисленным в списке видам, и реальный список известных видов несколько короче. Из 43 установленных видов по крайней мере 30 общие с крупным рогатым скотом, 25 — с овцами и козами, 17 — с оленями, 21 — с косулями, 15 — с сернами, 11 — с турами, 6 — с кабанами, 2 — с волками и собаками (Рухлядев, 1967). Специфические для зубров гельминты полностью отсутствуют (Козлов, Назарова, 1979), и только три специфичны для зубра и бизона: *Cooperia bisonis*, *Skrjabinagia bisonis* и *Dictyocaulus viviparus*. Остальные паразиты заимствованы главным образом у других видов Bovidae и частично у Cervidae, обитающих в тех же биотопах.

Особенностями гельминтофауны зубров является отсутствие у них эхинококков, тизаниезий, стилезий и авителлин — представителей цестод, свойственных окружающим их жвачным животным, а также однообразие видов легочных нематод (Рухлядев, 1967). Суммарное количество видов паразитических червей, зарегистрированных у зубров, намного уступает таковому у крупного рогатого скота (Пупков, 1966).

Список гельминтов, обнаруженных у зубров
(наиболее патогенные виды подчеркнуты)

Трематоды

- | | |
|---|---|
| 1 <i>Fasciola hepatica</i> L., 1958 | 28 <i>Ostertagia lyrata</i> Sjöberg, 1926 |
| 2 <i>F. gigantica</i> (Cobbold, 1856) | 29 <i>Ostertagia</i> sp. (по Рухлядеву, 1948) |
| 3 ¹ <i>Dicrocoelium lanceatum</i> Stil. et Hass., 1896 | 30 ³ <i>Spiculopteria spiculopteria</i> Guschanskaja, 1931 |
| 4 ¹ <i>D. dendriticum</i> (Rudolphi, 1819) | 31 <i>Cooperia punctata</i> (Linstow, 1948) |
| 5 ² <i>Paramphistomum cervi</i> (Zeder, 1790) | 32 <i>C. oncophora</i> (Railliet, 1898) |
| 6 ³ <i>P. conicum</i> Led. | 33 <i>C. mcmasteri</i> (Gordon, 1932) |
| 7 <i>Paramphistomum</i> sp. (по Рухлядеву, 1948) | 34 <i>C. zurnobata</i> Antipin, 1931 |
| 8 ² <i>Liorchis scotilae</i> (Willmott, 1950) Velichko, 1966 | 35 <i>Haemonchus contortus</i> (Rudolphi, 1803) |
| | 36 <i>H. placei</i> (Place, 1893) |
| | 37 <i>Nematodirus helvetianus</i> May, 1920 |
| | 38 <i>Nematodirus</i> sp. (по Рухлядеву, 1948) |
| | 39 <i>Trichostrongylidae</i> gen. sp. (по Рухлядеву, 1948) |
| | 40 <i>Dictyocaulus viviparus</i> (Bloch, 1782) |
| | 41 ³ <i>D. filaria</i> (Rudolphi, 1809) |
| | 42 <i>Dictyocaulus</i> sp. (по Рухлядеву, 1948) |
| | 43 <i>Thelazia rhodesi</i> (Desmarest, 1827) |
| | 44 <i>T. gulosa</i> (Railliet et Henry, 1910) |
| | 45 <i>T. skrjabini</i> Erschow, 1928 |
| | 46 <i>Gongylonema pulchrum</i> Moilin, 1857 |
| | 47 <i>Setaria labiopatipilosa</i> (Alessandrini, 1848) |
| | 48 <i>Trichocephalus ovis</i> (Abildgaard, 1795) |
| | 49 <i>Trichocephalus</i> sp. (по Wroblewski, 1927) |
| | 50 <i>Trichocephalus</i> sp. (по Рухлядеву, 1948) |
| | 51 <i>Capillaria bilobata</i> Bhalerao, 1933 |
| | 52 <i>Capillaria bovis</i> (Schnyder, 1906) Ransom, 1911 |
| | 53 <i>Capillaria</i> sp. (по Кулагину, 1919) |
| | 54 <i>Capillaria</i> sp. (по Рухлядеву, 1948) |
| | 55 ³ <i>Nematodirella longissimespiculata</i> (Romanovitsch, 1915) |

Цестоды

- 9³ *Moniezia benedeni* (Moniez., 1879)
10 *M. expansa* (Rudolphi, 1810)
11 *Moniezia* sp. (по Кулагину, 1919)
12 *Moniezia* sp. (по Рухлядеву, 1948)
13 *Moniezia* sp. (по Drozd, 1961)
14 *Cysticercus tenuicollis* (*Taenia hydatigena* Pall., 1766)
15 *Coenurus cerebralis* [*Multiceps multiceps* (Leske, 1780)]

Нематоды

- 16 *Toxocara (Neoscaris) vitulorum* (Goeze, 1782)
17 *Chabertia ovina* (Fabricius, 1788)
18 *Oesophagostomum radiatum* (Rudolphi, 1803)
19 *O. venulosum* (Rudolphi, 1809)
20 *Bunostomum phlebotomum* (Railliet, 1900)
21³ *B. trigonocephalum* Rudolphi, 1802
22 *Trichostrongylus axei* (Cobbold, 1879)
23 *Ostertagia ostertagi* (Stiles, 1892)
24 *O. circumcincta* (Stadelmann, 1894)
25 *O. trifurcata* Ransom, 1907
26 *O. orloffi* Sankin, 1930
27 *O. bacuriani* Schischkin, 1937

¹ *Dicrocoelium dendriticum* обычно сводится в синонимы *D. lanceatum*;

² *Liorchis scotilae* обычно сводится в синонимы *Paramphistomum cervi*;

³ По мнению А.С. Москвина, обнаружение у зубров сомнительно, т.к. обычно паразитирует только у оленей, лосей и (или) овец.

Сила воздействия гельминтов на своих хозяев в значительной степени зависит от состояния организма хозяина и от экстенсивности заражения. Паразиты снижают резистентность животных, делают их более восприимчивыми к различным инфекционным заболеваниям, а в некоторых случаях, в особенности в условиях загонного содержания, становятся непосредственной причиной гибели. Так, в 1951 г. зубрица из Кавказского заповедника погибла от ценуроза мозга (Заблоцкий, 1960б). Корочкина (1958) описывает случаи гибели зубров Беловежской пуши от фасциолеза, а Татарников и Дякун (1969) — от дикрацелиоза и диктиокаулеза. Диктиокаулюсы были причиной гибели двух седелетков и истощения целого ряда животных, содержащихся в загонках в зубропитомнике Окского заповедника (Назарова, Киселева, 1980). Практически поголовная зараженность и высокая экстенсивность поражения животных в питомниках (до нескольких сотен и даже тысяч экземпляров гельминтов на особь) является прямым следствием высокой плотности населения, малой площади и постоянного места расположения загонков в питомниках. Чтобы снизить пресс этих факторов в Центральном зубровом питомнике при Приокско-Тerrasном заповеднике до 1992 г. практиковалось выращивание молодняка на вольном выпасе в течение 2-х лет (Москвин, Багрова, 1993). Это не только способствовало подготовке животных к последующему выпуску в вольные и полувольные стада, но позволяло использовать значительные по площади территории. При этом выделявшиеся с фекалиями зубров инвазионные элементы — яйца и личинки гельминтов — рассеиваются на больших площадях, сокращая вероятность реинвазии. При этом воздействие факторов внешней среды (влажность воздуха и почвы, инсоляция и т. д.) способствовали частичной или полной санации выпасов.

Особенности гельминтофауны аборигенного кавказского подвида зубров не были изучены. Из трех животных, вскрытых Филатовым, паразиты не были обнаружены ни у одного (Башкиров, 1939). У вольных зубров Беловежской пуши в XIX и начале XX века было выявлено около 15 видов сосальщиков, круглых и ленточных червей. Патогенное значение, по-видимому, имела лишь печеночная двуустка (*Fasciola hepatica* L.), вызывавшая поражение желчных ходов печени и нарушение желчеотделения. Поголовно у всех зубров в печени обнаруживалось от нескольких десятков до 300—600 штук двуусток (Кулагин, 1919).

Для современных горных зубров существуют достаточно представительные данные. Из 43 видов гельминтов, известных для зубров, в Кавказском заповеднике зарегистрированы 12: трематоды *Fasciola hepatica*, *F. gigantica* и *Paramphistomum* sp.; *Coenurus cerebralis* — личиночная стадия цестоды *Multiceps multiceps*; нематоды *Toxocara vitulorum*, *Cooperia oncophora*, *Ostertagia* sp., *Nematodirus* sp., *Dictyocaulus viviparus*, *Dictyocaulus* sp., *Trichocephalus ovis* и *Thelazia rhodesi* (Калугин, 1968а, 1968б)⁴. Два вида из этого списка (*F. gigantica* и *T. vitulorum*) не были обнаружены в других популяциях зубра (Козлов, Назарова, 1979). Среднее количество паразитов на одну особь относительно невелико, хотя приведенные данные относятся к периоду загонного и полувольного содержания горных зубров. Вместе с тем, даже в то время инфекции и инвазии крайне редко приводили к гибели животных: среди различных причин смерти после года их доля составляет 4% (табл. 61), относительно невелико их значение и в гибели сеголетков (табл. 62).

Таблица 61

Причины гибели горных зубров в возрасте старше года за 1940—1965 гг.
и зубров Беловежской пуши в 1907—1908

Причины	Кавказский заповедник ¹			Беловежская пуца ²	
	п	%	Примечание	п	%
Инфекции и инвазии	3	4.1	геморрагическая (вызвана <i>Pasteurella multocida</i>) септицемия и ценуроз	40	45,5
Убиты зубрами	8	10.9	во время яра	11 ³	12,5
Браконьерство	9	12.3	в местах выпаса зубров		
Ушибы и ранения	15	20.5	при перекомплектовании зубров в загонах, перегонах и т.п.	11	12,5
Незаразные заболевания	13	17.9	отравление ядовитыми растениями, тимпанит		
Утонули	0	0		2	2,3
От старости				8	9,1
Причины не установлены	13	17.9	обнаружение костей и патолочи	16	18,2
Пропали без вести	12	16.4	при вольном содержании		
Всего	73	100		88	100

¹ По Калугину (1968а, с. 89);

² По Врублевскому (Wroblewski, 1927);

³ Из них 2 взрослых и 9 телят; последние убиты и задавлены взрослыми главным образом у кормушек с сеном.

При вселении горных зубров в новые фаунистические комплексы они наравне с другими членами биоценоза начали участвовать в циркуляции местных видов гельминтов (Козлов, Назарова, 1979). Очевидно, имел место процесс, сходный с описанным у равнинных зубров, завезенных в 60-х годах из Польши в белорусскую часть Беловежской пуши. В Польше они имели 20 видов гельминтов (Drozd, 1961). Через некоторое

⁴В обзорной работе Козлова и Назаровой (1979) содержатся ошибочные указания об обнаружении некоторых видов гельминтов в отдельных популяциях зубров. Это касается, в частности, данных по Кавказскому заповеднику. Эти досадные ошибки, вероятно, возникли при наборе в результате смещения строк разных столбцов относительно друг друга (в частности, возникли несоответствия между данными таблицы и текста работы). Вместе с тем, в тексте повторена лишь малая часть информации, приведенной в таблице. Поэтому цитируемую работу, к сожалению, нельзя использовать как источник информации о гельминтофауне отдельных популяций зубров. В этой связи, в настоящей работе гельминты зубров Кавказского заповедника приведены по работам Калугина (1968а, 1968б), обобщающим данные оригинальных исследований и актов вскрытия современных горных зубров (Архив КГЗ, книги № 7, листы 9—12, 14—16, 63, 64).

время было выявлено только 7 видов паразитических червей (Беляева, 1959), а к 1965 г. — 17 видов (Назарова, 1965). Увеличению гельминтофауны в качественном и количественном отношении за 6 лет способствовали рост плотности населения зверя и контакты с домашними копытными. В итоге гельминтофауна зубров Беловежской пуши стала насчитывать 14 видов, общих с завезенными из Польши, 6 видов исчезли и 3 вида были приобретены вновь.

Таблица 62

Причины гибели зубров-сеголетков в 1940—1965 гг. по Калугину (1968а)

Причины гибели	Погибло	
	<i>n</i>	%
Инфекции и инвазии	12	18.2
Убиты зубрами	8	12.2
Утонули	8	12.2
Ушибы и ранения	8	12.2
Погибло от волков	2	3.0
Мертворожденные	5	7.5
Причины не установлены	13	19.5
Пропали без вести	10	15.2
Всего	66	100

Данные о современном состоянии гельминтофауны горных зубров, к сожалению, отсутствуют. Однако постоянные наблюдения за состоянием популяции Кавказского заповедника и прилежащих территорий позволяют уверенно говорить, что инфекции и инвазии не играют существенной роли в динамике ее численности.

По архивным данным, при загонном разведении в Кавказском заповеднике зубры погибали от ценуроза мозга, от фасциолеза и диктиокаулеза (Архив КГЗ, № 188). Изучением заболеваний и причин гибели диких животных Кавказского заповедника в 60-х годах занимался Д.П. Рухлядев (1963, 1967). По его данным, вследствие гельминтозов здесь погибает 3,4% особей из числа всех павших травоядных. В Кавказском заповеднике с 1963 по 1968 год им зарегистрировано 70 случаев гибели зараженных гельминтами парнокопытных, в том числе 3 зубров (0,7% численности популяции). У них обнаружены фасциолы, диктиокаулы, трихостронгилиды. Заражению, заболеваниям и гибели зубров благоприятствовали контакты с домашним скотом (Рухлядев, 1964б). Однако, чаще всего, воздействие гельминтов на популяцию хозяев имело косвенный характер. Рухлядев считает зубра практически безопасным в гельминтологическом отношении для других диких жвачных и не относит его паразитарные заболевания к числу основных причин гибели животных. К сходным выводам в отношении кавказского оленя пришел В.Н. Александров (1968). Данные о влиянии паразитарных и инфекционных заболеваний на динамику численности современных зубров в других местах на Кавказе отсутствуют; можно предположить, что там их роль также невелика.

Хищники

Зубр — одно из самых крупных копытных; он имеет хорошо развитые рога, служащие орудием нападения и защиты. Хищники могут быть опасны только для молодых животных. Взрослые животные как в стаде, так и в одиночку вполне могут защитить себя.

В Беловежской пуше и в Кубанской охоте отмечены нападения волков преимущественно на молодых животных (Карцов, 1903; Башкиров, 1939). За время разведения зубров в Кавказском заповеднике достоверно установлено только два случая гибели зубрят от волков (Калугин, 1968а, 1968б). В Кавказском заповеднике не зарегистрировано успешных нападений на зубров других хищников (рысей, медведей и др.). Е.В. Пфиценмайер (Pfiizenmaier, 1929) отмечал, что в желудках медведей находили остатки зубров. Наиболее вероятно, что эти случаи отражают поедание трупов, но не результат хищничества. Такого же мнения придерживается А.Н. Кудактин (1982) относительно остатков зубров, обнаруженных в экскрементах и желудках волков. Поедание трупов зубров всех возрастов медведями, волками и кабанами неоднократно отмеча-

лось на территории Кавказского заповедника, как в 1940—1965 гг. (Калугин, 1968а), так и в более позднее время. Зубрица-мать не оставляет зубренка без присмотра, и хищники практически не имеют возможности отбить его. После формирования вольной популяции Кавказского заповедника успешных охот волка или медведя на зубров не было зарегистрировано (Немцев, 1988).

По данным Г.М. Царяпина, в Нальчикском лесохозяйстве (Кабардино-Балкария) отмечен успешный случай нападения трех медведей на 4—5-летнего зубра самца (Калугин, 1968а). Это — редчайшее исключение, по крайней мере, для условий Кавказа.

Таким образом, хищники не оказывали существенного воздействия на аборигенных кавказских зубров, и не влияют на численность современных горных зубров.

Травматизм

На начальных этапах разведения зубров, особенно в условиях загонов, травматизм вносил заметный вклад в гибель зубров разных возрастов (табл. 61, 62). Несколько зубров погибло при перегонах (Калугин, 1965, 1968а; Архив КГЗ, № 188). Отдельные случаи травм, полученных зубрами при передвижении по крутым склонам и переправе через реки, наблюдаются и в настоящее время. Однако они немногочисленны. В среднем за год встречается 2—3 зубра, имеющих травматические повреждения, представляющие угрозу их жизни. Обычно это молодняк с переломом одной из конечностей.

Есть немногочисленные указания на травматизм зубров в других пунктах разведения. Так, в Нальчикском гослесохозяйстве 2 быка получили серьезные ранения в ходе драки, после чего один скончался (Царяпин, Высоков, 1963). Гибель зубров, интродуцированных в Исмаиллинском заказнике (Азербайджан), официальные власти объяснили тем, что эти звери попали под поезд (?!). Полагаем, рассматривать всерьез такую версию более чем наивно.

В целом, смертность животных из-за травм невелика, и практически не влияет на динамику численности современных зубров.

Динамика соотношения полов

В популяциях Кавказа, как и на других территориях, соотношение полов зубров при рождении близко к 1:1 (Калугин, 1968а, 1968б; Немцев, 1988). Однако в старших возрастных группах оно в большей или меньшей степени изменяется. Наибольшее отклонение от равного соотношения полов наблюдается в стадах, находящихся под контролем человека. Так, в вольной популяции беловежских зубров XIX века отношение самцов и самок составляло 1:1,04 (Карцов, 1903), тогда как в современной популяции польской части Беловежской пуши взрослые самцы и самки составляют $25,5 \pm 3,3\%$ и $35,7 \pm 3,2\%$ популяции, соответственно (Kraśniński et al., 1994). Аналогично этому на ранних этапах восстановления зубров в Кавказском заповеднике самки значительно

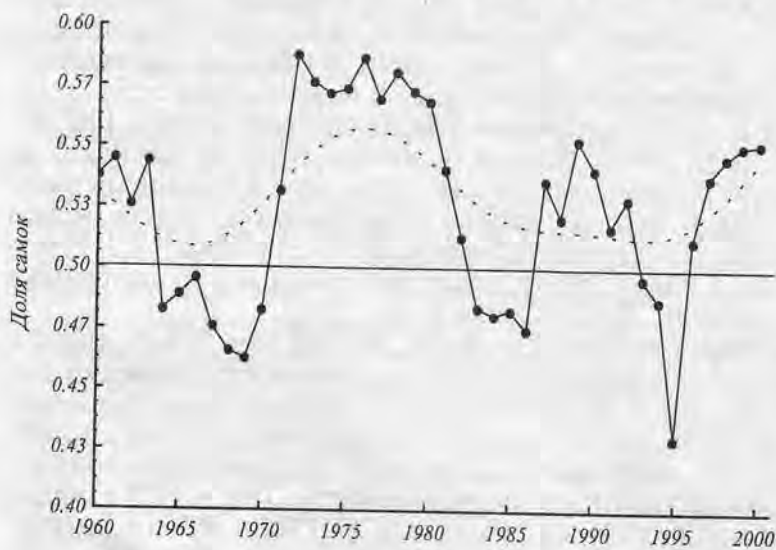


Рис. 28. Динамика доли самок в популяции горного зубра.

преобладали, составляя в среднем 65,7%. Это было обусловлено преимущественным отстрелом и вывозом самцов, т. е. прямым воздействием человека (Калугин, 1968б), как и в контролируемой популяции Беловежской пуши.

В противоположность этому, у вольноживущих и не контролируемых человеком горных зубров доли самцов и самок почти равны друг другу. Среди животных старше двух лет доля самок составляла в среднем $52,5 \pm 0,6\%$ (меняясь по годам от 43 до 58,8%), что статистически значительно отличается от

соотношения 1:1 и практически не отличается от соотношения, наблюдавшегося в неконтролируемой популяции Беловежской пуши (1,04:1). В других вольных популяциях с не контролируемым человеком соотношением полов (Цейский заказник, Тебердинский заповедник, Нальчикское лесохозяйства и Цуманское охотхозяйство) доля самок среди взрослых животных больше, чем самцов на 2—3% (Немцев, 1988).

Колебания соотношения полов во времени представлены для зубров Кавказского заповедника на рис. 28. С 1960 по 1969 год относительная численность самок снижалась с 54 до 46%. Затем очень быстро, в течение трех лет соотношение полов изменилось в пользу самок и с 1971 по 1980 год их относительная численность держалась в пределах 57—59%. В 1981—1983 гг. соотношение полов смещалось в пользу самцов и в 1983—1986 гг. доля самок находилась в пределах 47—48%. С 1987 по 1992 год вновь преобладали самки (52—55%). В 90-х годах в основном под влиянием браконьерства доля самок снизилась до рекордно низкой величины (43%, 1995 г.), но уже в 1996 г. самки опять доминировали над самцами, а к 2000 г. их доля в популяции достигла 55%. Причины динамики полового состава остаются не выясненными. Так, например, не было обнаружено отрицательной связи между относительной скоростью роста численности самцов и самок. Однако, в периоды, характеризующиеся снижением доли самок, относительная скорость роста их численности, как правило, была ниже, чем у самцов. Последнее скорее всего является результатом дифференциальной смертности полов, причина которой может лежать в их экологических различиях (внутривидовые взаимодействия, пространственное размещение, чувствительность к климатическим факторам и т. п.). Анализ имеющихся данных не выявил влияния соотношения полов на динамику численности зубров Северо-Западного Кавказа, включая рождаемость, смертность сеголетков и скорость роста популяции.

Динамика рождаемости и смертности

Для характеристики структуры популяции важно определение доли младших возрастных групп. Именно количество переживших зиму сеголетков, как наиболее уязвимой части населения, определяет годовой прирост стада и возрастную структуру. Количество годовалых животных позволяет оценить гибель молодняка в течение первого года жизни.

На ранних этапах разведения зубров в Кавказском заповеднике наблюдалось постепенное снижения доли зубрят, погибших в течение первого года жизни. По данным Калугина (1968а) при вольерном содержании (1940—1945) погибло 33,3% зубрят до года, при загонно-выпасном (1946—1953) — 16,7%, и при полувольной и начале вольной жизни (1954—1965) — 8,1%. Высокую гибель телят при загонном содержании Калугин (1968б, с. 39—40) объясняет легкостью распространения инфекций, а также большей вероятностью травмирования другими зубрами.

После перевода горных зубров на вольный выпас как рождаемость, так и процент сохранности молодняка стали снижаться (табл. 63; рис. 29). Этот процесс усугубили климатические депрессии 60-х и 70-х гг. В суровые зимы выживала лишь пятая часть приплода, смертность молодняка оставалась высокой и на следующий за тяжелой зимовкой год (Немцев, 1983а). Последнее было вызвано истощением самок и, вследствие этого, рождением слабых зубрят. Наибольшая смертность молодняка зафиксирована в сезоны 1968/69, 1970/71, 1972/73, 1976/77 и 1987/88 гг., когда больше половины телят не доживало до годовалого возраста. Распределение величин смертности сеголетков в течение первого года жизни близко к логнормальному. В среднем (среднее геометрическое) за весь период вольного обитания зубров смертность сеголетков составляла около 23% (min = 4,7, max = 76,5%). Для сравнения укажем, что в 1960—1995 гг. отход молодняка в зубропитомнике Окского заповедника составил в среднем 25,8% (Сипко и др., 1999).

Вместе с ростом общей адаптированности животных, год от года повышалась и способность популяции к устойчивому воспроизводству в условиях периодически повторяющихся климатических депрессий. Стабилизация таких особенностей репродукции как поздний возраст первого отела и 2—3-х летний перерыв между ними способствуют рационализации репродукции, снижению рождаемости и выживанию приплода. Тяжелые условия зимовки приводят к снижению рождаемости. Так, в 1975 г. число сеголетков во встреченных нами группах зубров составляло 13,1% от общего количества животных (рис. 29а). В течение следующего года зарегистрировано около 440 взрос-



Аборигенный кавказский зубр. Фото Ютнера, 1903 г. Архив Кавказского заповедника.



Кубанская охота Его Императорского Высочества
Великого Князя Сергея Михайловича (в центре). Перед охотой.
Фото из альбома «Охоты Кавказа», 1909 г.



Охотничий лагерь «Старый Уруштен». Фото из альбома «Охоты Кавказа», 1909 г.



Группа охотников с трофеями. В центре — Великий Князь Сергей Михайлович.
Фото из альбома «Охоты Кавказа», 1909 г.



Первая печать заповедника.



Калугин Сергей Гаврилович. Работал в заповеднике в 1955—1977 годах. Зубровед, кандидат биологических наук. Организатор Умпырского зубропарка, а впоследствии — перевода зубров на вольное содержание. Фото из архива Кавказского заповедника.



1951 г. — организован Умпырский зубропарк. Перевозка животных.
Фото из архива Кавказского заповедника.



Кишинский зубропарк, 1942 г. Кормление в загоне, зубровод П. Ф. Цуканов.
Фото из архива Кавказского заповедника.



Кишиневский зубропарк, 1942 г. Зубровод А. Б. Кондрашев наблюдает животных в загоне.
Фото из архива Кавказского заповедника.



Александр Степанович Немцев. 1978 г.
Фото из архива А.С. Немцева.



Александр Степанович Немцев. 1983 г. Фото из архива А.С. Немцева.



Александр Степанович Немцев. 1986 г. Фото из архива А.С. Немцева.



В предгорьях даже в многоснежные зимы уровень снега не превышает критического для зубров уровня. Поляна Широкая, февраль 1977 г. Фото А.С. Немцева.



Взрослая зубрица. Урочище Умпырь, март 1976 г. Фото А.С. Немцева.



Пасущаяся молодая зубрица. Урочище Умпырь, март 1976 г. Фото А.С. Немцева.



Зубр-одиноц в пихтовом лесу. Хребет Порт-Артур, июль 1988 г. Фото А.С. Немцева.



Зубры, зимующие в долине реки М. Лаба, февраль 2003 г. Фото С. Третьяка.



Солонцовый хребет. Малоснежная зима дает возможность животным кормиться на открытых лугах. Фото С. Третьяка.



Самка с двухлетним теленком на солонце выше границы леса. Хребет Киноэкспедиции, июль 1999 г. Фото С. Третьяка.



Склоны хребта Пшикиш — круглогодичные местообитания горных зубров. Фото С. Третьяка.



Пасущийся зубр-одиноц в долине р. Киша, май 2001 г. Фото С. Трепета.



**Перевал Чертовы Ворота соединяет Кишиневскую и Сахрайскую группировки горных зубров.
Фото С. Трепета.**



Самки с новорожденными и двухгодовалыми телятами на весеннем пастбище.
Хребет Пшекиш, май 1995 г. Фото С. Трепета.



Лесные поляны — необходимый компонент ранневесенних местообитаний горных зубров.
Фото С. Трепета.



**Оборонительная реакция — бегство вниз по склону. Хребет Порт-Артур, март 1999 г.
Фото С. Трепета.**



**Хребты Агиге, Малый Бамбак — зимние высокогорные пастбища зубров за пределами
Кавказского заповедника. Фото С. Трепета.**



**Первая реакция в ответ на беспокойство. Долина реки Безымянная, май 2001 г.
Фото С. Трепета.**



**Хребет Порт-Артур — район обитания Кишинской группировки горных зубров.
Фото С. Трепета.**



Стадо во время весенней кочевки вслед за линией снега. Поляна Тягенья, май 1996 г.
Фото С. Трепета.



Мастаканская долина (на заднем плане Алоусский хребет). Фото С. Трепета.



**Зимой зубры активно используют пастбищные пространства выгrevных склонов высокогорья.
Гора Б. Бамбак, февраль 2000 г. Фото С. Трепета.**



**Горный массив Алоус-Хаджибей. Вслед за границей снега сюда поднимаются и горные
зубры. Фото С. Трепета.**

лых, 39 годовалых и лишь 33 (6,1%) сеголетка. Следствием тяжелой зимовки 1975/1976 г. явилось, как это случалось и ранее (Калугин, 1958; 1968а), снижение плодovitости зубров. Устойчивость горных зубров к экстремальным климатическим условиям, очевидно, определялась приспособлениями, приобретенными на предшествующих этапах адаптации. После суровой зимы 1967/68 г. способность животных перекрывать убыль стада повышенным воспроизводством возрастала. В 1971 г. прирост поголовья достиг 6,4%, а к 1975 г. — 8,6%. Как следствие, убыль тяжелой зимовки 1967/68 г. была покрыта за 4 года, а последующих двух — за два. Следовательно, временное снижение воспроизводства способствовало достижению самками высокого продуктивного уровня, снижению смертности телят и повышению нормы их доживания до взрослого состояния.

Таблица 63

**Демографические параметры младших возрастных групп горных зубров
в различные периоды роста популяции**

Годы	Возраст телят	Достигшие данного возраста, экз.	Выживаемость	Смертность	Удельная смертность	Удельная выживаемость
1965—1967	сеголетки	75	1.000	0.174	0.174	0.826
	годовалые	62	0.826	0.081	0.096	0.904
	двухлетки	56	0.746	0.066	0.088	0.912
Средняя взвешенная удельная смертность = 0.389						
1975—1977	сеголетки	81	1.000	0.519	0.519	0.481
	годовалые	39	0.481	0.148	0.307	0.693
	двухлетки	27	0.333	0.074	0.221	0.778
Средняя взвешенная удельная смертность = 0.551						
1984—1986	сеголетки	108	1.000	0.297	0.297	0.703
	годовалые	76	0.703	0.176	0.250	0.751
	двухлетки	57	0.527	0.037	0.070	0.932
Средняя взвешенная удельная смертность = 0.448						

Особенности динамики рождаемости и доли сеголетков в популяции иллюстрируют рис. 29а—29с. В период с 1960 до начала 70-х гг. (начальный этап формирования вольной популяции) рождаемость и доля сеголетков снижались. Если в начале 1960—1965 гг. ежегодно размножалось около 42% самок в возрасте от 3 лет и старше (доля сеголетков в популяции составляла около 18%), то к началу 70-х годов в размножении ежегодно участвовало только 24% самок (доля молодняка — 10,5%). Приблизительно такие же значения рассматриваемых параметров сохранялись в последующий период вплоть до начала 90-х годов. В среднем около 25% самок приносили потомство, доля сеголетков в популяции составляла 11,5%, 25% которых погибали в течение первого года жизни. Это указывает на стабилизацию демографической структуры популяции, произошедшую в начале 70-х годов при достижении суммарной численности в 500—600 голов (включая животных, обитающих на смежной с заповедником территории).

Близкая доля сеголетков (около 10%) отмечена в популяции кавказско-беловежских зубров Цейского заказника (Северная Осетия) как на начальном этапе развития этой популяции в 1965—1978 (см. табл. 53), так и в период с 1980 по 1990 гг. (Казьмин, 1992). Вместе с тем, для зубров этой популяции указана более низкая (чем в Кавказском заповеднике) смертность молодняка в 80-х гг. Среди животных, не достигших 2-летнего возраста, она составляла всего 16,7% (Казьмин, 1992). Это, по-видимому, свидетельствует о большей зависимости данного показателя от локальных условий обитания и (или) стадии адаптационного процесса.

В Тебердинском заповеднике и Нальчикском лесохозяйстве в 80-х годах сеголетки составляли 8 и 7%, соответственно. Относительно низкие значения данного параметра, вероятно, связаны с исчерпанием ресурсов пастбищ в этих пунктах (Язан, Немцев, 1985). В начале 80-х годов, в питомниках СССР доля сеголетков в среднем равнялась 13,5%, в конце — 13,8%; в 17 вольных группах зубров — соответственно 9,4% и 10,6%. Таким образом, средние значения данного показателя относительно стабильны.

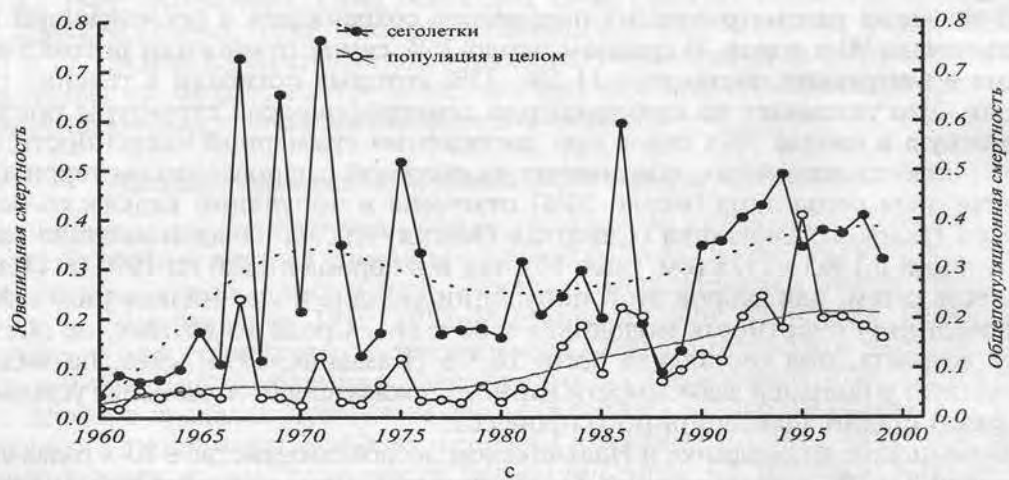
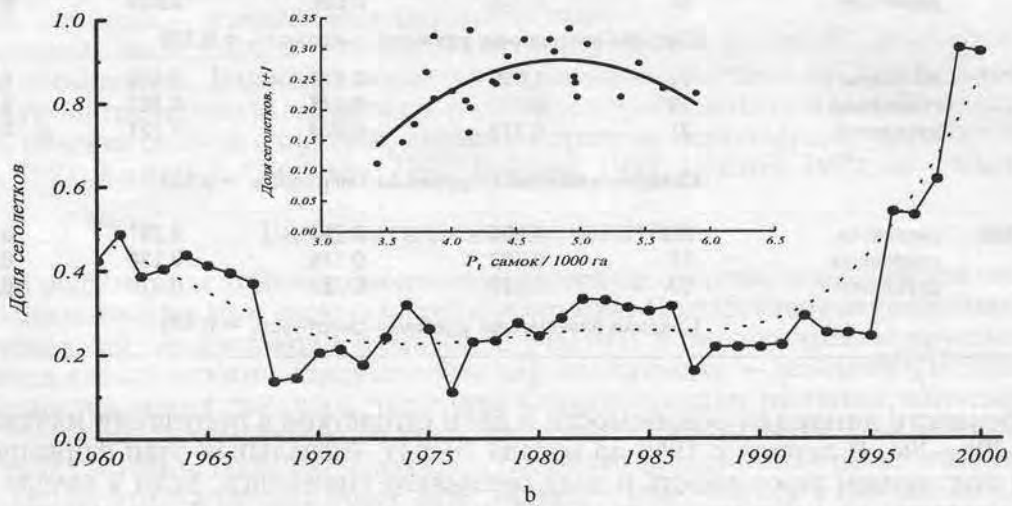
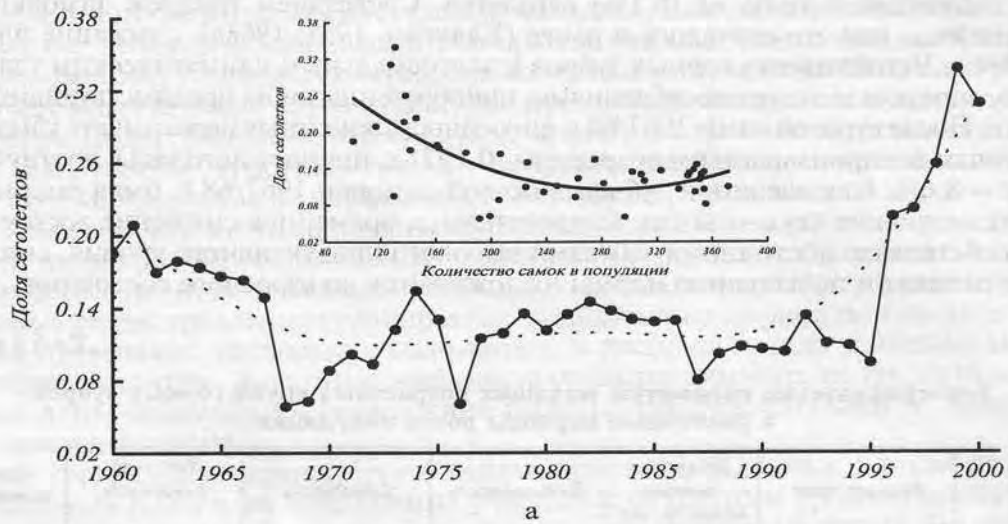


Рис. 29. Динамика доли сеголетков (рождаемости) в зависимости от численности и плотности популяции самок (а и б), а также динамика ювенильной смертности в зависимости от общего уровня смертности в популяции (с).

В 1990-х годах зубры практически повсеместно испытывали увеличение антропогенного воздействия. В Кавказском заповеднике эффект усилился неблагоприятными погодными условиями начала 90-х годов. В результате произошло резкое снижение общей численности зубров (рис. 26) и нарушение демографической структуры популяции. В конце 90-х годов произошла резкая активизация репродуктивного потенциала — 60—70% самок было вовлечено в размножение. В результате доля сеголетков возросла до 26% (что сопровождалось некоторым ростом их смертности). В целом популяция резко омолодилась и увеличила свою продуктивность, таким образом реагируя на резкое падение численности (плотности популяции).

В целом, доля сеголетков в популяции Северо-Западного Кавказа нелинейно и отрицательно связана с численностью (рис. 29а), точнее, рождаемость меняется как параболическая функция от плотности населения самок (рис. 29б). По-видимому, при численности популяции менее 400 особей, в ней не действовали в полной мере внутривидовые механизмы ограничения рождаемости. В период с 1969 до 1995 гг. рождаемость можно описать следующей функцией от плотности населения самок старше 2-х лет:

$$R = 0,68x - 0,07x^2 - 1,36,$$

где x — плотность населения самок в год, предшествующий отелу. Максимальная рождаемость достигается при плотности населения самок 4,5—5 экз. на 1000 га. Аналогичным образом от плотности популяции зависит доля молодняка. При низкой плотности (менее 3 экз. на 1000 га) плотностно-зависимый авторегуляционный механизм, по-видимому, не действует.

Скорость истребления кавказского подвида зубров на рубеже XIX и XX столетий во много раз превышала темпы их воспроизводства. Это не позволило изучить популяционные характеристики их репродукции. Получить подобные оценки возможно только по данным о естественной популяции, находящейся в более или менее стабильном состоянии. В наше время такую возможность дают исследования горных зубров и ни одной другой популяции, в частности, потому, что нигде более не была достигнута численность в 500—600 голов, при которой популяция, по-видимому, может переходить в иной режим существования — режим саморегуляции наиболее существенных репродуктивных параметров.

В период между депрессиями численности плодовитость горных зубров была почти в два раза меньше, чем при загонном содержании и составляла 47,2%. В Беловежской пуше, где зубры живут в совсем других условиях, она примерно такая же — 45,3% (Корочкина, Кочко, 1983а; Буневич, 1999). Количество яловых самок в Кавказском заповеднике возросло к 1983 г. в 5 раз по сравнению с тем, что наблюдалось в загонах (53% против 11%). Этот параметр сильно флуктуирует во времени и находится в тесной связи с условиями зимовки. Один или два года, следующие после тяжелой зимы, рождаемость составляет 12—18% и лишь через 2—3 года, по достижении уцелевшими молодыми особями возраста производителей, она возрастает до 26—36% и повышенная плодовитость стада компенсирует убыль депрессивного года. Так, на уровень рождаемости 1975 г. (30%), в результате последовавшей многоснежной зимы, популяция смогла выйти к 1979 г. Сходное явление отмечал С.А. Северцов (1941) для диких зубров Беловежской пуши XIX века: после неблагоприятных зимовок истощенные зубрицы там не оплодотворялись и продолжали кормить телят предшествующего года. Это сберегало силы самок и способствовало лучшему выживанию приплода.

Интересно, что в популяционной динамике зубров Беловежской пуши в XIX веке можно видеть много общего с картиной, наблюдаемой у современных зубров Кавказского заповедника. Как видно из табл. 5 (глава 2), в течение большей части XIX века численность зубров Беловежской пуши значительно превышала 600 голов. И в условиях многочисленной популяции (высокой плотности зубрового населения) доля сеголетков составляла в среднем 12%, самки сравнительно поздно вступали в размножение и приносили телят с интервалом в два-три года, т. е. наблюдались характерные черты саморегулирующейся вольной популяции (становление которых мы отмечали в Кавказском заповеднике). Однако в тех случаях, когда размер популяции заметно сокращался, существенно возрастала рождаемость. В частности, наибольшая доля сеголетков (31%) отмечена в 1816 г. на фоне наименьшей численности животных старших возрастных групп (369 голов). Такие показатели могут достигаться только, если в размножении принимают участие практически все взрослые самки. Таким образом, и в Кавказ-

ском заповеднике, и Беловежской пуше XIX века популяции реагировали на падение собственной численности ниже определенного уровня путем ежегодного размножения практически всех самок. В целом, в Беловежской пуше прослеживалась отрицательная связь между численностью зубров и рождаемостью.

У современных зубров Беловежской пуши рождаемость меняется в более узких пределах, и амплитуда ее колебаний по годам не превышает 10%; среднее значение составляет 14,6% для белорусской части Пуши и 18,5% для польской (Корочкина, Кочко, 1983а; Буневич, 1999). Одним словом, несмотря на подкормку и всестороннюю опеку, смягчающие остроту борьбы за существование, беловежские зубры не полностью реализуют потенциальную плодовитость (Jaszewski, 1958). В условиях регулярной подкормки продуктивность угодий утрачивает роль ведущего фактора, лимитирующего рождаемость. Не исключено, что рост яловости и общее снижение плодовитости у современных зубров Беловежской пуши обусловлено поведенческими механизмами, такими как реакция на высокую плотность популяции. Плотность населения зубров (не говоря о других копытных) в Беловежской пуше меняется от 12 гол./1000 га летом до 200 гол./1000 га в местах скопления зимой (Корочкина, Кочко, 1983а).

В популяции современных горных зубров рождаемость и смертность зависят от плотности и демографической структуры популяции, и их изменения способствуют установлению соответствия между воспроизводством и условиями обитания (Солбриг, Солбриг, 1982). Так, в самый благоприятный период жизни популяции, с 1980 по 1988 гг., рождаемость зубров снизилась в 2 раза, до 20%, а прирост численности — более чем в 3 раза, до 3,3% (и это учитывая часть популяции, обитающую на прилегающих к заповеднику участках, где продолжался быстрый рост численности и освоение новой территории). Таким образом, размножение горных зубров не является простой функцией от факторов среды обитания, поскольку воздействие последних опосредовано структурой и состоянием самой популяции.

Изменение рождаемости представляет собой лишь один из механизмов, обеспечивающих адаптивную реакцию популяции на колебания численности потомства, и должна рассматриваться совместно с другими адаптациями, способствующими поддержанию размера и структуры популяции на оптимальном уровне. Возрастные группы, составляющие население зубров, различаются по устойчивости к воздействию внешних факторов (Калутин, 1965, 1968б). Колебания экологических факторов, которые мало отражаются на взрослых, влияют на молодняк тем сильнее, чем моложе особь. Например, из 32 зубров, зимовавших в 1980/81 гг. в устье р. Цахвоа, к весне пало 6 сеголетков, 2 годовалых теленка и 2 старые зубрицы. Как отмечено выше, в суровые зимы зубрам свойственна высокая смертность молодняка. Отметим, что ее размеры зависят не только от интенсивности давления абиотических факторов на популяцию, но меняются по мере развития адаптаций к условиям существования. Так, в 1975/76 гг. гибель неполовозрелых особей была на 30% ниже, чем в две предыдущие тяжелые зимовки. Таким образом, развитие популяции горных зубров сопровождалось увеличением сохранности приплода, что явно свидетельствует о росте ее приспособленности. Размер гибели молодняка горных зубров приблизился к значениям, которые считались обычными для зубров Беловежской пуши в XIX в. (Северцов, 1941).

В колебаниях уровня смертности младшей возрастной группы современных горных зубров, помимо болезней и травм и наряду с условиями зимовок, большую роль играют погодные условия весной. Так, обильные снегопады с похолоданием, пришедшиеся на разгар отела весной 1981 г., повлекли за собой значительную гибель сеголетков (31,3%) в КГЗ, почти вдвое большую чем в предыдущем году (16,2%). Несмотря на увеличение смертности годового приплода, нарастание числа производителей было относительно стабильным (545 в 1980 г. и 583 в 1981 г.). Среднегодовой отход в вольной популяции горных зубров в период с 1960 по 1982 гг. составлял около 4—5%. Если изъять из рассмотрения годы климатических депрессий, то смертность составила бы 3,8%. Это говорит о высокой жизнеспособности данных животных, т. к. в стаде диких беловежских зубров XIX века средняя годовая убыль достигала 7,95%, что С.А. Северцов (1941) оценил как характеристику исключительно стойкого и долговечного вида. Отметим, что у современных зубров польской части Беловежской пуши в 60—70-х годах смертность составляла 3,3% (Kraśniński et al., 1994), несмотря на контроль со стороны человека. Зубры белорусской части Беловежской пуши в последнее время несут все возрастающие потери — до 15,2% ежегодно. Связано это со скудной естественной кормовой базой и гибелью самцов от болезней (Буневич, 1999).

Смертность аборигенных кавказских зубров, вероятно, значительно варьировала по годам, но по данному параметру не было получено ни оценок средних значений, ни амплитуды колебаний (Динник, 1910; Филатов, 1912). Из природных факторов для зубров наиболее губительны периодически повторяющиеся многоснежные зимы и сопутствующая им бескормица. Смертность в данном случае мало зависит от численности животных, а голод быстрее сказывается там, где местообитания перенаселены копытными. Это можно проиллюстрировать на примере положения, сложившегося в восточной части Кавказского заповедника зимой 1981—1982 г. При суммарной плотности зубров и оленей 36 гол./1000 га, погибло 14,3% всех зубров и 12,5% оленей. В этот же год среди животных, зимовавших на реке Киша (Северный отдел КГЗ), где общая плотность данных копытных составляла 17,6 гол./1000 га, погибли 6,3% зубров и 8,1% оленей.

В процессе адаптации к климатическим депрессиям снижалась смертность горных зубров и, тем самым, повышалась продолжительность жизни. Так, понеся потери в 1967 г. в размере 24% населения, популяция в последующие не менее многоснежные зимы теряла от 11% до 20% общей численности. Снижение смертности является реальным критерием роста приспособленности животных к условиям существования. В качестве критерия приспособленности можно использовать витальный индекс, вычисляемый как отношение рождаемости к смертности (Северцов, 1941). В первую депрессивную зиму в Кавказском заповеднике он составлял 55,2%, во вторую (1972 г.) — увеличился до 83,6%, а к 1977 г. — до 109,4%. По данным многолетних наблюдений до катастрофического истребления 90-х годов, витальный индекс равнялся в среднем 301%. Это, несомненно, очень высокий показатель, сопоставимый с таковым у диких беловежских зубров XIX века — 269,5% (Северцов, 1941).

Динамика численности и структуры населения, колебания рождаемости и смертности вольных равнинных и горных зубров имеют гораздо больше общего, чем можно было бы предположить, исходя из различий условий их обитания и эволюционной судьбы (Jaczewski, 1958; Krasiński, Raczynski, 1967; Raczynski, 1978 и др.). З. Красинский (Krasiński, 1978) отметил большое сходство важнейших параметров популяционной динамики беловежских зубров и американских бизонов. Автор расценивает его как следствие систематической близости этих животных и как экологическое обоснование для объединения зубра и бизона в один вид. Мы не можем согласиться с такой оценкой таксономического статуса бизона и зубра и рассматриваем их как генетически близкие, но разные виды, значительно дивергировавшие морфофункционально (см. Флеров, 1979; Решетов, Суханов 1979; Гамбарян, Суханов, 1979, а также главу 8 настоящей книги). Вместе с тем, сходство параметров динамики населения позволяет сделать вывод о том, что они являются характеристиками всего рода *Bison* и, в частности, истребленных кавказских и современных горных зубров. Поэтому сомнения Дементьева (1963, с. 7) в том, смогут ли животные Кавказского заповедника, имеющие примесь бизонов, проявить «зубровый тип динамики демографической структуры, свойственной их аборигенным предшественникам», лишены оснований, а реальная ситуация последних десятилетий — практическое тому подтверждение.

Тем не менее, половозрастная структура популяции зубров Кавказского заповедника имеет принципиальные отличия от таковой в других пунктах разведения этих животных. Так, на польской части Беловежской пуши в 1960—1973 гг. сеголетки составляли до 32,3% всего населения (Krasiński, 1978). Такая высокая доля новорожденных могла быть получена лишь в результате направленной зоотехнической работы в специально созданных условиях. Как отмечалось рядом авторов (см., например, Гептнер и др., 1961), только горные зубры Северо-Западного Кавказа обитают в условиях, близких к условиям жизни аборигенных популяций прошлого столетия, тогда как все остальные зубры выпущены в сильно антропогенно измененную среду, не позволяющую им достичь численности и структуры, характерных для природных популяций этого вида.

Процессы синантропизации и, в первую очередь, стремление к максимальной продуктивности поголовья наложили отпечаток на структуру населения животных, на их экологические отношения. В питомниках племенные группы, состоящие из одного производителя и прикрепленных к нему самок, формируются искусственно, а соотношение полов поддерживается близким к 1:10 (Заблоцкий, 1957а). Более того, в зубропитомниках намеренно ставилась задача укрупнить размеры зубров путем отбора, подбора и улучшения условий содержания (Юргенсон, 1956, с. 5), что, по-видимому, стало одной из причин уклонения животных, выросших в неволе, от зубров вольных популя-

ций по многим признакам, включая морфологические (Пузаченко и др., 1999; Раутиан и др., 2000в; см. также главы 3 и 4 настоящей книги).

Изменения, по сравнению с дикими зубрами, можно видеть на примере современной вольноживущей популяции Беловежской пуши, хотя она больше подвержена воздействию естественной среды обитания, чем звери, живущие в загонах. Регулярная подкормка, включающая сочные корма (Корочкина, Кочко, 1983а; Буневич, 1999), приводит к неестественной концентрации животных у загонов и подкормочных пунктов. Ежегодные выбраковочные отстрелы значительно изменяют возрастную и половую структуру популяции, приводя к снижению пропорции старых животных и самцов по сравнению с таковыми в естественных популяциях (см. выше).

Из числа современных зубров, пожалуй, только животные Волынской области (Украина), Цейского заказника и Нальчикского лесохозяйства до недавних пор образовывали в разной мере сбалансированные со средой экологические группировки. В большинстве из них некоторое время после выпуска животных на волю преобладали самки, что отражало искусственно сформированную исходную структуру группы (Царяпин, Высоков, 1963; Галака, 1975; Тарасов, 1980; Варзиев, Курятников, 1980). Позднее малочисленность стад вызывала у соперничающих в период гона быков потребность в далеких миграциях в поисках других зубриц. Зачастую эти самцы обратно не возвращались, становясь добычей браконьеров или погибая по различным причинам. Такие наблюдения были сделаны в Кабардино-Балкарии, Чечено-Ингушетии и в Березинском заповеднике на севере Белоруссии (Лавов, Воронова, 1982). В целом, соотношение полов у вольноживущих кавказско-беловежских и беловежских зубров подвержено более широким колебаниям, чем у зубров Кавказского заповедника. Нестабильность популяционной структуры свидетельствует о слабой авторегуляции этих небольших по размеру стад и их чувствительности к разного рода внешним факторам.

Половая и возрастная структура большинства групп беловежских и кавказско-беловежских зубров, как загонных, так и вольных, как правило, формируется под существенным воздействием человека (Корочкина, 1971). Поэтому такие регулируемые стада нельзя использовать для выяснения естественной структуры популяции, изучения видоспецифического поведения и экологии (Корочкина, Кочко, 1983а; Буневич, 1999). Исключения составляют только зубры Кавказского заповедника, популяция которых прошла наиболее длительный путь натурализации и претерпела значительные адаптивные изменения в мало затронутых хозяйственной деятельностью условиях, наиболее пригодных для существования этого вида. Поэтому структура их населения, способствующая оптимальному темпу самовоспроизведения и процветанию популяционной системы, являлась до недавних пор редким примером естественной организации населения зубров.

Динамика ареала и плотности популяции

На начальном этапе разведения зубров в Кавказском заповеднике (1940—1955) расселение зубров по территории заповедника в значительной степени контролировалось человеком. В дальнейшем прямое воздействие антропогенного фактора снижалось, и расселение проходило преимущественно под влиянием естественных факторов: численность стада, кормовая база, характеристики рельефа и т. п. (табл. 64). Начиная с 1959 г., по-видимому, в связи с полным прекращением искусственной подкормки ареал расширился в прямой зависимости от общей численности, и сохранялась стабильная плотность популяции.

С 1965 по 2000 г. ареал зубров Северо-Западного Кавказа был подвержен выраженным колебаниям, связанным с изменениями численности и условий существования (рис. 30). В целом область, занятая зубрами, продолжала увеличиваться пропорционально росту численности популяции. Резкие локальные во времени сокращения площади обитания тесно связаны с последствиями снижения численности после суровых зимовок. Для процесса освоения зубрами пастбищного пространства можно выделить периоды кризиса, депрессии, оживления и подъема. До второй половины 60-х годов выпущенные на волю животные обитали преимущественно в пределах заповедника (рис. 26b, 30). Прилегающие районы использовались как сезонные пастбища и, иногда, как станции переживания в зимний период (Калугин, 1968б). По мере роста численности животных расширялся ареал.

Расселение зубров по территории Кавказского заповедника и прилегающим районам в 1942—1965 гг. по Калугину (1968б)

Год	Площадь обитания, км ²	Общая численность зубров	Плотность популяции, экз./1000 га
1942	15	9	6.0
1945	21	12	5.7
1950	35	28	8.0
1955	65	90	13.8
1956	82	110	13.4
1957	111	136	12.3
1958	150	173	11.5
1959	260	202	7.8
1960	290	232	8.0
1961	350	274	7.8
1962	410	317	7.7
1963	460	362	7.9
1964	500	407	8.1
1965	520	449	8.6

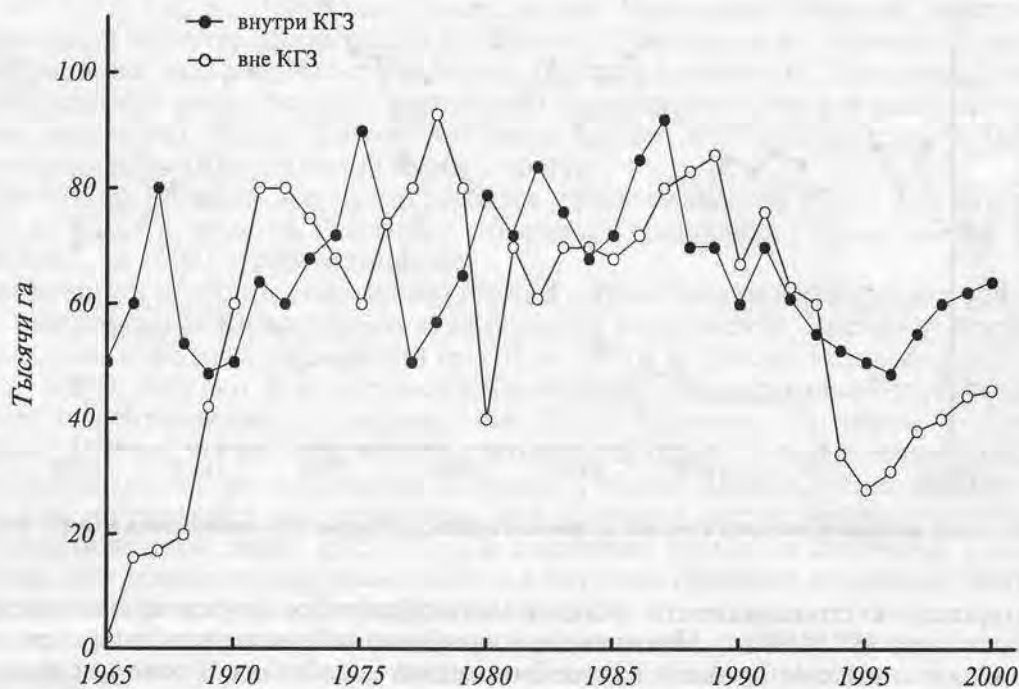


Рис. 30. Динамика площади ареала горного зубра на территории Кавказского заповедника и за его пределами.

В 1968 г. наблюдалась первая депрессия, приведшая к временному уменьшению ареала внутри заповедника и значительному увеличению используемой зубрами территории в прилегающих к заповеднику районах. Как отмечено выше, многоснежная зима 1967/1968 гг. с резкими похолоданиями и бескормицей вызвала массовую гибель зубров в местах с ограниченными по площади зимними пастбищами. Популяция потеряла почти 24% населения, главным образом за счет гибели молодняка и старых животных. Основной отход наблюдался в долине реки Малая Лаба, менее благоприятной для обитания зубров, чем смежная долина реки Киша. В отдельные годы пастбища по реке М. Лаба сокращаются зимой на 65% (Александров и Голгофская, 1965), и площадь угодий, доступных многочисленным зимующим копытным, составляет всего около 3 тыс. га.

Иначе обстояло дело в долине Киши. Непригодные для выпаса зубров участки занимают здесь только 16% общей территории, но что особенно важно и в чем коренное отличие от условий соседней долины, это возможность для расселения животных за пределы заповедника (Александров, 1958). Эти низкогорные и предгорные районы весьма благоприятны для обитания копытных по причине более сглаженного рельефа, малой глубины снега и наличия многочисленных зарастающих делянок после недавних лесоразработок. Обилие зимних кормов, огромные пастбища площадью 150 тыс. га привлекали зубров начиная с 1965 г. Немаловажно, что ландшафтные (рельеф) и кормовые условия смежных с заповедником территорий отчасти напоминают равнинные. Естественным было стремление животных, не знавших какое-то время пресса браконьерства и ставших горными относительно недавно, в условия, привычные их лесостепным предкам. Показателен пример из истории восстановления зубров, а именно упорное возвращение их вниз, несмотря на регулярные принудительные перегоны в альпийскую зону. Аналогичные миграции были отмечены и у аборигенных кавказских зубров (Туркин, Сатунин, 1904).

В 60–70-х годах площадь ареала зубров внутри заповедника составляла в среднем 67 тыс. га, плотность популяции — $8,6 \pm 0,34$ экз./1000 га. В прилежащих к заповеднику районах плотность составляла $1,8 \pm 0,16$ экз./1000 га (рис. 31).

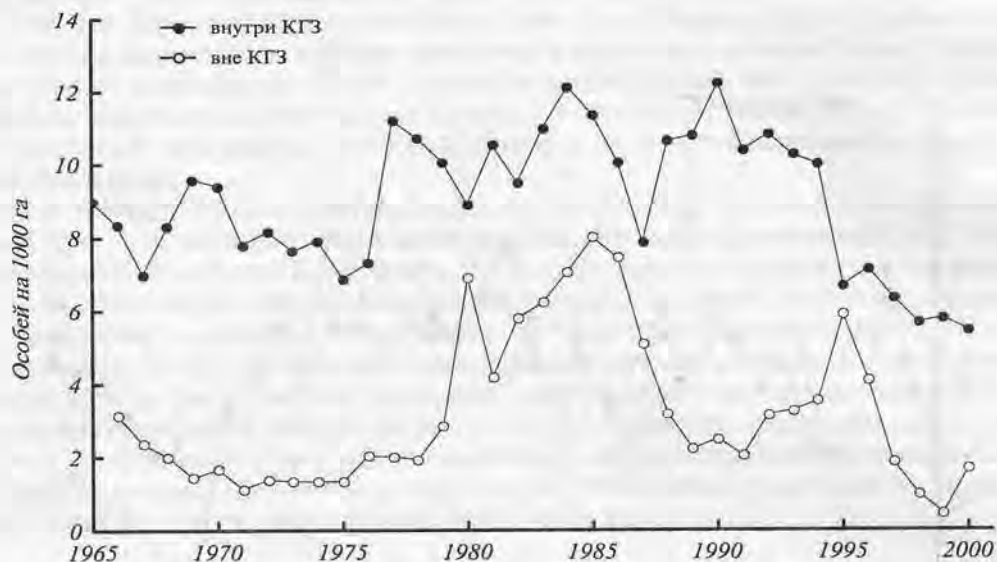


Рис. 31. Динамика плотности популяции горных зубров на территории Кавказского заповедника и за его границами.

Формированию привязанности зубров к местообитаниям в предгорьях способствовала суровая зима 1971/1972 г. Многоснежье вынудило их откочевать далеко от летних выпасов. Связь с высокогорными местообитаниями ослабевала. Росло число особей, остающихся в удобных станциях незаповедной территории на весь год. Постепенно центр северной (Кишинской) пространственной группировки зубров стал перемещаться за пределы заповедника (Калугин, Немцев, 1976). Однако по причине сравнительно малой численности животных, существенная пространственная разобщенность между частями популяции в тот период была еще невозможна.

После тяжелой зимовки 1975/1976 г., приведшей к гибели 11,9% населения, ареал зубров в заповеднике сократился. Это явилось следствием территориального поведения животных, стремящихся оставаться в пределах видовой дистанции (см. главу 10). Этот процесс в наибольшей степени затронул восточную часть ареала, на которую пришлось 85% всех погибших зубров. К 1977 г. их ареал в долине реки Киша сократился до 18 тыс. га и был представлен только летними пастбищами. Площадь, занятая зубрами в восточном отделе Кавказского заповедника, составляла около 30 тыс. га, зато их средняя плотность возросла там с 7 до 11 гол./1000 га. Сокращение заповедной части ареала и территориальные экспансии в предгорья были связаны с падением численности жи-

вотных в депрессивные годы и давлением суровых зимних условий. Вплоть до начала 80-х гг. существовала прямая связь между сокращением освоенной зубрами территории в заповеднике и ее ростом за его пределами (рис. 30). Впрочем, уже через 2 года процесс выселения зубров из долины реки Киша практически прекратился, и эмиграционные тенденции в значительной мере ослабли. Откочевки осенью взрослых самцов из заповедника не наблюдалось. Пробуждение интереса животных к оставленным некоторое время назад глубинным угольям заповедника можно поставить в связь с ростом численности животных и отсутствием суровых зим. Инициативу в освоении пастбищ проявляли молодые самцы. В их поведении присутствуют элементы активного исследования, пассивного мечения территории и т. д. Росло количество зубров, обитающих круглый год в предгорьях за пределами заповедника (рис. 26b). Некоторые из них совершали дальние переходы группами или в одиночку. В 1978—1979 гг. отдельные мигранты встречались севернее станицы Даховской, у плато Лагонаки и даже у поселка Маяк, за 90 км от границ заповедника (см. рис. 37).

В пределах Кавказского заповедника состояние популяции зубров в 80-е годы характеризовалось переходом от разнообразных акклиматизационных процессов к стабильному положению вида, хорошо вписанного в существующие экосистемы. Средняя скорость прироста поголовья снизилась до 2%. Число производителей было практически постоянным (средний годовой прирост составлял 0,7%), что свидетельствует о приближении к насыщению емкости местообитаний (по крайней мере внутри заповедника). Размер ареала в пределах заповедника составил в среднем $74,8 \pm 2,5$ тыс. га, на прилегающих территориях — $70,3 \pm 3,4$ тыс. га; плотность популяции была $10,4 \pm 0,36$ экз./1000 га и $5,0 \pm 0,62$ экз./1000 га, соответственно. Изменения площади, занятой зубрами, приобрели характер циклических колебаний. Увеличение и сокращение ареала зубров внутри и вне заповедника стали осуществляться синхронно. Это можно интерпретировать как рост изоляции двух частей популяции друг от друга и колебание их ареалов под действием общих климатических и других внешних причин, а не за счет перемещения животных из одной части в другую.

В 90-х годах площадь ареала сократилась в заповеднике до $57,7 \pm 2,2$, за его границами — до $45,9 \pm 4,9$ тыс. га. Плотность популяции составляла в среднем $7,9 \pm 0,7$ экз. и $2,7 \pm 0,5$ экз. на 1000 га, соответственно.

Характерной особенностью ареала горных зубров является его трехмерная структура, т. е. значительная выраженность вертикальной компоненты. Высотные пределы распространения животных колеблются от 470 до 2300 м н. у. м. на незаповедной территории, и от 620 до 2900 м н. у. м. в пределах Кавказского заповедника. Область распространения зубров ограничена с севера реками Дах и Кизинчи, а с запада — Курджипис, Желобная и Белая, на юге она выходит за пределы Главного Кавказского хребта, а на востоке простирается до водораздела Большой и Малой Лабы. Случаев дальних заходов зубров и их появления в малопригодных для обитания местах, наблюдавшихся вскоре после многоснежной зимы 1975/76 г., в последнее время не отмечено. Однако нет сомнения, что депрессивные зимы могут и в будущем привести к всплеску миграционной активности животных и флуктуациям ареала.

Размер и конфигурация области обитания горных зубров имеют много общего с таковыми аборигенных зубров в конце прошлого века (Сатунин, 1914). Это свидетельствует о сходстве пространственных и трофических отношений данных животных и, следовательно, позволяет использовать современных горных зубров для оценки популяционных и, вероятно, видовых характеристик зубров в условиях естественной популяции.

Для других вольных популяций зубров Кавказа опубликованы лишь крайне фрагментарные данные по динамике ареала и плотности популяции. В период максимального увеличения численности (80-е гг.), площадь обитания кавказско-беловежских зубров в Цейском заказнике и Северо-Осетинском заповеднике составляла 14—15 тыс. га (Липкович, 1985, 1989), однако, как отметил В.Д. Казьмин (1989, 1992) «маточное ядро» популяции обитало на территории всего 8—10 тыс. га. Таким образом, даже в среднем плотность популяции составляла 14—15 особей на 1000 га, а в местах зимних концентраций — 70 особей на 1000 га (Липкович, 1985, 1989). По-видимому, уже в 80-х годах плотность популяции превысила оптимальную (Язан, Немцев, 1985; Липкович, 1993). Допустимый размер популяции в этом районе, по-видимому, составляет не более 200—220 голов (в настоящее время сохранилось всего несколько десятков). Кроме того, отмечено отсут-

ствии тенденции к расширению ареала, звери предпочитали держаться на участках с более ровным рельефом в лесах паркового типа (Павлов, 1999). Избегание крутых склонов, по-видимому, связано с тем, что генофонд всех популяций кавказско-беловежских зубров на 97% унаследован от равнинных животных (*B. b. bonasus*) и только 3% получены от *B. b. caucasicus* (см. главу 2, табл. 14).

Численность кавказско-беловежских зубров Тебердинского заповедника никогда не превышала шести десятков голов (табл. 54). Это, по-видимому, обусловлено очень малой площадью доступных угодий, не превышающей 5 тыс. га — часть горной долины Кизгыч (Бобырь, 1999). В период максимальной численности популяции, составлявшей 53—57 голов (1986—1988 гг.), плотность населения здесь тебердинских зубров близка к экологически предельной — около 10 особей на 1000 га (Язан, Немцев, 1985; Бобырь, 1999; Павлов, 1999). В частности, участки зимних местообитаний даже при имеющейся численности были подвержены интенсивному воздействию (количество деревьев, поврежденных зубрами достигает 34,9%). Расселение зубров в нижележащие районы сдерживается браконьерством и отсутствием там свободных от хозяйственной деятельности территорий, пригодных для обитания зубра (Язан, Немцев, 1985). Для освоения зубрами новых местообитаний остаются актуальными рекомендации о придании статуса заказника территориям горных долин, прилегающих к району выпуска зубра с ограничением на них сенокосения и выпаса домашних животных (Бобырь, 1997, 1999).

Данных по динамике ареала и плотности других популяций зубров, созданных на Кавказе и в настоящее время исчезнувших или находящихся на грани исчезновения — Нальчикское охотхозяйство (Кабардино-Балкария), Ассинский заказник, Сунженское охотхозяйство и Исмаиллинский заповедник (Азербайджан) — нам не удалось получить.

В анализе причин, обуславливающих динамику популяций, обычно выделяют две группы факторов. Первая охватывает внешние по отношению к популяции воздействия, обеспечивающие аллохтонную динамику (для зубров Северо-Западного Кавказа они рассмотрены выше). Вторая группа включает внутренние факторы, обусловленные популяционной и индивидуальной организацией данного вида (автохтонная динамика). К внутренним факторам относятся плодовитость, смертность, особенности поведения и т. п. При этом предполагается, что свойства системы изменяются в результате взаимодействия особей, интенсивность которого и последствия в общем случае зависят от плотности или численности популяции. В рамках синергетического подхода, при котором популяция рассматривается как «динамическая открытая система», находящаяся вдали от равновесного состояния, предполагается, что существует ограниченный набор «внутренних» популяционных параметров, изменение которых определяет тот или иной вид динамики («параметры порядка») и одновременно возможно существование внешнего по отношению к популяции «управляющего» параметра (-ов). Последний не прямо влияет на характер динамики, а через изменение внутреннего параметра порядка. В рамках этой модели взаимодействия внутренних и внешних параметров могут порождать нелинейное поведение и резкие, пороговые переходы (бифуркации) системы от одного типа динамики к другому (см., например, Николис, Пригожин, 1990; Пузаченко, 1995 и др.).

Динамику плотности популяции зубра моделировали на основе классического логистического уравнения, простейшая рекуррентная форма которого записывается следующим образом:

$$P_{t+1} = aP_t - bP_t^2,$$

где P_t — оценка численности (плотности) популяции в момент времени t , P_{t+1} — аналогичная оценка в момент времени $(t + 1)$, параметр a отражает скорость роста численности — r ($r = a - 1$) без учета смертности и параметр b отражает интенсивность внутривидовых взаимодействий («самоингибирование»). Несмотря на внешнюю простоту, это нелинейное уравнение способно, в зависимости от текущих значений параметров, описывать широчайший спектр динамик от стабильных до стохастических.

На рис. 32а—32с в виде диаграмм Ламерея или «логистических карт» (см. например, Свиричев, 1987; Пузаченко, 1995) приведены три варианта реализации модели на интервале времени от 1960 до 1995 гг. Точка пересечения графика параболы диагональной прямой (совокупность точек, в которых производная равна 0) называется «равновесной». Все три исследованные модели (динамика самцов и самок старше 2-х лет, все

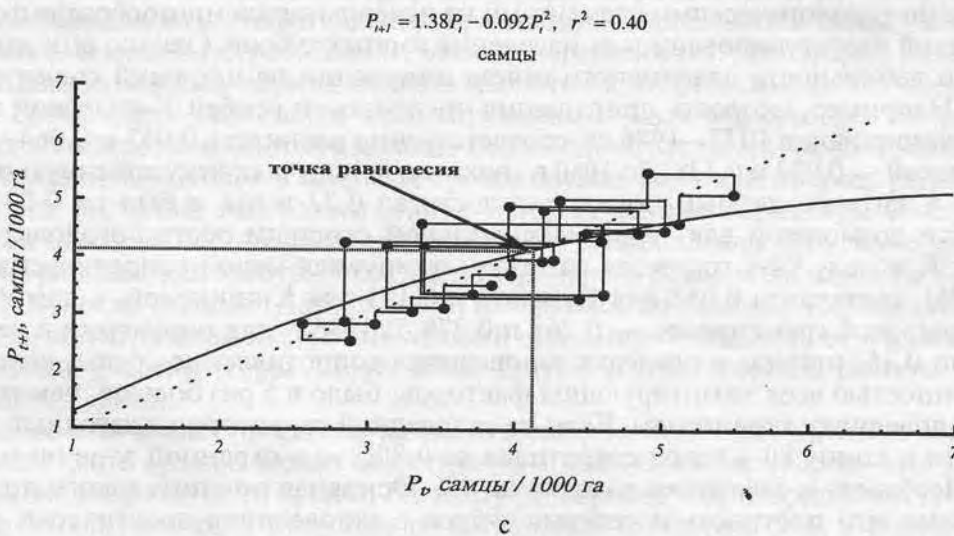
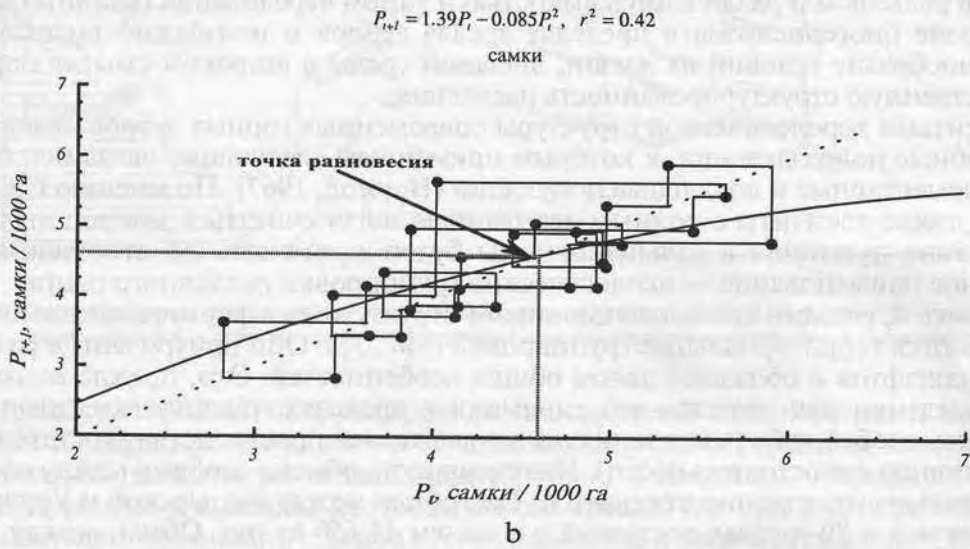
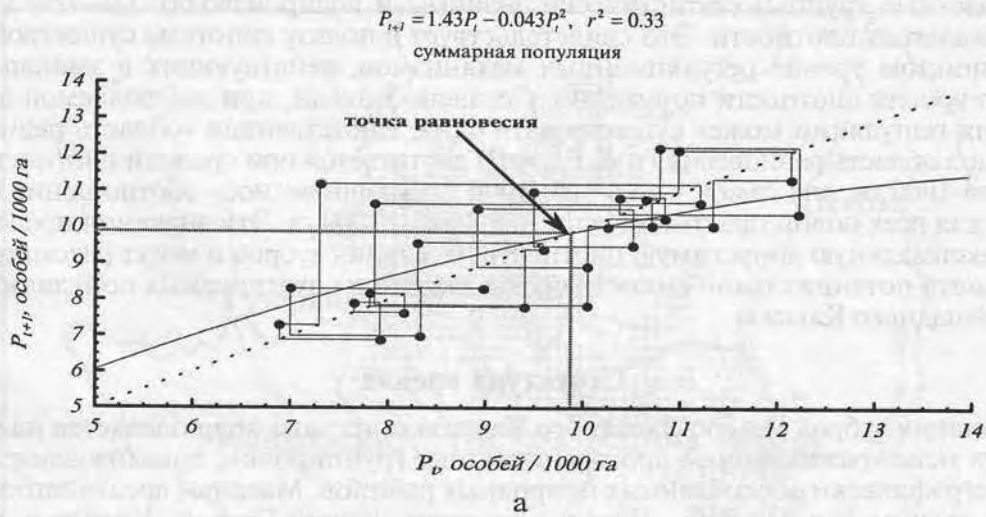


Рис. 32. Логистическая карта динамики плотности популяции горных зубров и оценка равновесной величины плотности: а — для популяции в целом, б — самок и с — самцов.

половозрастные группы) статистически значимы и воспроизводят 33—42% изменчивости показателя плотности. Это свидетельствует в пользу гипотезы существования на популяционном уровне регуляционных механизмов, действующих в зависимости от текущего уровня плотности популяции. Согласно модели, при наблюдаемой величине $r \ll 2$ для популяции может существовать одна, единственная «область равновесия». Для самцов область равновесия (т. е. $P_{t+1} \approx P_t$) достигается при средней плотности около 4,1 экз. на 1000 га, для самок — 4,6 экз./1000 га («равновесное» соотношение полов — 1:1,12) и для всех половозрастных групп — 9,8 экз./1000 га. Эти значения представляют собой максимальную допустимую плотность населения зубров и могут рассматриваться как параметр потенциальной емкости среды для неэксплуатируемых популяций зубров Северо-Западного Кавказа.

Структура ареала

Популяция зубров Северо-Западного Кавказа отчетливо подразделяется на крупные более или менее разобщенные пространственные группировки, локализованные в пределах орографически обособленных природных районов. Массивы ареала занимают обширные долины рек М. Лаба, Цахвоа, Уруштен, Киша, Сахрай, Умпыр и Ходзь со склонами окружающими их горных хребтов. Такие районы характеризуются доступным для зубров рельефом и различаются емкостью и типом чередования сезонных пастбищ. Разнообразие биогеоценозов в пределах ареала зубров и неизбежно вытекающее из этого разнообразие условий их жизни, внешней среды в широком смысле определяет пространственную структурированность населения.

Элементами хорологической структуры современных горных зубров являются разномасштабные подразделения, к которым применимы следующие названия: биотопические, элементарные и локальные популяции (Наумов, 1967). По мнению С.С. Шварца (1967), такие элементы с полным основанием могут считаться микропопуляциями. Во избежание путаницы в дальнейшем мы будем применять по отношению к ним нейтральное наименование — экологические группировки различного ранга.

Наиболее крупными субпопуляционными структурами, сформировавшимися в 70-е годы, являются территориальные группировки (рис. 33). Они приурочены к различным типам ландшафтов и обладают рядом общих особенностей. Это, прежде всего, постоянство населения или сходство его динамики в пределах группировки, значительная численность особей и большая площадь занятого ими пространства (достаточные для репродуктивной самостоятельности). Интенсивность обмена особями между соседними группировками существенно отличается. Так, обмен между Умпырской и Уруштенской группировками в 80-х годах составлял в среднем 11,6% за год. Обмен между Кишинской и Кунской группировками тогда же равнялся 16,3%, а между Уруштенской и Кишинской — редко достигал 5%. В 90-х годах эти показатели составили: 19, 24,4 и 2,2%.

Крупными хорологическими элементами не исчерпывается многообразие форм пространственной структурированности населения горных зубров. Однако они дают представление о лабильности адаптивного ответа популяции на широкий спектр условий обитания. Например, скорость приращения численности особей Умпырской и Уруштенской группировок в 1977—1986 гг. соответственно равнялась 0,057 и 0,064, Кишинской и Кунской — 0,093 и 0,138. До 1960 г., пока звери получали искусственную подкормку и жили в загонах, данный показатель достигал 0,22 в год и был на 0,02 меньше теоретически возможной для зубра максимальной скорости роста поголовья (Северцов, 1941). К началу 90-х годов эта разность, именуемая мерой сопротивления среды (Одум, 1975), составляла 0,052 для Кунской и 0,191 для Кишинской, а для Уруштенской и Умпырской группировок — 0,263 и 0,278. В 1986 г. для популяции в целом она доходила до 0,16, причем в пределах заповедника сопротивление среды, обусловленное совокупностью всех лимитирующих факторов, было в 5 раз больше, чем на прилегающей к заповеднику территории. Если на заповедной территории ежегодный прирост численности к концу 80-х годов сократился до 0,8%, то в охранной зоне он составлял 3,7%, а в Псебайском заказнике доходил до 9%. Основная причина такого положения состоит в том, что плотность населения зубров в заповеднике практически достигла верхнего предела емкости среды (см. оценки в предыдущем разделе), тогда как в сопредельных районах потенциальная емкость пастбищ использовалась всего на 20% (Немцев, Козырев, 1987).

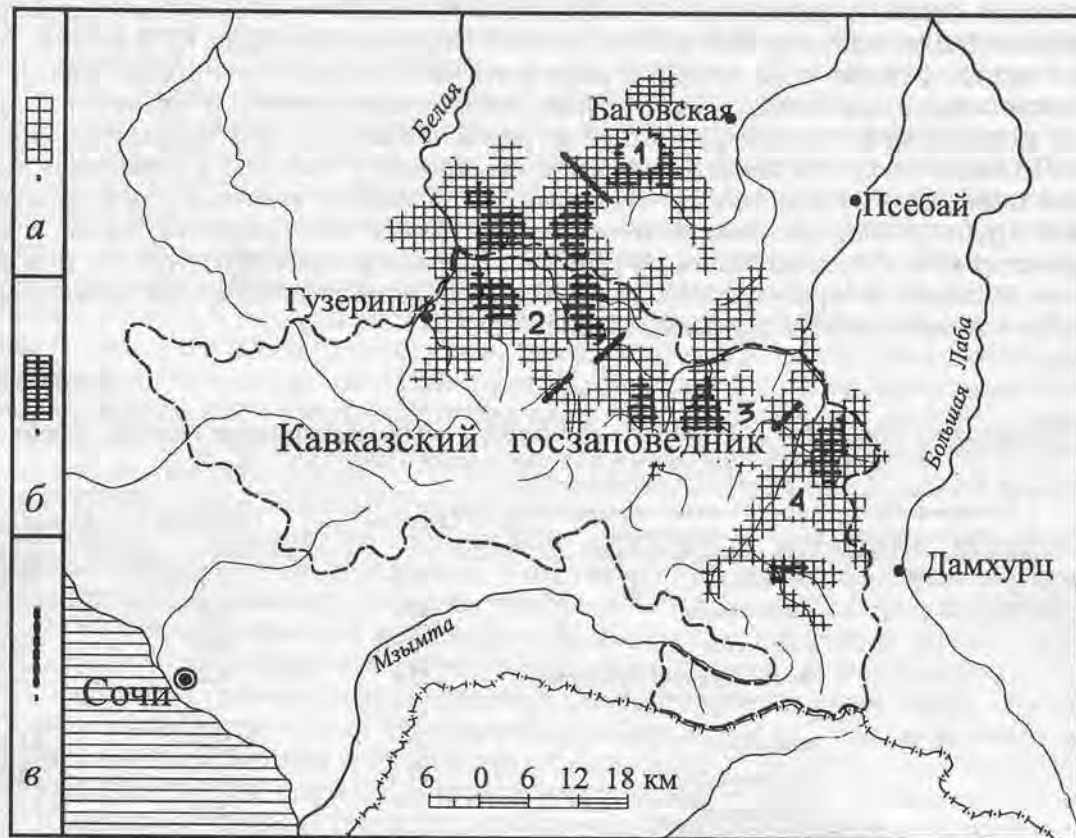


Рис. 33. Структура ареала горных зубров: 1—4 — территориальные группировки: 1 — кунская, 2 — кишинская, 3 — уруштенская и 4 — умпырская; а — периферийная зона, б — сердцевиные участки, в — границы группировок.

Занятое территориальной группировкой пространство неоднородно и может подразделяться на периферийную зону и сердцевиные участки, границы которых, впрочем, достаточно размыты из-за склонности зубров к кочевкам. Периферийная зона обычно приурочена к краевым местообитаниям ареала, где при благоприятных условиях осуществляется дополнительное воспроизводство и расширение занятого популяцией пространства. В сердцевиных участках осуществляется устойчивое воспроизводство и разворачиваются основные формы внутривидовой авторегуляции. Как известно, стабильность существования организмов определяется самым слабым звеном их экологических потребностей (закон толерантности). Для зубров на Северо-Западном Кавказе зимний период обычно является критическим. В это время многие факторы среды часто становятся лимитирующими. Хотя присутствие и процветание животных в конкретном биотопе зависит от комплекса условий, основными регуляторами распределения зубров в пределах ареала служат снеговой покров, рельеф и запасы кормовых растений. Местообитания, в которых данные параметры сочетаются оптимальным образом, составляют сердцевиные участки ареала. Это такие экологически близкие районы, как хребты Пшекиш и Порт-Артур (Северный отдел КГЗ), урочища Западня и Кунские поляны (Даховский и Псебайский заказники). Периферийные зоны отличаются значительной пестротой условий обитания и объединяют очень несходные высокогорные участки (горы Алоус, Юха, Джуга) и низкогорные районы в долинах рек Сахрай и Гурмай.

Как отмечено выше, природно-климатические особенности в долине Малой Лабы (Умпырская часть ареала) менее благоприятны для обитания зубров, чем условия на остальной заповедной части ареала. Поэтому умпырская территориальная группировка больше других подвержена воздействию негативных факторов. Это, в частности, находит отражение в динамике возрастной структуры территориальных группировок, что иллюстрируют данные учетов численности зубров до и после суровой зимы 1986/1987 гг. (табл. 65). В 1987 г. доля сеголетков в умпырской и уруштенской группировках возросла

практически вдвое по сравнению с предыдущим годом. Они особенно многочисленны в наименее благоприятном для зубров участке Восточного отдела КГЗ (хребет Магишо) и в центре района (гора Алоус) и реже встречаются по его границам. Здесь смертность новорожденных больше, чем в других районах заповедника, о чем говорит значительная разница между долей сеголетков и годовалых телят в следующем году (Немцев, 1987). По-видимому, эти демографические особенности связаны с поддержанием устойчивой численности при высокой смертности. Благодаря высокой рождаемости, умпырская группировка, несущая наибольшие потери в многоснежные зимы, быстрее покрывает убыль. Следовательно, на уровне территориальных группировок можно наблюдать действие авторегуляторных процессов, обеспечивающих адаптацию популяции зубров к динамичным условиям существования.

Таблица 65

Возрастная структура некоторых территориальных группировок горных зубров до и после массового падежа зимой 1986/1987 гг., %

Год	Суммарная численность популяции	Территориальные группировки	Сеголетки	Годовалые	Старше 2-х лет
1986	1390	Умпырская	14,9	8,5	76,6
		Уруштенская	7,4	6,2	86,4
		Кишинская	10,8	20,0	69,2
		По заповеднику суммарно	13,0	9,8	77,2
1987	1130	Умпырская	26,3	11,9	61,8
		Уруштенская	13,5	7,7	78,8
		Кишинская	11,9	10,1	78,0
		По заповеднику суммарно	8,1	6,2	85,7

В северном отделе КГЗ (Кишинская группировка) разница между долей сеголетков и годовалых телят в следующем году значительно меньше, меньше и увеличение доли сеголетков на следующий год после суровой зимы. Зубры этого района мигрируют осенью на вырубки в предгорья, и значительная часть самок, запоздавших с весенней откочевкой в горы из-за отелов, остается там летовать. Судя по относительному количеству встреч животных разного пола и возраста, в незаповедной части ареала летом обитает значительно меньше самцов, одиночек и самок с двух-трехлетними телятами, чем в заповеднике.

Несмотря на то, что пространственные группировки зубров не полностью изолированы друг от друга (в особенности Умпырская и Уруштенская), они существенно различаются по структуре населения. Эти различия отражают приспособление зубров к неодинаковым физико-географическим условиям и пространственным вариациям сообществ растений и животных. Кроме того, антропогенное воздействие на зубров и обеспеченность их мерами охраны далеко не одинаковы даже в разных частях заповедника.

Пространственная структура популяции определяется формой использования животными ресурсов территории и служит способом достижения оптимальной плотности населения (Наумов, 1967). Эволюция данной структуры в процессе роста численности животных идет по пути их приспособления к колеблющимся местным условиям и направлена на поддержание достаточно высокого внутривидового разнообразия и обмена генетической информацией в популяции (Шейнер, 1961; Шилов, 1964). В результате ее функционирования, популяция как система оказывается в состоянии бесперебойно выполнять свои функции в составе биоценоза, а в случае необходимости перестраиваться, вырабатывая новый морфобиологический тип (Грант, 1980). Процесс формирования хронологической структуры населения горных зубров и ее динамика представляет собой экологическую реакцию животных на среду, опосредованную их социальным и территориальным поведением.

Биологическое своеобразие каждой территориальной группировки горных зубров не исчерпывается уровнем плодовитости, соотношением половозрастных групп и другими демографическими характеристиками, но касается также ритма жизненных явле-

ний и степени подвижности животных и многого другого. Так, например, высокогорные группировки (Умпырская и Уруштенская) выделяются более ранним началом и меньшей растянутостью брачного периода, а среднегорная (Кишинская) и низкогорная (Кунская) — значительной протяженностью маршрутов сезонных подвижек особей.

Иерархия пространственной структуры зубров определяет собой не только роль отдельных образований в жизни популяций, но и ряд физиологических особенностей, свойственных особям из различных агрегаций того или иного ранга. В этом отношении показателен пример Кишинской группировки, состоящей из постоянных и сезонных объединений животных, совершающих регулярные миграции за пределы заповедника. Как показывают наблюдения, доля летующих в предгорьях половозрелых самцов и самок без телят в 5 раз меньше, чем в агрегациях, проводящих лето на пастбищах в долине Киши. Зато процент сеголетков здесь более чем в 3 раза превышает аналогичный показатель по заповедной части группировки. Самки с новорожденными телятами, очевидно, запаздывают с весенней откочевкой в заповедник из-за отелов и остаются за его пределами до следующей весны. Поэтому предгорья должны рассматриваться не только как станции переживания для зубров данной группировки в зимнее время, но и как участки их репродуктивной концентрации.

Различия в использовании пастбищного пространства зубрицами, имеющими телят разного возраста, как и различия в структуре субтерриториальных образований, имеют адаптивный характер. В период течки самок миграция самцов из заповедника, за 20—30 км от мест брачной агрегации зубров, происходит редко. Значит, летовка в предгорьях не только избавляет зубриц и новорожденных телят от превратностей откочевки в горы, но и препятствует ежегодному оплодотворению части самок. Эти особенности воспроизводства зубров направлены на сбережение сил самок за счет увеличения периода между отелами и способствуют выживанию приплода. Они необходимы в условиях периодически повторяющихся климатических депрессий и находят свое отражение в пространственной структуре популяции. Она увеличивает возможности приспособления зубров к среде обитания. Хотя группировки разного уровня организации относительно независимы, они связаны пространственно и функционально, т. к. представляют собой сопряженные части единой системы адаптации животных к условиям обитания и обеспечивают возможность приспособительных реакций как на колебательные, так и на направленные изменения условий.

Индивидуальные участки

Территориальное размещение и характер использования зубрами пастбищного пространства является важным показателем популяционной структуры. Освоенная животными территория неоднородна по необходимым условиям существования. Звери привязаны к лесу, служащему им местом пастбы, а также защитой от неблагоприятных климатических факторов. Открытые пространства высокогорных лугов представляют собой естественную границу расселения зубров (Калугин, 1966; 1968б). Территория должна соответствовать экологическим и поведенческим особенностям зверя, суточному ритму активности, чередованию отдыха, переходов, пастбы. Зубры живут оседло лишь в течение летнего сезона, когда пищевой фактор влияет на их суточное поведение в меньшей мере, чем в остальные периоды года (Калугин, 1968б). Поэтому выявить их индивидуальные участки легче всего летом.

Размеры участков групп разного полового и возрастного состава различны, так же как не одинаковы радиусы индивидуальной и групповой активности составляющих их животных. Крупные группы самок с молодняком и смешанные стада быстро стравливают растительность в одном месте и постоянно передвигаются по своей территории. Последняя, видимо, складывается из нескольких участков, принадлежащих более мелким образованиям зубров, входящих в данные группировки (семьям, компаниям самцов, одиночкам). Групповая территория в этом случае имеет вид полосы, вытянутой вдоль границы леса с «языками», простертыми вниз и вверх по удобным балкам и хребтам. Наблюдения за имеющими внешние индивидуальные отличия животными показали, что звери сохраняют привязанность к своим участкам вплоть до разгара гона. В брачный период они начинают широко перемещаться по обширным районам, включающим многие индивидуальные и групповые участки.

Компании самцов и быки-одиночки мало привязаны к определенным местам пастбы. Достаточно спугнуть их, чтобы они надолго оставили самые удобные участки. Это характеризует индивидуальные участки самцов как относительно нестабильные элементы пространственной структуры, выделить которые чрезвычайно трудно. Их размеры намного превышают таковые у самок и могут достигать 1600 га (как, например, на хр. Порт-Артур). Зимой площадь и число участков самцов сокращается в 2—3 раза и, по-видимому, наблюдается некоторая защита территории. В пользу этого свидетельствуют факты очень редкого совместного выпаса зубриц и быков на ограниченных выгrevных пастбищах в субальпийской зоне. Для бизонов, напротив, характерно выпасание смешанными стадами (McHugh, 1958). Участок, занимаемый группой лесных бизонов в 16 голов, составлял летом 3,1 тыс. га, а зимой 9,3 тыс. га (McHugh, 1972). По наблюдениям Л.В. Заблочки (1957) и Л.И. Корочкиной (1958) небольшие группы зубров в Приокско-Террасном заповеднике и в Беловежской пуще обитают летом на территории в 500—900 га. Стадо из 8 взрослых зубров в Надлесничестве Валилы (Белостокское воеводство, Польша) обитало около года на площади в 6700 га (Graczyk, 1987).

На протяжении летнего сезона семьи горных зубров и небольшие группы самок с молодняком обычно придерживаются одного района. Хотя животные не испытывают антагонизма друг к другу, у них наблюдается пассивный территориализм, проявляющийся в привязанности к определенным местообитаниям. Самки с малышами тяготеют к своему участку и возвращаются на него, даже будучи много раз потревоженными человеком. Некоторое время после отела самка отгоняет от новорожденного других животных. В местах высокой плотности зубров индивидуальные участки животных перекрываются и невозможно выделить границы между ними. Поэтому специальные исследования в Кавказском заповеднике проводились в пределах территории с относительно низкой плотностью населения. Здесь возможно выявление участков, наиболее отвечающих особенностям животных и не лимитированных конкурентным давлением других особей.

В течение 1976—88 гг. мы провели 24 тропления, маршрутную съемку следов и неоднократные визуальные наблюдения за зубрами на северном склоне хр. Порт-Артур. Это позволило выявить структуру и очертить границы ежегодного летнего участка семьи (рис. 34). Вожак последней — зубрица 9—10 лет — не имела правого рога, что дало возможность отличать ее от животных, совершающих сезонные передвижения через этот участок.

Появление семьи зубров в данном районе бывает приурочено к сходу снега на верхних полянах Порт-Артура, т. е. к концу мая или началу июня. Взрослые самцы и самки без молодняка в это время уже достигают Кабаньей балки, где только начинают зеленеть черемша, вейник и ежа.

В 1976 г. зубрица принесла зубренка в последних числах мая на опушке одной из полян. Через два года, 7 июня 1978 г. она там же отелилась вторично. Двухлетний бычок, до этого державшийся с матерью, несколько дней провел в соседней балке. Первые 9 часов после отела самка почти не удалялась от новорожденного. В последующий месяц ее поведение и ритм активности были полностью сопряжены с образом жизни теленка. Как только теленок окреп, что произошло через 5 дней после рождения, зубрица начала перемещаться с ним в радиусе 200—300 м. Постепенно суточные переходы возросли, и семья поднялась в буко-пихтарники, где ее пищу составляли древесно-веточный корм, щавель и осока. В июле зубры устраивали дневки на продуваемых ветром крутых склонах, обращенных к реке Киша. К августу трава грубеет под пологом леса даже на северных склонах, докучают кровососущие насекомые, и семья держалась в березовом редколесье и кленовниках у гребня хребта Порт-Артур. В сентябре они откочевали на хр. Сосняки.

Таким образом, семья из 3-х животных 4 месяца обитала на участке в 3 км². Эта местность носит следы пассивного устройства (Хайнд, 1975), возникшего в результате многолетнего использования ее зубрами. Участок покрыт сложной системой троп. Их общая протяженность составляет около 20 км. Выделяются сетчатая система переходов, магистральные пути между кормовыми зонами и радиальная система троп на подходе к водопоям, лежкам и местам пастбы. Ввиду того, что зубры неохотно и редко навещали районы, лежащие за границами участка, выделить в нем сердцевинную зону довольно трудно. Посещение северных и южных точек участка обитания носило сезонный характер и происходило с приблизительно одинаковой частотой. Однако структура территории данной семьи наиболее четко выражена именно в этих точках (здесь располо-

жены лежки, тропы, чесала, каталки и проч.). Центральная часть участка посещалась реже, т. к. она представляет собой полосу малокормных пихтарников, а устройство территории сводится к сети троп (рис. 34).

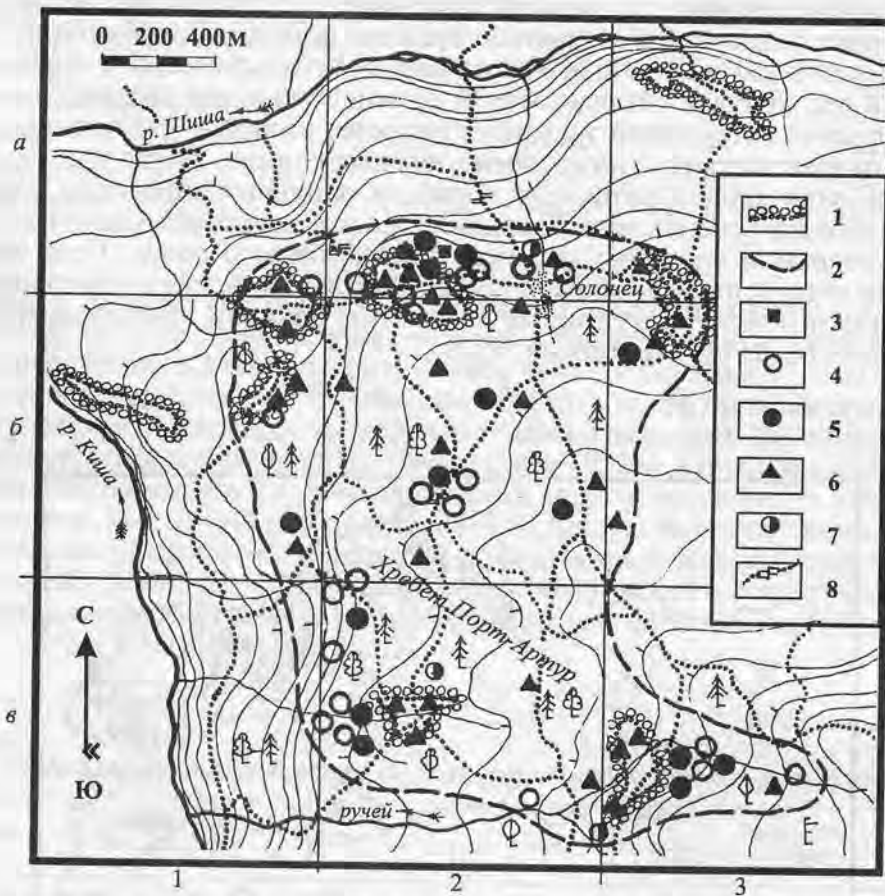


Рис. 34. Схема индивидуального участка семьи зубров: 1 — граница леса, 2 — граница участка, 3 — место отела, 4 — дневные лежки, 5 — ночные лежки, 6 — места пастбы, 7 — каталки, 8 — чесалки и тропы.

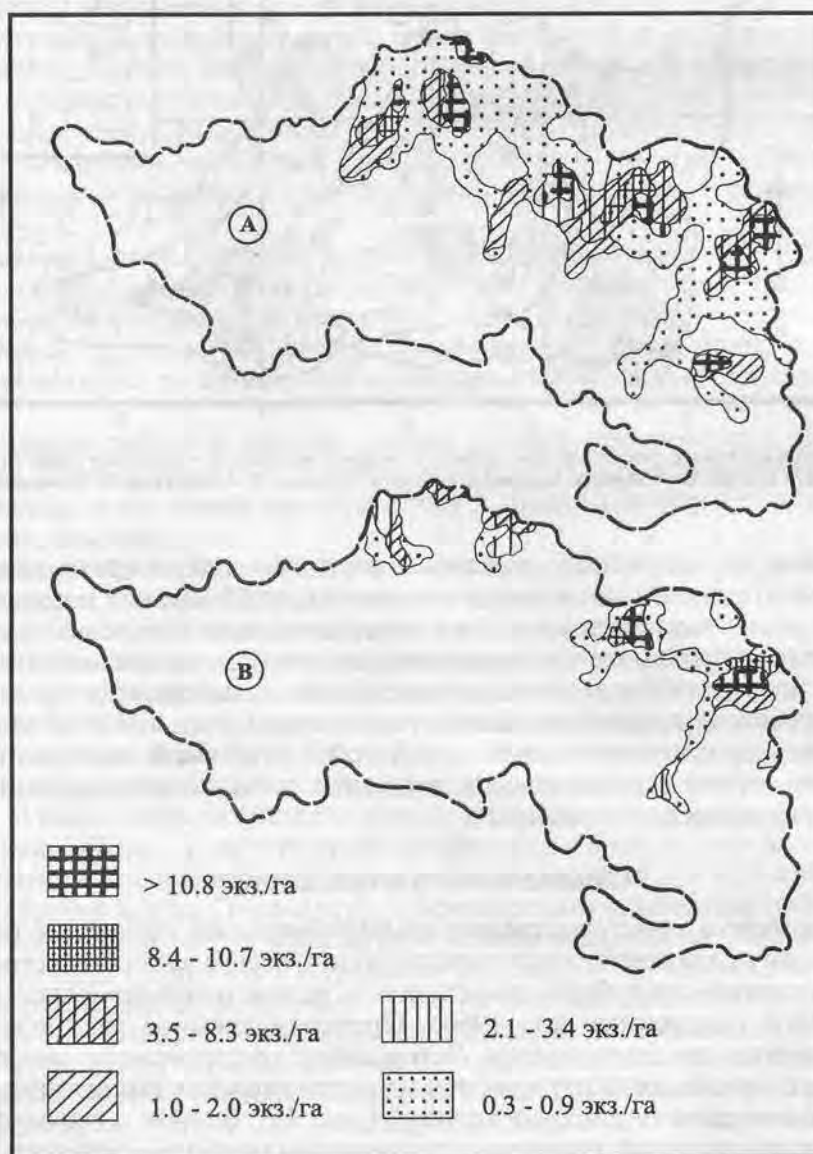
Таким образом, сердцевинные зоны либо расположены по краям данного участка, либо летняя территория обитания семьи состоит из двух смежных и перекрывающихся на 30—40% участков. Это почти не меняет дела, поскольку потребность самки с двумя разновозрастными зубрятами в пастбищном пространстве летом остается прежней — 300 га. Исходя из этих данных, можно определить оптимальную летнюю плотность зубров в данном районе и равноценных ему по условиям угодьях в 6—7 голов на 1000 га. Данная величина хорошо согласуется с оценкой допустимой плотности популяции, полученной выше путем моделирования динамики плотности популяции горных зубров на основе логистического уравнения.

Стациальное распределение

Ведущим фактором пространственно-демографической структуры популяции является питание: распределение, доступность, количество и качество корма. Его значение для жизнедеятельности зубров сопоставимо с ролью наиболее существенных абиотических факторов (Данилов и др., 1966). Пространственное распределение зубров значительно меняется по сезонам года. Летом зубры распределены относительно дисперсно, тогда как зимой концентрируются на ограниченной территории, обеспечивающей переживание неблагоприятных условий (рис. 35). В связи с высокой плотностью копытных в районах зимовок, последние подвержены наиболее сильному воздействию с их стороны. В первую очередь страдают зимние станции (Формозов, 1976). В этой связи основное внимание уделено биотопическому размещению зубров в зимний период.

Таблица 66 показывает, что в снежный период года горные зубры предпочитают держаться в угодьях, содержащих достаточное количество древесно-веточных и травянистых кормов. Этому условию наиболее отвечают злаковые осинники, граничащие с обширными полянами. Следующими по предпочтительности являются станции, привлекающие животных овсяницей, ожиной (ежевикой) и старником (ветошью) злаков. Это овсяницево-разнотравно-ожинные букняки и овсяницево-пихтарник.

Наиболее низка нагрузка животных на сосняк субальпийский и смешанно-широколиственный лес. Первый обладает малой кормностью ввиду сильной изреженности, а местами и полного отсутствия травяного покрова, второй — по причине значительной снежности и отсутствия ценных зимне-зеленых кормов. Зубры посещают смешанный лес лишь ради коры и веточного корма на обильных ветровалах (Александров, 1958). Субальпийский сосняк часто используется ими для отдыха и ночевки после пастбища на выгривных и выдувных участках субальпийского пояса. Пока аборигенные зубры не были оттеснены человеком в полосу пихтарников, где и проводили большую часть года, они зимовали в предгорьях по речным долинам (Виноградов, 1870; Динник, 1884; Филатов, 1912; Насимович, 1939).



Р и с. 35. Среднее многолетнее распределение плотности популяции горных зубров в летний (А) и зимний (Б) периоды в Кавказском заповеднике.

Таблица 66

Результаты учета экскрементов зубра в различных типах леса КГЗ после зимовки

Типы угодий	Изучена площадь, га	Учтено лент, м	Обилие экскрементов, экз.	Плотность экскрементов экз./га	Коэффициент предпочтительности, %
Приречный смешанно-широколиственный лес	6.8	6800	72	10.5	7.6
Овсяницевый букняк	1.5	1500	45	30.0	21.6
Разнотравно-ожиновый букняк	1.2	1200	22	18.4	13.6
Злаковый осинник	7.6	7600	344	45.2	33.7
Овсяницевый пихтарник	7.2	7200	123	17.0	12.6
Сосняк субальпийский	3.3	3300	42	12.7	8.9

В отдельных районах восточной части ареала (Умпырский район) наблюдается высокая плотность зубрового населения, особенно при неблагоприятных условиях. Так например, после обильных снегопадов в декабре 1976 г. и январе 1977 г. на площади 80 га по несколько дней держалось до 70 животных. На одну особь приходилось в среднем по 1,1 га. Такая удельная площадь недостаточна даже в условиях загонного содержания зубров при искусственной подкормке (Заблоцкий, 1957б). Крупные скопления животных на зимовках наблюдаются довольно редко, недолговременно и почти исключительно в долине р. Умпыр. Их образование демонстрирует высокую экологическую пластичность зубров. Вместе с тем, достаточно длительное существование таких скоплений представляет реальную угрозу древесно-кустарниковой растительности и может оказать негативное воздействие на развитие некоторых фитоценозов (Фостер, 1983).

Таблица 67

Стациальное распределение горных зубров в бесснежное время года

Тип угодий	Высота н. у. м., м	Подрост	Подлесок	Травянистый покров	Обилие зубров, баллы
Березняк разнотравный	1600—2100	—	Единично: можжевельник, рододендроны	Субальпийское высокотравье	2—3
Папоротниково-разнотравный пихтарник	1500—1650	Редкий: рябина, клен остролистный	Единично: бузина, европейский бересклет, падуб	Папоротники, ожина, герань Роберта, ясменник душистый, фиалка лесная и др.	3
Папоротниково-разнотравный буко-пихтарник	1000—1400	Редкий: явор, клен остролистный	Единично: черная бузина и др	Ожина, папоротник мужской, кочедыжник женский, окопник, лютик виноградолистный и др.	3
Овсяницевый пихтарник	1200—1750	—	—	Горная и гигантская овсяницы, ясменник душистый и др.	2—3
Овсяницевый буко-пихтарник	950—1400	—	Единично: черная бузина, чубушник	Папоротник мужской, кочедыжник женский, ясменник душистый и др.	1—2
Смешанный лиственный лес	до 1300	Средней густоты ольха, осина, граб, ива и др.	Средней густоты бересклет европейский, жимолость и др.	Коротконожка лесная, окопник, белокопытник, сныть и другие виды	1—2

Примечание: описание стадий дано на основе «Геоботанической карты лесов Кавказского заповедника», составленной К. Ю. Голгофской.

Летнее распределение горных зубров зависит от состава, густоты, возраста древо-стоя, наличия и характера подлеска, подроста, травянистого и кустарничкового ярусов, площади и экспозиции лесного массива и т. д. Предпочитаемость стадий, приведенная в табл. 67, определена по общепринятой методике (Даждо, 1975) на основании учета встреч поедой и экскрементов зубров, а также непосредственных наблюдений за пасущимися и отдыхающими животными. При обработке материалов учета экскрементов по типам угодий мы подсчитывали число куч на 100 м² в абсолютных цифрах и в процентах. Последний показатель носит название коэффициента предпочитаемости (Пивоварова, 1965).

Почти постоянным местом пребывания зубров в период вегетации растительности становятся поляны в зоне буково-пихтовых лесов и пастбища в полосе верхнего предела леса — субальпийский и вейниковый пихтарники, кленовники, злаковый и разнотравный березняки (табл. 67). Животные потребляют в основном травянистую растительность, причем процент ее использования выше весной, чем летом и осенью (Калугин, 1968а).

Исследования летнего распределения зубров по стадиям на основе относительного обилия экскрементов были проведены также в Цейском заказнике в Северной Осетии, где обитают кавказско-беловежские зубры (Казьмин и др., 1992). Находясь на лугах, эти зубры значительную часть времени проводили на участках, где доминируют злаки и разнотравье (табл. 68). Исследования в Цейском заказнике и в КГЗ проводились по разной методике, в связи с чем полученные данные не удается сравнить, и они скорее дополняют друг друга.

Помимо трофического фактора, летнее распределение зубров зависит также от вкусового качества корма, ремизности (укромности) угодий, обеспеченности водопоями и микроклиматическими убежищами (продуваемыми ветром или затененными участками) и т. д. Особенности социального поведения животных, обсуждаемые ниже, также определяют характер использования территории. Большое значение имеет тип стадности, взаимоотношений между особями и некоторые другие факторы. Например, до того как на Кавказе распространилось браконьерство с вертолета, брачные скопления держались исключительно над верхней границей леса. В настоящее время встречаемость зубров в этих стадиях снизилась до 8%, а звук вертолета вызывает паническое бегство в лес. В этом отношении современные горные зубры больше напоминают своих аборигенных предшественников, которые на последнем этапе существования избегали открытые участки (Филатов, 1910). Из лесных биотопов наибольшим предпочтением зубров пользуются смешанно-лиственные леса (23,7% встреч), затем следуют смешанные леса (18,5%), ольшанники (9% встреч) и хвойные насаждения (2,1%).

Таблица 68

Отложение экскрементов кавказско-беловежскими зубрами за летний период в разных растительных ассоциациях Цейского заказника по Казьмину и др. (1992)

Растительная ассоциация	Количество экскрементов (шт./га)		
	май—июнь	июль—август	всего за лето
Разнотравно-папоротниковая	57.2	12	69.2
Злаково-разнотравная	88	108	196
Разнотравно-злаковая	128	28	156
Злаковая	4	4	8

В отличие от горных зубров, тяготеющих к лесу не только зимой, но и летом, кавказско-беловежские зубры Тебердинского заповедника и Цейского заказника с мая до октября держатся на субальпийских и альпийских лугах (Тарасов, 1980; Вейнберг, 1986). И наоборот, по наблюдениям З. Красинского (Krašińska, 1967a; Krašiński, 1978), в Польше около половины (53,3%) встреч зубров летом приходится на лес.

Плотность населения зубров зависит от ряда факторов. Наиболее важными из них являются наличие и доступность запасов пищи, состояние популяций других животных, с которыми зубры находятся в тесных связях и, наконец, присущие только им

специфические поведенческие механизмы. Кроме того, плотность населения различна в разных частях ареала. На Северо-Западном Кавказе встречаются как участки со сравнительно равномерным распределением особей и групп, так и локальности с резко повышенной плотностью населения. Последние встречаются как в центре ареала, так и на его периферии. Первый тип распределения зависит от наличия преград к расселению и подвижности животных. Наиболее подвижны одиночки и крупные стада, для которых отмечены переходы на большие расстояния. Большую часть года зубры проводят широко расселившись по территории; исключение составляют зимний сезон и период яра, когда отчетливо выражена тенденция зубров к формированию скоплений, между которыми редко встречаются одиночные особи.

Кавказские зубры проводили у верхней границы леса очень короткое время поздней весной (Филатов, 1912). Уйдя оттуда с приходом в горы стад домашнего скота, они держались все лето и осень в зоне хвойных лесов. Здесь их плотность в конце XIX века не превышала 1—2 гол./1000 га, т. к. звери постоянно кочевали с одного места на другое, а при преследовании уходили на большие расстояния. В конце осени они начинали концентрироваться в местах зимовок.

Представление о годичных колебаниях численности горных зубров и распределении плотности их популяции на отдельных участках дают наблюдения, проведенные на зоологическом стационаре КГЗ «Сенная-Бурьянистая». Последний расположен в центральной части заповедника, на границе ареалов Кишинской и Уруштенской группировок и представляет собой уменьшенную (доступную для непосредственного наблюдения) модель заповедника, что позволяет на его примере изучать процессы, характерные для заповедника в целом.

Ограниченность зимних пастбищ ведет к постоянным перекочевкам зубров. Изредка они концентрируются в наиболее кормных стациях, но продолжительность нахождения в них не превышает нескольких дней, и плотность населения особей там в зимние месяцы редко превышает 8—10 гол./1000 га. По мере таяния снега и появления молодой зелени зимние пастбища теряют свое значение и привлекательность для животных. Вплоть до мая зубры довольствуются немногочисленными полянами на выгравных склонах горы Джуга. Плотность населения на полянах достигает 20 гол./1000 га. После схода снега на субальпийских пастбищах трофический фактор перестает всецело определять размещение зубров. Они проводят летние месяцы, широко расселившись по территории стационара. Следующий пик плотности населения особей наблюдается в августе-сентябре и вызван брачной агрегацией зубров. Огрубление травостоя и первые снегопады вынуждают одних животных оставить высокие ландшафтные зоны, других стимулируют к осенним откочевкам за пределы данного района. Численность животных снижается одновременно с сокращением площади пастбищ.

Аналогичная динамика плотности населения зубров наблюдается на протяжении всего их ареала, хотя и различается в деталях. Летом приблизительно на 20% заповедной части ареала плотность популяции превышает 10,8 голов на 1000 га. Это преимущественно районы брачной агрегации: склоны горы Сергиев Гай и хребта Киноэкспедиции, Луганский перевал, долина Мастакан. Низкая плотность — 1 особь на 10 км² и ниже в летнее время встречается на 30% освоенной зубрами заповедной территории. Зимой с наибольшей и наименьшей плотностью они населяют, соответственно, 14 и 10% ареала. Доля средних градаций (от 4 до 8 гол./1000 га) плотности населения, весьма обычных в летний период (19%), снижается к зиме до 2—6%. То есть в зимних условиях проявляется тип очагового, пятнистого распределения зубров. Они обитают в долине рек Умпыр, Цахва, Местык и Шиша (см. рис. 35). По мере сокращения площади доступных угодий в снежное время, увеличивается число особей, приходящихся на единицу площади пастбища. В свою очередь, рост экологической плотности животных зимой, свидетельствует об ограниченности мест, пригодных для зимовки зубров в пределах территории заповедника.

Плотность популяции зубров определяет не только их роль в биоценозах, от нее в большой степени зависит ряд демографических характеристик. Как следует из правила Лотки (Пианка, 1981), размножающаяся популяция находится в устойчивом состоянии при равновесной сбалансированности плотности популяции с емкостью среды и рождаемостью со смертностью. Это, в свою очередь, требует постоянства условий обитания и наличия определенного избытка необходимых ресурсов. Как отмечено выше, в 80-х годах рождаемость зубров на территории заповедника в значительной мере уравни-

вешивалась гибелью животных (см. рис. 26b). Их численность приближалась к постоянному значению на фоне длительного отсутствия климатических депрессий и иных негативных внешних факторов. В это же время наблюдалось колебание плотности населения заповедной части вокруг оптимального значения.

Средняя плотность населения — не очень удачное понятие, поскольку дает лишь грубую оценку пространственного распределения особей. Этот параметр существенно меняется как во времени, так и в пределах ареала. Из-за склонности зубров к кочевкам и мозаичности их местообитаний, определить экологическую плотность населения животных в конкретный момент не представляется возможным. Как показали исследования В.Н. Александрова и К.Ю. Голгофской (1965), ввиду чрезвычайно высокого кормового потенциала луговых пастбищ, они не являются фактором, лимитирующим плотность популяции зубров в летнее время. Основное значение в этом играют условия зимовки, когда зубры концентрируются на ограниченной территории. Однако средняя плотность зубров на зимовках в заповеднике никогда не превышала 50 голов на 1000 га лесной площади. До сих пор эти животные не оказывали заметного отрицательного влияния на состояние лесонасаждений и их возобновление и не препятствовали нормальному существованию других травоядных. Отметим, что приведенные данные относятся к периоду наивысшей численности крупных копытных в Кавказском заповеднике, когда зимняя плотность населения оленей достигала 30, а туров 440 особей на 1000 га (Калугин, 19686). Сейчас количество оленей — основных кормовых конкурентов зубров — почти в три раза меньше, в связи с чем плотность населения последних может быть выше. В период оптимальной численности зубров в заповеднике в обычные по снежности зимы (например, 1981/82 и 1983/84 гг.) зубры обитали на территории 33 000 га заповедных угодий и на 54 000 га смежных с заповедником низкогорных территорий. Следовательно, их зимняя плотность населения составляла 12 и 15 голов на 1000 га, соответственно. Поэтому нет никаких оснований опасаться перенаселенности данными животными пастбищ Кавказского заповедника и противоречий между их количеством и емкостью кормовой базы.

Стабилизация численности зубров в 80-х гг. была связана не с истощением кормовых ресурсов, а с включением механизмов саморегуляции плотности населения на стадии далекой от истощения пищевых ресурсов. В этом проявляется коренное отличие вольной популяции (в данном случае зубров) от стада домашних животных или беспорядочного скопления потребителей растительного корма. Как было показано на примере многих животных, в том числе копытных (Базыкин, Березовская, 1979), в популяциях, находящихся в равновесии с окружающей средой, саморегуляция степени агрегированности (иначе говоря, плотности населения), осуществляется на значительно более низком уровне плотности населения, чем верхние значения потенциальной кормности местообитаний.

Миграции и кочевки

В середине XIX века сезонные кочевки кавказских зубров захватывали значительную площадь. Еще Нордманн (Nordmann, 1838) отмечал, что зубры на лето уходят в горы, осенью же спускаются на зимовку в долины. До русской колонизации Кавказа зубры спускались на зиму в предгорья вплоть до поселков Хамышки, Даховская, Псебай и других крайних к горам станиц. Даже после возникновения здесь русских поселений отмечались заходы зубров вплоть до Псебая, Преградной и Сторожевой (Башкиров, 1939) на севере и почти до побережья Черного моря на западе (Radde, Koenig, 1894; Радде, 1899, с. 195).

Причины осенних откочевок в предгорья понятны: здесь зимой мало, а местами и совсем нет снега, и корм всюду доступен; нет глубоких, непроходимых из-за большого снега балок, и стада, в случае тревоги или в поисках, более кормных участков, могут передвигаться вполне свободно, тогда как в высоких горах они обычно заперты в той или иной долине. Однако, опросные сведения, полученные исследователями кавказских зубров, показывают, что часть животных оставалась на зиму в горах: по Главному Кавказскому хребту, его отрогам и боковым цепям имеется немало обширных долин, обеспечивающих необходимые для зимовки условия, например, в бассейнах рр. Малчепы, Безыменной, Киши, Шиши, Умпыра, Ачипсты, М. Лабы, Б. Лабы (особенно долина Загдан), Урупа и др. (Башкиров, 1939).

Весной, вместе со сходом снега, шла передвижка зубровых стад выше в горы. Зубров привлекала сюда роскошная растительность субальпийских лугов, прохлада летом, отсутствие мошек, слепней и других двукрылых паразитов. Они держались здесь преимущественно по верхней границе леса.

Уже в конце XIX века сезонные миграции начали терять свою правильность. Возникновение в горах поселений, хуторов, летних кошей, лесоразработки, выпас скота, выработка драни, сбор оленьих рогов, плодов и орехов постепенно захватывали самые глухие участки гор. Особенное значение для вытеснения зубров из многих угодий имели рубка и сплав леса, выпас скота на горных лугах и ставшие нередкими лесные пожары. Зубр оттеснялся в наименее доступную зону гор — хвойные леса.

Многим исследователям, особенно приезжавшим на Западный Кавказ на короткий срок, не удалось уловить динамики этого процесса. Среду и участки, в которых им посчастливилось видеть зубров или их следы, они принимали за искони свойственные этому животному и нередко вступали в полемику со своими предшественниками, отобразившими другой этап существования зубра в непрерывно меняющихся условиях.

В XX столетии сезонные кочевки имели уже гораздо более скромные размеры. Из долин, где зубры проводили зиму, они поднимались, по мере таяния снега, на субальпийские и, отчасти, на альпийские пастбища хребтов в бассейнах рр. Белой, М. Лабы и их притоков. Но в большинстве участков зубрам не удавалось оставаться здесь долго, так как вскоре начинался перегон стад домашнего скота на летние высокогорные пастбища, и зубрам почти везде приходилось уходить вниз, в леса, довольствуясь там для своих жировок небольшими полянами. Лишь на некоторых водораздельных хребтах по верхнему и среднему течению рр. Киши, Уруштена и М. Лабы зубры могли пастись более или менее спокойно все лето. Осенью стада зубров откочевывали к местам зимовок, главная масса стад зимовала в долинах рр. Малчепы, Безыменки (Абаго), Холодной, Киши, Шиши, Местыка, Умпыра, Мастакана, Мертвой Балки, Ачипсты, и может быть, еще в 3—5 пунктах (Башкиров, 1939). Управление Кубанской охоты старалось всячески облегчить зубрам зимовку в этих последних убежищах, охраняя поголовье и заготавливая в ряде долин сено (на Умпыре, Мастакане, Сенной поляне).

Сезонные перемещения современных горных зубров Кавказского заповедника изучены достаточно подробно, и далее мы изложим основные результаты этих исследований.

Как отмечено выше, население зубров Северо-Западного Кавказа можно разделить на четыре пространственные группировки. Животные Кишинской группировки совершают ежегодные двухразовые миграции, дающие возможность полнее использовать районы, пригодные для жизни лишь в определенные сроки. Это достигается путем широких перемещений осенью в предгорья, а весной — назад, в высокие ландшафтные зоны. Зубры обладают миграционными традициями, начало которым положили имевшие место до 1954 г. принудительные весенние перегоны на высокогорные пастбища (см. глава 2). Рельеф северной части заповедника между сезонными пастбищами вполне проходим для зубров (рис. 36). Миграционная магистраль ориентирована с юго-востока на северо-запад. Ее протяженность по прямой составляет 30 км, а перепады высот — 1800 м. Зубры избегают сплошных лесных массивов. Поэтому большая часть сезонных путей проходит через поляны и редины. В долине р. Киша миграционный поток представлен 3—4 маршрутами, за пределами заповедника их число возрастает.

Сроки начала и окончания перемещений зависят от многих факторов. Главные из них — состояние снежного покрова и кормовая емкость пастбищ. Площадь последних вполне достаточна для пастыбы сотен животных. Однако действие высоты и плотности снежного покрова в совокупности с суровыми погодными условиями, по-видимому, являются основными факторами, определяющими уход зубров в менее снежные районы. Глубина снега в 30—40 см служит им сигналом к началу осенних перемещений. Зубры практически оттесняются с высокогорных пастбищ нарастающей высотой снежного покрова. Вместе с тем, для них не характерны массовые единомоментные миграции. Перекочевки происходят не синхронно из-за различий времени и глубины залегания снега на разных участках даже одного хребта. Так в верховьях Мордовской Балки в 1984 г. снег выпал 12 ноября, а расположенная в 4 км южнее Кабанья Балка покрылась снегом лишь 3 месяца спустя. Кроме того, самки с молодняком чувствительнее, чем самцы, к действию сигнальных факторов (похолодание, изменение качества корма и т. д.), и они обычно открывают сезон осенне-зимних перемещений. С октября по декабрь северную границу заповедника пересекают преимущественно зубрицы с телятами, и лишь в январе по направлению к предгорьям движутся самцы.

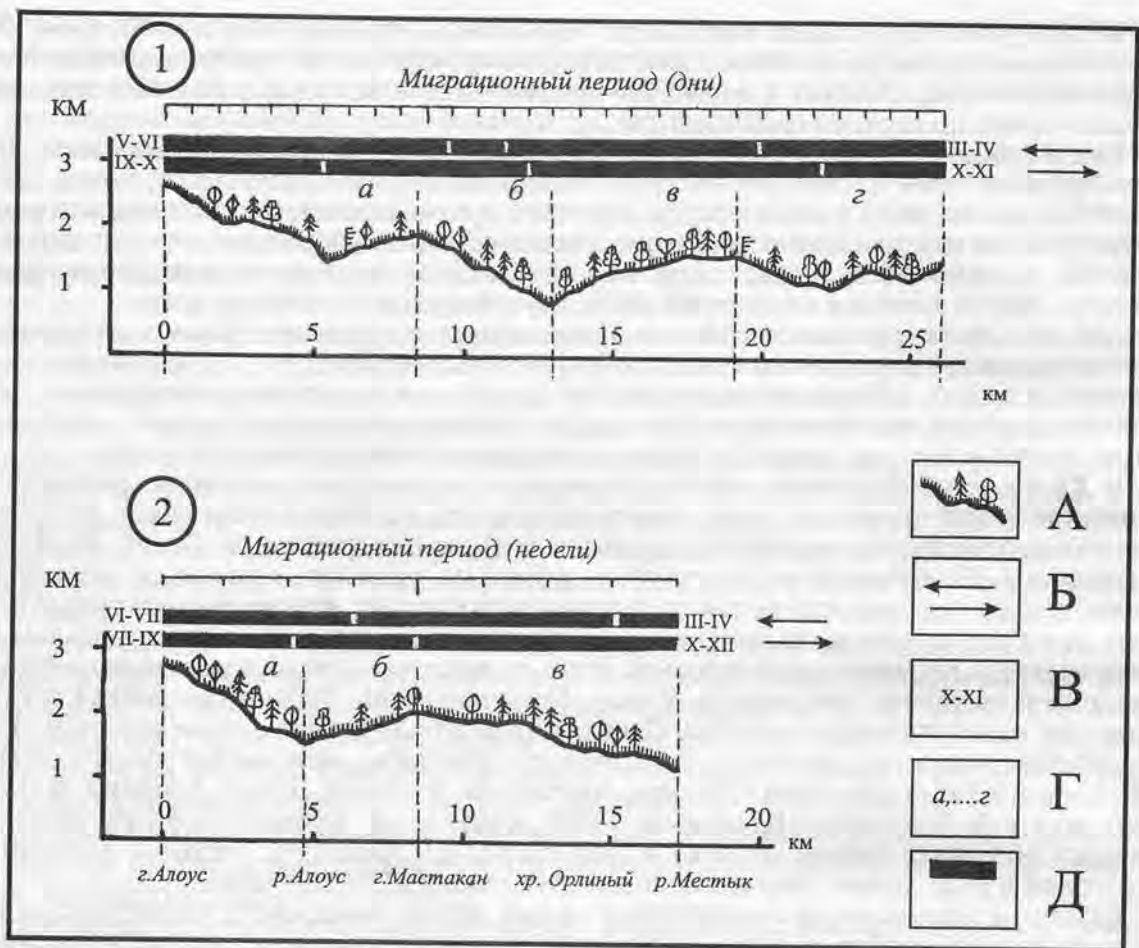


Рис. 36. Миграционные пути зубров: 1 — северный и 2 — восточный; А — вертикальная проекция пути, Б — направление движения мигрантом, В — даты начала и окончания сезонных передвижений, Г — естественные отрезки пути, Д — время прохождения их мигрантами.

Суточная подвижность животных возрастает, что позволяет частично компенсировать сокращение кормовой базы увеличением жировочных переходов. Направление миграционного пути в немалой степени определили фруктарники, расположенные на месте Кишинского зубропарка, и маршруты бывлых перегонов. Именно сюда, в зубропарк, в период опадения плодов устремляются семьи и группы самок с молодняком, проводившие лето на полянах северного склона хребта Порт-Артур. Спустя одну-две недели сюда спускаются группы зубров, оставляющие кленовники на западных склонах хребта. До ноября в верховье Княжеской и Кабаньей балок задерживаются только одиночки и самцы, довольствующиеся ожиной, овсяницей и лесной осокой. При наличии в данный год подходящих по кормности и глубине снега местообитаний до десятка зубров остаются зимовать на хребтах Бамбак и Порт-Артур.

Высокогорные летние выпасы и осенне-зимние станции в бассейне р. Киша разделяет пятикилометровая, перемежающаяся немногими полянами, полоса мертвопокровных и азалиевых пихтарников. По сути дела она является межпастбищным пространством, пересекаемым зубрами лишь в период миграций. Следовательно, «чистый» миграционный путь в малоснежные зимы составляет менее 20% всего сезонного перехода зубров. Скорость мигрирующих животных на данном отрезке достигает 3—5 км в сутки. На остальных участках маршрута вплоть до предгорий скорость миграций не превышает 0,7—1 км в сутки. За межпастбищной полосой сезонные тропы зубров проходят через уголья, богатые зимними кормами. Длительность пребывания в них мигрантов определяется условиями снежности. Непостоянство глубины залегания снега в течение зимы приводит к сложным «возвратно-поступательным» перекочевкам зубров. Наряду с движением вниз по склону и удалением от летних местообитаний, имеют место обратные переходы. В конечном итоге, под давлением увеличения глубины снега большая часть животных по-

кидает пастбища, кормовые запасы которых временно становятся труднодоступными. В ноябре зубры оставляют южный, а в декабре северный склоны хребта Сосняки. Если глубина снега не уменьшается, к середине января мигранты достигают урочища Тайвань, расположенного в 20 км севернее границы заповедника. При оттепелях и понижении уровня снега зубры поднимаются обратно на ожинники хребтов Корыта и Сосняки. Отсутствие постоянных участков обитания в малоснежные годы и последовательность смены одних близлежащих угодий на другие без длительных переходов — важная особенность миграционной активности зубров северного отдела Кавказского заповедника. По способу использования пищевых ресурсов, их сезонные перемещения в мягкие зимы могут быть отнесены к разряду кочевков (Дуров, Немцев, 1973).

Аналогичные особенности миграций отмечены у лесных бизонов. Расстояние между используемыми ими летними и зимними пастбищами обычно невелико (3—4 км). Некоторые группы живут оседло круглый год, другие — совершают миграции до 200—250 км (McHugh, 1958; Fuller, 1960).

В начале XX века размах кочевков кавказских зубров достигал 10—30 км, а в конце XIX в., вероятно, мог быть еще больше (Гептнер и др., 1961). Наряду с сезонными кочевками существовали случайные миграции небольших стад и отдельных зверей. Как пример очень дальнего захода, отмечен случай добычи зубра в окрестностях Сухуми (Башкиров, 1939). Зубры Беловежской пуши практически лишены возможности широко кочевать в течение по крайней мере последних 200 лет, однако, неоднократно были зарегистрированы случаи далеких заходов зубров за пределы Пуши (Карцов, 1903) и обнаружения их в 30—40 км от ее границ (Корочкина, 1971). Вместе с тем, подобные случаи не носят характера сезонных или других регулярных миграций, и совершающие их животные подвергаются повышенному риску гибели. Вероятным следствием этого является снижение общей миграционной активности зубров, на что обращают внимание многие современные исследователи (Kraśiński, Kraśińska, 1992; Казьмин, Смирнов, 1992; Белоусова, 1999 и др.).

Обильные ранние снегопады часто вызывают массовую откочевку горных зубров на зимние пастбища. Например, осенью 1975 г. на полянах хребта Порт-Артур высота снежного покрова в течение непродолжительного времени приблизилась к 90 см. Обследование территории в конце декабря показало, что все зубры покинули верхние пояса гор и находились в пути, либо уже спустились в предгорья. Откочевка проходила по определенным традиционным маршрутам со скоростью до 10 км в сутки. Животные не задерживались подолгу на подходящих для зимовки пастбищах. Направленность и быстрота их перемещений позволяет предположить, что в определенных условиях им не чужды настоящие миграции (рис. 37). Конечно, их протяженность не идет ни в какое сравнение с ежегодными миграциями степных бизонов, которые могут покрывать сотни километров, и осуществляются независимо от погодных условий даже в малоснежные годы (Allen, 1876).

Перекочевки горных зубров к летним местам обитания обычно происходят в разгар таяния снега при значительном уменьшении высоты снежного покрова и часто при появлении проталин. Трудно выделить инициаторов весенних миграций. Возможно, ими являются самцы, которые не уходят так далеко от летних пастбищ, как самки. По крайней мере, в апреле-мае на правом берегу р. Шиша перед межпастбищной полосой собираются почти все кочующие животные. Обычно через реку сначала переходят самки, а затем самцы. По-видимому, это вполне закономерно, т. к. предстоящие отелы надолго задержат зубриц на пути к местам летовок. Верхней границы леса в мае первыми достигают самцы. Они направляются в угодья на юго-западном склоне хребта Бамбак, менее заснеженном и оставленном ими поздней осенью (в последнюю очередь). Весенние перемещения в бассейне р. Шиша связаны с переходом зубров от зимнего питания к летнему, а также с поиском кормных стаций. Как и осенне-зимние, они носят кочевой характер. Отмеченные выше закономерности миграционной активности, в известной мере присущи и зубрам двух пространственных группировок, расположенных соответственно на берегах рек Уруштен и М. Лаба.

Между реками Аспидная и Челепсы летом обитают около 15—20 животных, зимой их численность сокращается вдвое. Данный район более труднодоступен для зубров, чем предыдущий. Сюда ведут три миграционных пути. Их количество ограничивают малочисленные удобные броды через р. Уруштен и пастбища сельскохозяйственных животных у северной границы района. Иногда отдельные зубры пересекают их до выгона скота, либо

после его угона. Отмечены также редкие переходы самцов в период яра по реке Челепсы на западные склоны хребта Бамбак. Остальные пути кочевков приурочены к пологим лесным долинам ручьев и сухих балок (рис. 37). Зимние пастбища этого района в основном расположены на выгравных и выдувных склонах субальпийской зоны. Поэтому здесь вслед за установлением снежного покрова часть зимующих животных откочевывает в субальпийский пояс гор. Даже в многоснежные годы не отмечалось стремительного ухода животных с восточных склонов горы Джуга и хребта Бамбак. Мигрирующие зубры не спеша преодолевают десятки километров до зимних местообитаний на Орлином хребте за одну-две недели. Их пути проходят под пологом пихтарников, где критический уровень снега обычно устанавливается на месяц позже, чем в других стациях. Откочевку облегчает наличие в нижнем поясе восточного склона горы Джуга участков зимних пастбищ, представленных осинниками и ожиновыми буко-пихтарниками.



Рис. 37. Схема маршрутов сезонных перемещений зубров: а — миграции, б — кочевки, в — локальные перемещения, г — редкие заходы отдельных животных.

Наиболее выраженный кочевой характер имеют сезонные перемещения зубров Уруштенской группировки, обитающих в бассейнах рек Местык и Алоус. Летом здесь сосредоточено до 25% всего заповедного поголовья зубров. Они поднимаются на г. Алоус, где в период яра образуют несколько крупных скоплений. В сентябре-октябре животные начинают откочевку из летних мест обитания на восток в долину р. Ачипста и на север — в Мастаканскую долину. Протяженность каждого миграционного маршрута примерно равна 20 км. На север движутся большие группы зубров, выпасающиеся летом в верховьях рек Алоус и Местык. К январю-февралю они достигают устья последних. В ожинниках и на прогреваемых солнцем полянах Орлиного и Мастаканского хребтов животные проводят зиму. Условия снежности на данных хребтах нередко вынуждают большую часть зубров к перекочевкам. Главная причина их ухода из КГЗ за реку Уруштен — малочисленность зимних пастбищ в заповеднике. Это обстоятельство

побуждает животных не только полнее использовать ресурсы осенне-зимних стаций, неторопливо перемещаясь и подолгу задерживаясь в наиболее кормных и доступных угодьях, но и постепенно спускаться в устья рек. В особо снежные годы наблюдались массовые переходы всех зубров на левый берег Уруштена в Мертвую Балку. Аборигенным зубрам, не имевшим доступа к Малой Лабе (Филатов, 1912) из-за ведущихся там лесоразработок, такой путь был хорошо знаком.

Иногда часть зубров (до 20 особей) с г. Алоус осенью спускается по реке Ачипста в Умпырскую долину. Как и на Мастакане, эти кочевки связаны с сезонной сменой стаций и совершаются по определенным маршрутам со скоростью 0,3—1 км/сутки. К середине января зубры обычно достигают пояса широколиственных лесов на хр. Большие Балканы. На этом их зимние перемещения часто заканчиваются. Если во второй половине зимы не повысится высота снега, то в марте-апреле зубры уже откочевывают на выгрева Алоусского перешейка и на склоны горы Ахцархва.

Весенне-летние перемещения зубров данной территориальной группировки также представляют собой типичные кочевки. Хотя обратный путь вверх занимает примерно в два раза меньше времени, чем осенний переход, направленное движение миграционного потока не является обязательным. Изредка можно видеть встречное движение кочующих зубров по параллельным путям. Так, весной 1974 г. наблюдались переходы животных, зимовавших на правом берегу ручья Веселый, как вверх (на южные склоны горы Ахцархва), так и вниз (на освобождающиеся от снега пастбища). В апреле 1977 г., наряду с перекочевкой зубров с западного склона Орлиного хребта на Нижние Алоусские поляны, отмечены переходы взрослых самцов из верховья р. Местык вниз к Орлиному хребту. Это обусловлено различием фенологии растительности в угодьях, отличающихся микроклиматическими условиями (Александров, 1958).

Умпырская пространственная группировка, объединяющая около 20% популяции зубров, с севера, востока и юга окружена труднопроходимыми хребтами и обширными выпасами домашних животных. Поэтому возможности для широких сезонных перемещений животных из данного района ограничены. Сокращение площади доступных пастбищ в ноябре-декабре вынуждает основную массу животных перемещаться в зимние стации. Из них зубры отдают наибольшее предпочтение злаковым осинникам, а также разнотравно-ожиновым и овсяницевым буко-пихтарникам, расположенным на высотах от 1000 до 1700 м н. у. м. Животные, вытесненные снегом из летних местообитаний, устремляются на малоснежные возвышенности, в нижние пояса леса и прирусловую часть речных долин. Поскольку сезонные пастбища Восточного отдела Кавказского заповедника мало удалены друг от друга и обычно разнятся лишь высотным расположением, миграции зубров в основном сводятся к вертикальным перемещениям, ограниченным несколькими сотнями метров. Наряду с уходом вниз, некоторые зубры после становления устойчивого снегового покрова поднимаются к верхней границе леса, где используют для пастбы прогалины на субальпийских склонах юго-западной экспозиции. В отдельные солнечные дни второй половины зимы численность животных на выгревах хребта Магишо приближалась к 100 особям.

Некоторые группы зубров данного района иногда совершают довольно протяженные кочевки. К ним относятся животные, выпасавшиеся летом у верхних притоков реки Закан. На зиму они оставляют многоснежное высокогорье и спускаются к р. Малая Лаба. Этот 15-километровый путь занимает 1—2 месяца и проходит по рекам Юха и Цахвоа. Однако более регулярны обратные переходы зубров из долины М. Лабы на Цахвоа. Такие перекочевки, наблюдающиеся до выпадения снега, носят характер сезонных перемещений зубров в осенние стации. Выше 46 км по р. Цахвоа животные обычно не поднимаются, поскольку этим районам присуще раннее залегание снега. Как правило, уже в январе зубры покидают богатые кормом, но многоснежные долины рек Юха и Цахвоа. Почти не прекращаются локальные перемещения зубров в течение зимы, связанные с динамикой снегового покрова. Животные ведут кочевой образ жизни вплоть до появления свежей зелени. Весной зубры концентрируются близ снежной линии, постепенно поднимаясь вслед за ней по направлению к летним пастбищам.

Таким образом, сезонные кочевки зубров в Кавказском заповеднике и вблизи его границ невелики по размаху. Дальность переходов колеблется от 30—40 км у животных Северного отдела КГЗ, до нескольких сот метров в других районах. В многоснежные зимы зубры довольно дружно оставляют летние пастбища. При этом массовость и дальность переходов не одинакова в различных частях ареала и снижается с севера на восток.

В среднем, многоснежные зимы на Северо-Западном Кавказе случаются раз в 8—10 лет, поэтому нет необходимости возводить в правило ни массовость миграций в суровые годы, ни быстроту и дальность переходов животных по традиционным маршрутам. Обычно зубры ведут кочевой образ жизни, как при осенне-зимних так и при весенних перемещениях. Подтверждением этому служит длительность периода откочевки и отсутствие у движущихся животных единого направления. Подчас наблюдаются даже встречные потоки мигрантов на параллельных маршрутах. Сравнительно хорошо выраженная направленность миграций в многоснежные годы наблюдается только у зубров Кишинской группировки, составляющей около трети популяции. Для них можно выделить примерные границы сезонных пастбищ и магистральные миграционные пути. В трех остальных территориальных группировках традиционные маршруты животных единичны и не превышают нескольких километров, а площади летних и зимних местобитаний перекрываются. Животные здесь часто остаются зимовать на тех же участках, где провели лето, компенсируя сокращение пастбищ рассредоточением и переходом на малопитательные корма.

Высокий уровень адаптации зубров к неблагоприятным условиям, а также наличие в местах обитания близко расположенных участков с различным уровнем снежности, кормности, ремизности и т. д. создает возможность кочевого образа жизни. По дальности и длительности сезонные переходы зубров в бассейнах рек Киша и Уруштен намного превышают таковые в Умпырском районе. Поэтому первые могут быть отнесены к кочевкам, а вторые — к локальным перемещениям.

Специальных исследований, посвященных миграциям в других популяциях зубров Кавказа не проводилось. Имеющиеся данные ограничиваются лишь краткими указаниями на низкую миграционную активность и перечислением эпизодов выхода отдельных животных, обычно самцов-одиночек, далеко за пределы основного ареала популяции (Казьмин, 1992; Казьмин, Смирнов, 1992; Бобырь, 1999; Павлов, 1999; см. выше).

Биоценотическое положение

Место и роль горных зубров в биоценозах, в первую очередь, определяется особенностями использования ими ресурсов среды обитания. По характеру потребления первичной продукции, ассимиляции энергии, и участию в биологическом круговороте, они являются классическими консументами первого порядка — лесными фитофагами. Детальные исследования показали, что зубры Кавказа поедают растения, относящиеся ко всем основным систематическим группам, жизненным формам и экологическим типам высших растений Западного Кавказа, а также ряд форм низших растений, включая более 325 видов, что составляет более 10% растений, отмеченных в Кавказском заповеднике (Альпер, 1945; Крайнова, 1951; Чернявская, 1953; Заблоцкая, 1957; Александров, 1958; Калугин, 1958, 1968а, 1968б; Александров, Голгофская, 1965; Голгофская, 1970а, 1070б, 1989; Литвинова, 1980; Вейнберг, 1986; Немцев, Козырев, 1987; Дыренков и др., 1990; Казьмин, 1992; Казьмин, Смирнов, 1992; Казьмин и др., 1992; см. Приложение 2). Низкая избирательность определяет относительную независимость зубров от отдельных видов растений и делает его важным биотическим элементом, воздействующим на многих членов растительных сообществ.

Питание кавказского подвида *Bison bonasus caucasicus*

Исследователи кавказского зубра указывали около 40 видов употребляемых им растений. Излюбленными видами считаются ильм и рябина (Динник, 1910). Охотно поедались также ивы, осина, ольха и граб. Реже потреблялись клен, ясень, явор, пихта (Динник, 1897, 1910; Филатов, 1910, 1912; Pfizenmayer, 1929; Башкиров, 1939). Поедание коры тиса ягодного отмечено Башкировым (1939) по опросным данным. Отсутствие указаний на его употребление у более ранних исследователей объясняется редкостью этого дерева в пределах Кубанской охоты (Кавказского заповедника).

Объедались и лишайники, большими серыми прядями растущие на ветвях, а также на поваленных деревьях, «мельга»-омела, весьма обычный на Западном Кавказе паразит деревьев.

Интересен свойственный зубрам способ объедания коры. Обычно зубр, не поднимая головы, начинал сгрызать кору на уровне морды. Захватив отделенный от ствола конец, он, пережевывая, отходил, отчего вверх сдвигалась лента коры, окончательно отрывавшаяся от ствола, когда зубр, повернувшись, удалялся на несколько шагов. С



**В жару зубры держатся вблизи водоемов, на берегу небольших субальпийских озер.
Хребет Бамбак, июль 1977 г. Фото А.С. Немцева.**



Новорожденный зубренок. Устье реки Шиша, 17.05.1992 г. Фото А.С. Немцева.



Взрослая самка. Урочище Умпьрь, март 1976 г. Фото А.С. Немцева.



**Зубрица на периферии маточной компании. Устье р. Цахвоа, апрель 1981 г.
Фото А.С. Немцева.**



Зубры на отдыхе. Хребет Пшекиш, июнь 1978 г. Фото А.С. Немцева.



Этап сбора в группу при тревоге. Урочище Умпьрь, апрель 1977 г. Фото А.С. Немцева.



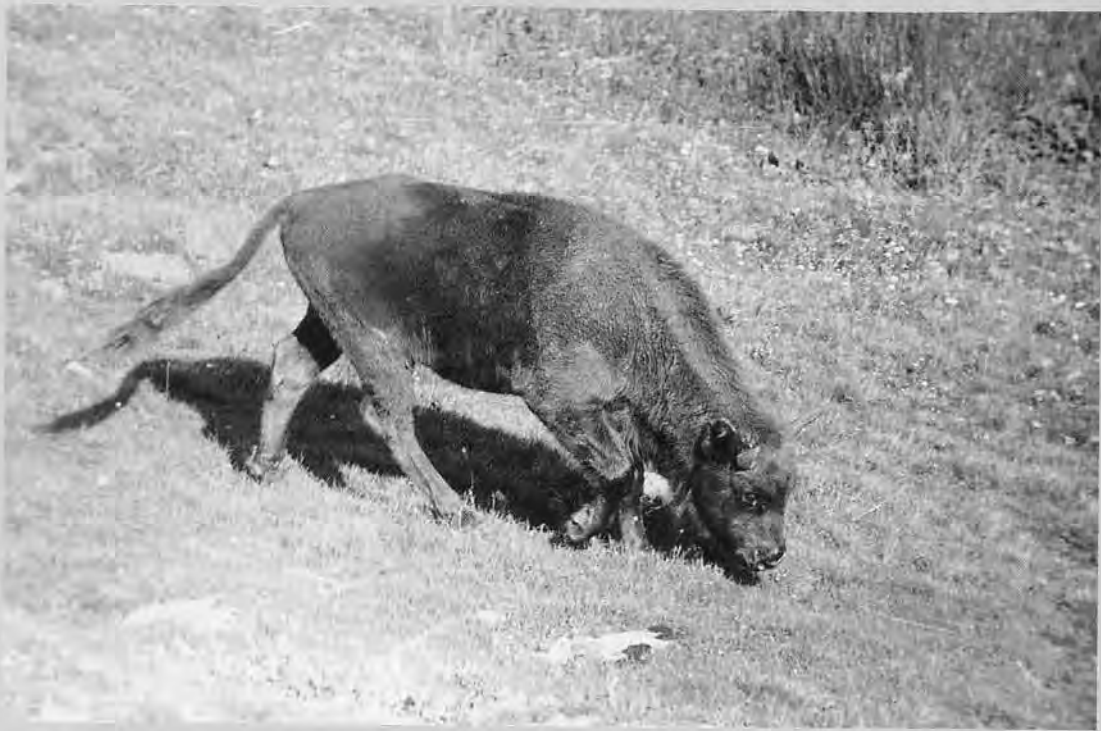
Самка с двухлетним теленком. Урочище Колыма, июль 1980 г. Фото А.С. Немцева.



Молодые самцы на склоне хребта Киноэкспедиции, июнь 1982 г. Фото А.С. Немцева.



Распределение особей в маточной компании в период дневного отдыха. Луганский перевал, июль 1987 г. Фото А.С. Немцева.



Молодая зубрица подходит к солонцу. Поляна Тягень, июнь 1982 г. Фото А.С. Немцева.



Пасущаяся зубрица. Поляна Тягения, июнь 1982 г. Фото А.С. Немцева.



Зубры в весеннем лесу. Урочище Умпырь, апрель 1980 г. Фото А.С. Немцева.



Стадо зубров на отдыхе. Кишинский зубропарк, 1955 г. Фото В.Н. Александрова.



Зубры на поляне Умпырского зубропарка, 1961 г. Фото А.Г. Сергеева.



Зубренок. Урочище Умпырь, июнь 1982 г. Фото А.С. Немцева.



Зубры в период весенней линьки. Поляна Широкая, май 1989 г. Фото А.С. Немцева.



**Бык-одиноц на летнем пастбище. Кавказский заповедник, г. Алоус, июль 1997 г.
Фото С. Трепета.**



Озеро Алоус. Каталки зубров и место водопада в разгар лета. Фото С. Трепета.



Зубрица с новорожденным зубренком, г. Алоус, май 2002 г. Фото С. Трепета.



**Бассейн реки Шиша — сюда впервые были выпущены горные зубры из Кишиневского зубропарка.
Фото С. Трепета.**



Пасущееся смешанное стадо (маточная компания + взрослый самец) ранней весной на субальпийской поляне. Хребет Пшекиш, май 1996 г. Фото С. Трепета.



Долина реки Китайка — здесь дольше всего держались аборигенные зубры, а сейчас на лето сюда поднимаются горные. Фото С. Трепета.



Брачное скопление зубров. Гора Хаджибей, август 2000 г. Фото С. Трепета.



Козлиная поляна (на заднем плане г. Тыбга) — место летне-осеннего обитания зубров.
Фото С. Трепета.



Зимующая маточная компания в малоснежную зиму 1998/1999 гг.
Хребет Порт-Артур, март 1999 г. Фото С. Трепета.



Алоусский перевал — здесь проходит миграционный путь зубров в Умпырскую котловину.
Фото С. Трепета.



Дневная пастьба маточной компании. Хребет Пшекиш, май 1995 г. Фото С. Третьяка.



Урочище Мертвая балка — местообитание горных зубров за пределами Кавказского заповедника. Псебайский заказник. Фото С. Третьяка.



Взрослый самец, прокатившийся по «каталке», встает, чтобы повторить процедуру.
г. Алоус, июль 1997 г. Фото С. Трепета.



Долина реки Безымянная (Абаго). Субальпийское высокотравье. Фото С. Трепета.



Зубр в пихтовом лесу на Джугском хребте. Июнь 2001 г. Фото С. Третьяка.



Долина реки М. Лаба — район обитания Умпырской группировки. Фото С. Третьяка.

такой длинной лентой во рту зубр бродил близ облюбованного дерева, постепенно пережевывая кору. За первой лентой отделялась следующая.

Помимо древесного корма, зубр находил зеленые растения под снегом. К последним относились главным образом ожина и падуб. Ожину (*Rubus caesius*), длинные стебли которой вытянуты по разным направлениям, зубрам не трудно было отыскивать. Ожина активно поедается не только зимой, но и летом; другой же упомянутый кустарник — падуб (*Ilex L.*) употреблялся в пищу обычно только зимой. Над снегом видна и «зеленуха» (виды овсяниц — *Festuca*), также поедавшаяся зубром. При небольшом снеге зубры были достаточно обеспечены кормом в течение всей зимы. Мелкий снег раскапывался мордой и копытами, так что получалась луночка, со дна которой на земле зубр выбирал корм.

Управление Кубанской охотой заготавливало сено в ряде пунктов, где предполагалась зимняя концентрация животных (Умпыр, Мастакан, Киша, Сенная поляна и др.). Использование для подкормки сена было связано с представлением о том, что зубр является типичным травоядным животным и использует древесный корм лишь в условиях зимней бескормицы (Wroblewski, 1927). Однако еще Радле (1899) и Динник (1910) утверждали категорически, что зубры не трогали сена даже в трудные зимы. Аналогично ведут себя и современные горные зубры. В Беловежской пуще, где подкормка осуществляется постоянно, зубры поедали сено и поедают в настоящее время, но с большим выбором, отыскивая главным образом клевер и много разбрасывая вокруг места кормежки (Кулагин, 1918, 1919).

Весной питание кавказских зубров значительно менялось. В ранне-весенний период, когда травянистая растительность еще редка и незначительна, кора, побеги и лишайники составляли все еще основу питания. Кора поедается особенно охотно и в большом количестве именно в это время при сокодвижении у деревьев. Ютнер (Pflizenmayer, 1929) отмечал особое предпочтение, оказываемое весной коре диких фруктовых деревьев (груша, яблоня, может быть, и др.), Филатов (1912) отмечал преимущественное объедание коры на месте старых ран.

Редкие злаки, рано цветущий белокопытник (*Petasites* sp.) и молодые листья папоротников являются вначале лишь небольшой примесью к зимним кормам и только с мая начинают играть более заметную роль в питании. С конца мая-начала июня зубры уже реже прибегали к коре и побегам. Вместе с тем, по мере схода снега зубры продвигались выше в горы, стремясь использовать разнообразие пищевых ресурсов субальпийских лугов. Филатов (1912) приводил следующий список кормов весенне-летнего периода: щавель (*Rumex*), окопник (*Symphythum*), калужница (*Caltha palustris*), белокопытник (*Petasites*), крестовник (*Cacalia*), герань (*Geranium*), костер (*Bromus*), овсяница (*Festuca*), канареечник (*Phalaris*), недотрога (*Impatiens*), страусово перо (*Onoclea struthiopteris* Hoffm.) и другие виды папоротников. Кроме того, Филатов отмечает обилие на местах жировок зубров лисохвостника (*Alopecurus*) и пахучего колоска или «зубровки» (*Anthoxanthum*), поедания которых, однако, ему не удалось установить. Как уже указывалось выше, ожина (*Rubus*) шла в пищу не только зимой, но и в теплое время года. Кора деревьев в теплое время года являлась только «приправой» и сгрызалась в незначительном количестве. Исследователи отмечали, что количество видов растений, употреблявшихся в пищу зубрами, было несомненно гораздо значительнее, и лишь отсутствие соответствующих наблюдений не позволяло дать более полного списка (Башкиров, 1939).

Обращает на себя внимание большое сходство кавказского и беловежского зубров как по пищевому режиму, так и по набору предпочитаемых растений. Различия определялись главным образом не «разными вкусами» животных разных подвидов, а различиями флор Беловежской пущи и Кубанской охоты. Кулагин подчеркивал значение древесного корма, допуская, что «находящиеся в коре деревьев различные экстрактивные вещества и следы дубильных кислот служат, вероятно, средством против существующего иногда у зубров поноса». В подтверждение «важности леса для питания зубров» он приводит два факта: «В годы, когда в пуще бывают случайные буреломы, зубры зимою часто по неделям не подходят к кормовым сараям, а держатся на буреломах. Затем в Свислочской даче, где имеется достаточно лесной пищи, зубры почти не едят разбрасываемых для них корнеплодов и только редко ели картофель. Раньше подобный факт имел место и в Бровском имении» (Кулагин, 1919, с. 23—24).

Питание современных зубров Кавказа

В начале разведения зубров в Кавказском заповеднике их держали в загоне 13,2 га. До установления снежного покрова они паслись на естественном пастбище, получая следующую подкормку в расчете на одну голову в сутки: 3—4 кг овса, 4 кг кормовой свеклы и до 50 г соли (Калугин, 1968б). С выпадением снега давали 12 кг сена. При подкормочно-выпасном содержании летний (с 1 мая по 1 ноября) дневной рацион включал 2 кг концентратов и 50 г соли, и зимний (с 1 ноября по 1 мая) — 12 кг сена, 4 кг концентратов, 4 кг корнеплодов (кормовая свекла, картофель, топинамбур) и 50 г соли. По мере освоения естественного питания подкормка сокращалась. Зубрам перестали давать корнеплоды в 1954 г., концентраты в 1957 г., грубые корма в 1961 (табл. 69).

Таблица 69

Расход грубых кормов на подкормку зубров с 1953 по 1961 гг. по Калугину (1968б)

Год	Число зубров на начало года	Потребление сена (ц)		Примечание
		общее	на одну голову	
1953	48	618	12.0	
1954	61	463	7.6	Многоснежная
1955	72	360	5.0	зима
1956	90	504	5.6	
1957	110	720	6.6	
1958	136	447	3.3	
1959	173	351	2.1	Малоснежная
1960	202	337	1.6	зима
1961	232	477	2.2	

Среднесуточное потребление древесных кормов было оценено Калугиным (1958, 1968а, 1968б) в 1953—1954 гг. у зубров, содержащихся в загонах (табл. 70). Из четырех скармливаемых лиственных пород предпочтение отдавалось тонким ветвям ильма с листьями и коре бересклета. Визуальные наблюдения за использованием разных пород деревьев на вольном выпасе показали, что в буково-пихтовых лесах зубры предпочитают пихту буку; в смешанных лесах с участием пихты, ивы, бука и осины они предпочитают иву и осину; в березово-осиновых насаждениях с примесью ивы и подлеском из бересклета предпочитают две последние породы. Вообще предпочтительность тех или иных видов деревьев и кустарников в основном определяется их сочетанием и разнообразием. При поедании коры деревьев и кустарников зубры стараются использовать упавшие или наклонившиеся деревья, в густых насаждениях лещины чаще объедают наружные побеги.

Таблица 70

Потребление зубрами древесного корма по Калугину (1968 б)

Порода (число закладок)	Часть дерева	Время наблюдений (дни)					
			1	2	3	4	5
Осина (3)	концы ветвей с листьями	май 1953 (5)	2	66.6	42.6	24.0	2.4
Осина (3)	кора	апрель 1953 (5)	2	9.4	3.4	6.0	0.9
Ива (2)	концы ветвей с листьями	июнь 1953 (2)	3	39.7	26.5	13.2	2.2
Ива (2)	кора	июнь 1953 (2)	3	8.7	2.1	6.6	1.1
Бересклет (3)	концы ветвей с листьями	апрель 1954 (3)	1	19.6	12.5	7.01	2.7
Бересклет (3)	кора	апрель 1954 (3)	1	9.0	4.8	4.2	1.4
Пихта (2)	кора	май 1954 (2)	4	11.8	7.8	4.0	0.5
Ильм (4)	листья с ветками	май 1954 (4)	6	57.6	38.4	19.2	3.2
Ильм (4)	кора	май 1954 (4)	6	36.9	12.8	24.1	1.0

1) Число зубров; (2) вес до поедания, кг; (3) вес остатка, кг; (4) съедено всего, кг; (5) съедено в пересчете на взрослого зубра в сутки, кг.

Количественная оценка веса травянистого корма, съедаемого зубрами на пастбище, была получена Калугиным (1958, 1968б) методом укосных площадей (Попов, 1951). Большая подвижность зубров и выборочное использование ими травянистой растительности позволило получить лишь приблизительные оценки (табл. 71). На величину потребляемой зубром пищи влияет температура внешней среды, темперамент животного, его возраст, физиологическое состояние и, конечно, доступность и качество корма. Среднее потребление зеленого корма взрослым зубром составляет 36,2 кг (от 30 до 45 кг) в сутки, что на 10—15 кг меньше суточного потребления крупного рогатого скота, однако, помимо травянистой растительности, зубры используют также 1—3 кг древесных кормов (Калугин, 1966).

Таблица 71

Количество травянистого корма, съедаемого зубрами на пастбище по Калугину (1968б)

Преобладающая растительная ассоциация	Сроки пастыбы	1	2	3	4	5	6	7	8
Разнотравно-вейниковая	20—30 мая	3*	2.0	20	60.7	39.7	21.0	34.5	35
Разнотравно-пырейно-мятликовая	20—25 мая	2*	2.0	16	46.7	30.4	16.3	34.9	34
Разнотравно-полевицевая	24—30 мая	1	1.5	16	30.3	19.4	10.9	35.9	34
Райграсово-разнотравная	18—23 июня	3	3.0	23	480.0	457.3	22.7	4.7	33
Подбеловая и разнотравно-осоковая	10—20 июля	4	2.0	25	401.0	380.5	22.5	5.6	30
Разнотравно-вейниковая и др.	16—16 июля	4	4.0	20	672.0	634.0	38.0	5.6	33
Разнотравно-вейниковая	10—15 июля	4	2.5	21	156.0	139.0	17.0	10.9	41
Разнотравно-ежовая	9—20 июля	5	2.0	21	404.0	390.6	13.4	3.3	32
Разнотравно-вейниковая	1—16 августа	5*	2.5	4	450.0	423.0	27.0	6.0	45
Разнотравно-ежовая и подбеловая	15—29 сентября	4	2.2	24	1034.8	977.2	57.6	5.5	40

* Выпас в загоне.

(1) число наблюдений; (2) площадь выпаса, га; (3) число зубров; (4) вес травы до стравливания, ц; (5) вес травы после стравливания, ц; (6) вес съеденной травы, ц; (7) стравливание, %; (8) съедено в сутки в расчете на одну голову, кг.

Домашняя корова затрачивает на пастыбу около 8 час. в сутки (Герчиков, 1947), остальное время бодрствования она занята пережевыванием огромной массы жвачки. В отличие от крупного рогатого скота зубры, как и другие дикие жвачные, не имеют постоянного ритма движения челюстей. Нам приходилось наблюдать у них частоту жевательных движений от 42 до 60 в минуту, а также различную скорость и продолжительность пастыбы — от 40 мин. (самец в период яра) до 9 часов (самка с теленком зимой). Летом интенсивность кормовой деятельности зубров почти в два раза ниже, чем весной и зимой, в среднем они пасутся около 5 часов. За это время животное может преодолеть расстояние от сотни метров до 3—4 км.

У современных зубров Кавказа места пастыбы и подвижность стад изменяются по сезонам. Зимой основными кормовыми растениями служат зеленые подснежные растения: ожина и овсяница, особенно первая. Как правило, они составляют большую часть содержимого желудков зубров, убитых зимой. Высохшая трава (ветошь), концы ветвей, кора деревьев и кустарников занимают второе место. И лишь в небольшом количестве и только в начале зимы зубры поедают высохшие листья и сохранившиеся с осени желуди. Следует отметить, что желуди зубры любят, но дуба в местах их современного обитания мало и он редко обильно плодоносит. Зубры охотно используют древесный лишайник на лесосеках, который подбирают как с упавших деревьев, так и с земли, куда его сбрасывает ветром с деревьев.

У ожины они поедают листья и концы стеблей. Концевые части ветвей диаметром до 1,5—2 см главным образом лиственных пород и изредка хвойных (пихты и тиса) зубры объедают зимой. В этот период отдают предпочтение осине, иве, лещине и ильму. С меньшей охотой поедают концы ветвей дуба, граба и кору ольхи, груши, алычи и черешни. Характерно, что орешки бука зубр, в противоположность оленю, не ест.

Питание зубров весной можно разделить на два периода. В ранневесенний (март и первая половина апреля), когда только появляются зеленые растения, зубры поедают

первые весенние травы: вейник, ежу, пырей, мятлик, пролеску, типчак, начинающий обычно отрастать на южных склонах, подмаренник, воронец, ясколку и др. В наибольшем количестве поедают черемшу, занимающую значительные площади лесных полян и редколесья. Еще широко используются основные зимние корма: ежевику и овсяницу, в меньшей степени ветошь, которая к этому времени становится малопитательной. Охотно поедаются концы ветвей с развивающимися почками и особенно кора лиственных деревьев и пихты, у которых начинается сокодвижение. Кора таких деревьев, как ильм, граб, ива и бук, легко отделяется лентами. Предпочитаемость различных видов древесно-кустарниковых пород близка к зимней.

В поздневесенний период (вторая половина апреля и май) зубры поедают те травы, вегетация которых наиболее продвинута, в частности, листья злаков, осоки, щавеля и иногда также ядовитых для крупного рогатого скота воронца и чемерицы. Бобовые и разнотравье, активная вегетация которых начинается позже, составляют небольшую часть пищи (клевер, козлятник и сочевичник). С мая в питании зубров увеличивается доля листьев деревьев и тонких ветвей с почками.

Летом, когда зубры находятся на хороших субальпийских пастбищах у верхней границы леса, возрастает значение травянистых кормов по сравнению с древесно-кустарниковыми. Местом пастбы становятся в основном открытые пространства лугов и полоса верхнего предела леса с полянами среди редколесья. В лесу зубры проводят меньшую часть времени и кормятся преимущественно травянистой растительностью полян и открытых пространств. Основным кормом служат крупные травы: разнотравье, злаки и бобовые, а также листья деревьев и кустарников. Из высокотравья зубры поедают: борщевик, лигустикум крылатый, ежу сборную, райграс французский высокий, мятлики и вейники, козлятник восточный и чину луговую. Следует отметить, что при пастбе по высокотравью зубры не используют все растение целиком, как весной, а выбирают более питательные части.

При выходе в верхнюю часть субальпийского и в альпийский пояса гор, на высоте примерно 2300—2400 м н. у. м., зубры также используют низкотравную растительность: овсяницы, шучки, тимофеевку альпийскую и др. Однако по низкой траве в высокогорье зубры долго не пасутся. Обычно стадо спустя некоторое время спускается ниже или держится по впадинам и балкам, где травостой выше и представлен более сочными растениями. Древесно-кустарниковые породы поедаются летом в меньшей степени, чем весной, и относятся к второстепенным кормам. Чаще других поедаются побеги и листья смородины, шиповника, кора ивы козьей, рябины и ильма. Листья малины, ветви и листья рябины, а также побеги явора поедаются реже. Летом по обилию и питательности поедаемых кормов зубры находятся в лучших условиях, чем в другое время года.

Начало осени характеризуется постепенным огрубением и частичным полеганием трав. На субальпийских пастбищах этот процесс несколько запаздывает, сдвигаясь на сентябрь. Зубры продолжают поедать вплоть до ноября козлятник, борщевик и головчатку, а под защитой леса и на северных склонах — окопник, бутень, таволгу, подбел и др. Кроме крупных трав, зубры начинают пастись по мелкотравью, сохранившему сочную зелень, поедая буквицы, подорожники, герань. Поедают отаву отрастающих после сжатия трав с бывших сенокосных полян за границами заповедника.

В отдельных районах, где имеются одичавшие фруктовые насаждения, немаловажное значение для зубров имеют плоды. В порядке предпочтительности зубры поедают: груши, яблоки, алычу и пр.; плоды шиповника объедают вместе с листьями. Так как площади фруктарников невелики и при сборе опавших плодов зубры имеют конкурентов (олений, кабанов и медведей), роль фруктов в общем питании невелика, она более значительна лишь в районах, где в прошлом были крупные черкесские аулы (долина Умпыра, урочище Сохи). В годы хороших урожаев желудей зубры охотно кормятся ими, но их значение в осеннем питании также небольшое.

По мере засыхания травы зубры чаще поедают поросль древесных пород, листья, концы ветвей, кору. С октября и ноября звери постепенно переходят на питание зимними кормами, особенно ожиной и овсяницей. Чем раньше наступают сильные заморозки, улучшающие кормовые качества этих растений (они становятся более мягкими и, возможно, несколько изменяется их химический состав), тем скорее зубры переходят на питание зимними кормами. Обычно осень на Северо-Западном Кавказе почти бесснежная, что обеспечивает обилие доступных кормов.

В зависимости от местных кормовых условий отдельных районов обитания зубров сроки сезонной смены кормов, предпочитаемость различных видов растений и их значение также изменяются.

Использование растительных ресурсов вольноживущими зубрами было детально изучено на примере кавказско-беловежских зубров, обитающих в Цейском заказнике на Центральном Кавказе (Литвинова, 1980; Вейнберг, 1986; Казьмин, Смирнов, 1991, 1992; Арбузов, Казьмин, 1992; Казьмин, 1992; Казьмин и др., 1992). Здесь было зарегистрировано поедание зубрами 50 видов растений, относящихся к 18 семействам (Приложение 2).

В основных растительных сообществах на местах пастбы зубров на Пастбищном хребте (Цейский заказник, междуречье Фиагдона и Ардона) было оценено количество и масса различных растений и потребление их зубрами в летнее время. Избирательность питания была оценена с помощью индекса избирательности, отражающего соотношение между использованием растительного компонента в питании и его представленностью в фитоценозе (табл. 72, 73).

Таблица 72

Поедаемость зубрами побегов растений в различных ассоциациях Цейского заказника (Северная Осетия) в июле-августе (% от общего числа экземпляров) по Казьмину и др. (1992)

Группа	Учено растений в ассоциациях					Использовано в корм					Коэффициент избирательности				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Бобовые	4.5	6.1	1.5	8.4	5.5	6.8	15.3	10.8	14.8	11.8	1.5	2.5	7.2	1.8	2.1
Зонтичные	3.2	11.3	6.9	3.3	6.0	0.8	3.4	9.6	2.3	3.4	0.3	0.3	1.4	0.7	0.6
Сложноцветные	4.2	—	0.9	2.5	1.8	0.8	—	2.1	5.7	2.3	0.2	—	2.3	2.3	1.3
Мятликовые	37.8	28.3	53.1	30.1	36.3	14.4	22.1	14.6	3.6	13.0	0.4	0.8	0.3	0.1	0.4
Губоцветные	3.2	5.5	0.9	3.9	3.4	5.1	5.1	2.1	7.3	5.2	1.6	0.9	2.3	1.9	1.5
Розоцветные	12.0	28.1	22.4	35.3	26.5	8.8	31.3	31.2	52.1	30.6	0.7	1.1	1.4	1.5	1.2
Многоножковые	33.4	—	1.6	—	6.0	62.8	—	8.3	—	20.4	1.9	—	5.2	—	3.4
Разнотравье	1.7	20.7	12.7	16.5	14.5	0.5	22.8	21.3	14.2	13.3	0.3	1.1	1.7	0.9	0.9
Число экз. растений на 1 м ²	539	772	766	1138	804	158	118	96	153	131					

Примечание: Растительные ассоциации: (1) папоротниковая; (2) злаково-разнотравная; (3) злаковая; (4) разнотравная; (5) среднее.

Таблица 73

Поедаемость зубрами травянистых растений в различных ассоциациях Цейского заказника (Северная Осетия) в июле-августе (% от общей сухой массы) по Казьмину и др. (1992)

Группа	Надземная фитомасса					Съеденная масса					Коэффициент избирательности				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Бобовые	8.6	6.9	2.0	14.6	7.9	15.3	34.0	9.5	32.9	16.3	1.8	4.9	4.7	2.3	2.1
Зонтичные	1.3	6.3	2.0	4.5	2.6	2.1	0.5	2.4	1.2	2.0	1.6	0.1	1.2	0.3	0.8
Сложноцветные	5.4	—	2.2	5.6	4.0	2.5	—	2.4	9.0	2.6	0.5	—	1.1	1.6	0.7
Мятликовые	12.0	27.7	49.0	36.9	23.9	3.5	23.6	5.9	3.0	4.9	0.3	0.8	0.1	0.1	0.2
Губоцветные	1.4	9.3	1.2	7.1	3.2	15.7	2.6	4.8	9.0	13.1	11.2	0.3	4.0	1.3	4.1
Розоцветные	6.8	25.2	27.8	16.0	14.4	9.7	23.6	48.8	26.9	16.0	1.4	0.9	1.8	1.7	1.1
Многоножковые	55.6	—	3.3	—	31.3	49.9	—	9.5	—	39.1	9.0	—	2.9	—	1.2
Разнотравье	8.9	24.6	12.5	15.3	12.7	1.3	15.7	16.7	18.0	6.0	0.1	0.6	1.3	1.2	0.5
Фитомасса, кг/га	4944	1332	1600	1072	2237	2068	152.8	336	133.6	672.6					

Примечание. Растительные ассоциации: (1) папоротниковая; (2) злаково-разнотравная; (3) злаковая; (4) разнотравная; (5) среднее.

В местах пастбы доля используемых в пищу экземпляров растений колеблется от 12,5% (злаковая ассоциация) до 29,3% (папоротниковая ассоциация), в среднем — 16,3% (Казьмин, 1992). По степени использования поедаемые растения можно разделить на три группы: безусловно поедаемые, малоупотребляемые и растения, поедаемость которых может меняться в зависимости от состава и обилия видов в растительных сообществах.

Величина поедаемой зубрами фитомассы колеблется от 134 кг/га на разнотравье до 2068 кг/га в папоротниковой ассоциации (табл. 73). При этом наименьший относительный уровень выедания наблюдается в злаково-разнотравной (11,5%), наибольший в папоротниковой (42%). По количеству поедаемой фитомассы индекс выделенных ассоциаций для бобовых, розоцветных и губоцветных постоянно высок для всех выделенных ассоциаций. К растениям, фитомасса которых незначительна в пище, можно отнести мятликовые, разнотравье и зонтичные. Многоножковые и сложноцветные представляют собой семейства, масса которых в пище зубров изменяется в зависимости от обилия других доминирующих видов.

В Цейском заказнике были исследованы также особенности зимнего питания зубров (Литвинова, 1980; Казьмин, 1992; Казьмин, Смирнов, 1992). По данным Н.К. Литвиновой (1980), зубры этой популяции поедают 21 вид деревьев и кустарников. Основными из них являются 10 древесно-кустарниковых растений, два вида зимнезеленой ежевики, два вида папоротников и один злак (Казьмин, Смирнов, 1992). Количественные оценки потребления кормов и предпочтение отдельных видов и частей растений были изучены на маршрутах, заложенных по основным местам обитания и путем тропления суточных ходов зубров (табл. 74, 75).

Таблица 74

Среднесуточные показатели жизнедеятельности кавказско-беловежских зубров Цейского заказника в зимний период по Казьмину и Смирнову (1992)

Показатель	Октябрь—январь			Февраль—апрель		
	$\bar{X} \pm S_x$	min	max	$\bar{X} \pm S_x$	min	max
Протяженность суточного хода, м	1908 ± 487	821	3517	1287 ± 302	713	1739
Число лежек	5 ± 0,9	3	8	6 ± 0,9	4	7
Число мочевых точек	8 ± 2,9	2	19	4 ± 1,2	2	6
Число дефекаций	10 ± 1,9	7	17	7 ± 0,7	6	8
Сухая масса кучки экскрементов, г	595 ± 31,4	313	1092	532 ± 34,0	197	850
Сухая масса экскрементов, кг/сут.	5,8 ± 0,58	4,6	7,3	3,7 ± 0,17	3,4	3,9
Сухая масса съедаемого корма, кг/сут.	11,6 ± 1,16	9,2	14,6	7,4 ± 0,34	6,8	7,8
Состав корма, %:						
побеги деревьев и кустарников	2	—	—	15	—	—
кора	39	—	—	79	—	—
полукустарники	21	—	—	1	—	—
травянистые растения	38	—	—	5	—	—

К предпочитаемым зимним кормам относится подрост граба, бузина и лещина. Менее всего страдает подрост липы и бука восточного. В отличие от типичных дендрофагов (лось, олень) зубр потребляет зимой большое количество побегов ежевики и травянистые растения. Зимнезеленые корма при небольшом снежном покрове зубр добывает, раздвигая снег мордой. При увеличении мощности снежного покрова он разрывает его и с помощью копыт. Многочисленные покопки снега (до нескольких десятков за сутки) бывают наиболее успешны в первой половине зимы. С ростом снежного покрова потребление ежевики и травянистых растений сокращается с 59 до 6% при одновременном росте потребления коры и побегов (табл. 74). Тем не менее доля побегов древесно-кустарниковых пород во второй половине зимы не превышает 15% общего количества корма. Доля коры в питании во второй половине зимы возрастает с 39 до 79%. В первой половине холодного периода года наибольшее потребление приходится на долю папоротников (38%), коры липы (36%) и ежевики (22%); во второй половине увеличивается потребление коры ильма (до 40%), а потребление коры липы практически не меняется и составляет 35,6% (табл. 75).

Соотношение различных видов растений (сухая масса, г) в питании кавказско-беловежских зубров из Цейского заказника в холодный период года по данным суточного тропления по Казьмину и Смирнову (1992)

Вид корма	Октябрь—ноябрь (n = 5)				Февраль—апрель (n = 3)			
	X	lim	s	доля, %	X	lim	s	доля, %
Овсяница	24.7	0—122.5	55	0.9				
Папоротник	1040.4	0—2136	981	37.7	171.3	0—405	210	5.7
Ежевика	591.5	0—1422	519	21.4	8.0	0—24	14	0.3
Ильм:								
побеги	0.7	0—3.5	2	0.1	109.0	7—264	137	3.6
кора	64.0	0—320	143	2.3	1191.3	40—1800	998	39.7
Липа:								
побеги	—	—	—	—	278.0	0—615	312	9.3
кора	993.7	0—2850	1146	36.0	1064.3	536—1809	664	35.5
Клен (кора)	2.2	0—11	5	0.1	—	—	—	—
Граб (побеги)	18.9	0—65	29	0.7	—	—	—	—
Бук (побеги)	19.4	0—83	36	0.7	9.3	0—28	16	0.3
Ольха (побеги)	—	—	—	—	21.7	0—52	27	0.7
Бузина:								
побеги	0.7	0—3.4	2	0.1	15.3	0—46	27	0.5
кора	—	—	—	—	119.0	0—302	161	4.0
Бересклет (побеги)	—	—	—	—	7.7	0—23	13	0.3
Лещина (побеги)	—	—	—	—	2.7	0—8	5	0.1
Всего	2756.2			100	2997.6			100

Учет экскрементов показал, что во второй половине зимы снижается суммарное потребление кормов с 11,6 до 7,4 кг в сутки (сухой вес), а также число дефекаций. В пересчете на сырую массу суточное потребление кормов в первой половине зимы составляет 22 кг, а во второй — 13,4 кг (Казьмин, Смирнов, 1992). Близкие величины суточного потребления кормов были получены М.В. Холодовой и И.П. Белоусовой (1989) для зубров, содержащихся в неволе (Приокско-Тerrasный заповедник).

Зубры отдают предпочтение сочной мезо- и отчасти гигрофильной травянистой растительности, а кроме того растениям, находящимся на ранних стадиях вегетации. Значительную часть их рациона составляют древесные корма, кора и ветви деревьев и кустарников (Кулагин, 1919; Заблоцкий, 1939; Заблочкая, 1957). М. В. Холодова и И. П. Белоусова (1989, 1993) показали, что у зубров клетчатка переваривается эффективнее, чем у бизонов; тогда как по усвоению сухого вещества, протеинов, жиров и безазотистых экстрактивных веществ, а также по потребности в пище и энергии эти виды очень близки. Таким образом, приспособленность зубров к питанию древесными кормами проявляется на физиолого-биохимическом уровне. Зимнее питание существенно отличается от летнего, в частности, значительным увеличением доли коры древесных пород с нескольких процентов до 80%.

Потребление воды и солонцевание

Благодаря тому, что горы Северо-Западного Кавказа изобилуют родниками, ручьями и реками, определенных мест для водопоя зубров не существует. Специальные поиски воды наблюдаются лишь в очень засушливые годы. Вместе с тем, зубры получают с пищей лишь часть необходимых минеральных веществ. В целом пастбища Северо-Западного Кавказа относятся к типу кислых, бедных солями и некоторыми другими минеральными веществами. Этот недостаток зубры восполняют на естественных и искусственных солонцах. Ими называются источники, содержащие сильно минерализованную воду, а также места, где животные выедают почву, видимо, находя в ней необходимые минеральные соединения.

В горах Западного Кавказа очень много солонцов, в воде которых имеются соединения железа, кальция, калия, натрия, магния и др. Вода этих источников для человека обычно кажется не имеющей никакого особого привкуса. Лишь некоторые серные источники обладают резким вкусом и запахом (так называемые «нарзаны»); иногда дает знать себя и железо, при большой концентрации. Но животные прекрасно различают солонцы и очень их ценят. Филатов писал (1910): «Звери эту разницу ценят настолько, что олени, например, приходят на солонец с другого берега, переходя реку с хорошей водой; серны со скал спускаются в пихтовую полосу для того только, чтобы побывать на солонцах». Несомненно, что солонцы были пунктами временной концентрации зубров и, вместе с участками зимовок, являлись местами наиболее удачной охоты на этих животных (Башкиров, 1939).

Насколько интенсивно посещались зубрами солонцы, видно из описания солонца по левому берегу р. Шиши, приводимого Динником (1897, с. 19): «Пространство сажен в 25 (около 50 м) в длину и ширину было страшно истоптано и покрыто такой массой зубровых экскрементов, как двор или баз, на котором несколько суток изо дня в день стояли и ночевали быки. Кроме того, к солонцу шли со всех сторон такие тропы, как будто бы по ним происходила настоящая езда». С организацией Кубанской охоты (1888 г.), соль специально закладывалась во многих местах, и зубры с жадностью лизали и выгрызали эти искусственные солонцы (Радде, 1899).

А.А. Насимович (1938) исследовал значение солонцов для удовлетворения потребностей организма копытных в разные биологические периоды. Он отмечал, что весенний период смены кормового режима совпадает с месяцами максимальной посещаемости солонцов. Большая биологическая нагрузка на самок в этот период (питание плода, отел, лактация) приводит к повышению потребности в минеральных кормах.

Вторым периодом тяги к солонцам для травоядных является конец лета и осень. Большая половая активность самцов, вместе с нарушением в пищевом режиме самок, имеющим место в период течки, приводит к повышению потребности в минеральных веществах. Интенсивное посещение солонцов весной и осенью для кавказского подвида зубра отмечено Филатовым (1912). Посещались солонцы и в другие сезоны, но менее интенсивно (Башкиров, 1939).

Во время загонного разведения зубров Северо-Западного Кавказа были получены количественные оценки потребления соли в разные сезоны (табл. 76). Ее среднесуточное потребление в расчете на одну голову колебалось от 15 до 53 г (Калугин, 1968б). Как и у зубров кавказского подвида, потребление соли возрастало с марта по начало июня. В июне расход соли уменьшался, а в августе вновь возрастал. В сентябре, октябре и ноябре потребление соли несколько снижалось, но оставалось достаточно высоким. Искусственная минеральная подкормка зубров в Кавказском заповеднике продолжалась и после того как все остальные формы подкормки были прекращены (глава 2). Кроме того, современные горные зубры, наряду с искусственными солонцами, освоили все естественные, некогда охотно посещавшиеся кавказскими зубрами.

Отношения с конкурентами

Кавказский заповедник и особенно прилегающие с севера территории превосходят все остальные районы разведения зубров в бывшем СССР по разнообразию, обилию и ценности кормов (Заблоцкая, 1957). Из общего количества кормовых растений, потребляемых копытными Северо-Западного Кавказа, в рацион зубра входит 90,8% видов, олень — 94,6%, косули — 91,3%, кабана — 48,7%; 5,1% видов травянистых растений употребляется только зубрами (Александров, 1958; Дуров, 1983; Дыренков и др., 1990).

На одном трофическом уровне с зубрами находятся разнообразные копытные Северо-Западного Кавказа, однако экологическая ниша зубров наиболее близка к таковой благородных оленей. Взаимоотношениями зубров с косулей можно пренебречь ввиду ее низкой численности, а туры и серны обитают в недоступных зубрам районах с альпинотипными формами рельефа.

Кавказские олени более травоядны, чем зубр (Александров, 1968), кроме того, они охотнее употребляют в пищу сено и побеги хвойного молодняка, что дает им существенное преимущество в переживании зимнего сезона. В частности, в Беловеж-

ской пуше отмечены периоды, когда поголовье оленей росло одновременно с депрессией численности зубров (Шостак, 1978). Несмотря на то, что списки растений, поедаемых зубрами и оленями, большей частью совпадают, количественные соотношения употребляемых видов и излюбленные корма существенно различаются. В питании оленя плоды орехоплодных деревьев имеют больший удельный вес, чем у зубра, а крупное сочное разнотравье для него, как и для косули, менее привлекательно. Зубр, в свою очередь, обгладывает кору большего числа видов и в большем количестве, чем олень; кроме того, кора играет заметную роль в рационе зубра не только в зимний и ранневесенний период, как у плотнорогих (Александров, Голгофская, 1965).

Таблица 76

Использование зубрами искусственных солонцов в 1953—1955 гг. по Калугину (19686)

Месяц	Съедено соли					
	1953		1954		1955	
	1	2	1	2	1	2
Январь	10.1	15.0	10.6	11	19.9	10.0
Февраль	11.0	17.0	12.2	16	20.0	18.0
Март	15.0	22.0	20.3	24	21.0	17.0
Апрель	26.1	38.0	29.8	36	23.0	20.0
Май	31.0	45.0	35.1	41	31.4	26.0
Июнь	29.5	44.0	34.5	42	29.0	25.0
Июль	20.7	30.0	22.6	27	23.2	20.0
Август	36.5	53.0	39.1	46	31.6	26.0
Сентябрь	31.0	45.0	32.3	39	30.2	25.0
Октябрь	28.5	41.0	29.1	34	26.9	22.0
Ноябрь	25.5	38.0	24.5	30	26.3	23.0
Декабрь	15.6	23.0	19.9	23	20.6	19.0
Итого	280.5	34.4	309.9	30.7	303.0	20.9

Примечание: (1) всего, кг; (2) в среднем в пересчете на взрослую особь, г.
В феврале и марте 1953 г. зубры находились на подкормке сеном поблизости от солонца.

Благодаря отмеченным различиям в питании, конкуренция зубра и оленя на Северо-Западном Кавказе практически отсутствует (Заблоцкая, 1957; Александров, 1968). Помимо разницы в трофических характеристиках, этому способствует несходство сезонного распределения копытных по высотным поясам. Так, в снежный период года зубры и олени предъявляют одинаковые требования к условиям обитания в отношении расчлененности рельефа, характера снежности, качества и доступности корма. Однако, благодаря откочевке большинства зубров в предгорья, осенне-зимние местообитания данных видов перекрываются лишь на 65%, и они тесно контактируют только в Умпырской долине. Это особенно касается самок, основная масса которых при глубокомоснежье держится в смешанных лесах с ожиново-овсяницовыми пастбищами. Летом олени выпасаются преимущественно на открытых пространствах альпийских и субальпийских лугов, а зубры держатся вблизи верхней границы леса. Трансгрессия их местообитаний в весенне-летнее время не превышает 40% (Александров, 1968). Иногда в бесснежный период наблюдается продолжительный совместный выпас зубров, оленей и кабанов на миграционных путях и в диких фруктарниках.

Судя по опыту Беловежской пуши, олень в состоянии сократить потенциальную экологическую нишу зубра в условиях острой конкуренции, например, на ограниченных зимовках (Шостак, 1973). В Кавказском заповеднике до сих пор не наблюдалось явлений, свидетельствующих о конкурентном вытеснении зубра оленем, или наоборот, а истребительные факторы среды в суровые зимы оказывались одинаково губительными для обоих видов (Котов, 1969). В районах трансгрессии их ареалов плотность популяций обсуждаемых видов весьма далека от уровня насыщения, поскольку естественная летняя численность зубров и оленей примерно в 7 раз, а зимняя — в 3 раза меньше величины, допустимой с точки зрения кормности пастбищ (Дыренков и др., 1990).

Средообразующая деятельность

Биоценотическая роль зубров находится в прямой зависимости от их морфофизиологических особенностей, пищевого режима, характера использования территории, взаимоотношений с другими членами сообществ и т. д.

Зубры потребляют значительные объемы травянистой пищи, составляющие от нескольких до десятков процентов первичной продукции травянистых ассоциаций. В частности, оценки изъятия фитомассы, полученные на основе учета экскрементов в Цейском заказнике (табл. 77), показали, что в злаково-разнотравных и разнотравно-злаковых ассоциациях зубры используют не менее 12,7 и 8,1% урожая, соответственно. Реальное потребление травянистой растительности зубрами, видимо, несколько выше, так как в данном исследовании не был учтен вынос экскрементов в верхнюю часть леса, где животные проводят день в жаркую солнечную погоду (Казьмин, 1992). Однако трофическое воздействие зубров на травянистую растительность не ведет не только к сколько-нибудь выраженной деградации пастбищ, но и практически не сказывается на флористическом разнообразии фитоценозов (Голгофской, 1970а). Поедание зубрами в бесснежное время листьев смородины и малины, молодых побегов ивы и явора оказывает ничтожное влияние на биологический круговорот в лесах. Это обусловлено слабой степенью повреждения, небольшим количеством и спорадичностью размещения объемных ими растений, даже при длительном пребывании животных в одном месте.

Таблица 77

Отложение экскрементов (сухой вес) и потребление фитомассы кавказско-беловежскими зубрами летом на лугах Цейского заказника по Казьмину и др. (1992)

Растительная ассоциация	Надземная фитомасса кг/га	Экскременты кг/га	Потребление фитомассы	
			кг /га	% от урожая
Разнотравно-папоротниковая	4944	19.2	48	1.0
Разнотравная	1072	54.5	136.3	12.7
Злаково-разнотравная	1332	43.4	108.5	8.1
Злаковая	1600	2.2	5.5	0.3
Средневзвешенное	2336	35.2	87.9	3.8

Манера пастыбы зубров — постоянное чередование поедания корма с переходами — обеспечивает равномерное отчуждение фитомассы травянистых растений. Поскольку каждое животное стремится первым достичь нетронутого участка выпаса, зубры съедают небольшие части отдельных растений, и растения успевают восстановиться прежде, чем будут использованы повторно. По этой же причине зубры не вытаптывают свои кормовые выпасы и не оставляют пастбищных троп, как это делают домашний скот и бизоны (Orbangi, 1961). Сказанное относится к летним пастбищам зубров, занимающим в Кавказском заповеднике около 100 тыс. га. Здесь растительный покров формируется при постоянном, но не разрушительном воздействии травоядных, численность которых далека от предельной величины.

По наблюдениям А.С. Немцева, поедание зеленой массы с одного растения редко отнимает у зубра более минуты. За это время он успевает сделать примерно 50 жевательных движений и, ощипав 10, в лучшем случае 30 листьев, переходит дальше. Известно, что лось за минуту скусывает в среднем 6 побегов (Тимофеева, 1974). Как правило, зубры избегают объедать растения со свежими поедями, сохраняющие запах или имеющие иные признаки недавней пастыбы других животных. Уничтожение зубрами листвы и побегов увеличивает в местах их кормления и отдыха концентрацию биогенных элементов в почве, которая улучшает корневое питание растений и стимулирует деятельность мезофауны и микрофлоры (Ходашева, Елисеева, 1970).

В зимний период зубры довольствуются надснежными частями древесных растений, ожиной и овсяницей, а местами и ветошью различных злаков. Основная масса поедаемых ими в это время древесных видов относится к числу быстрорастущих. Древесно-кустарниковая растительность зимних стадий зубров развивается при постоянном воздействии дендрофагов и не только допускает удаление части растительной массы, но такое воздействие даже необходимо для поддержания ее максимальной продук-

тивности (Фостер, 1983). Участие копытных, как компонента природного комплекса, в формировании лесной растительности Кавказского заповедника указывает на ее зооогенную смену (Голгофская, 1970а).

Справедливость этого вывода подтверждают исследования по потреблению зимних кормов кавказско-беловежскими зубрами Цейского заказника (Казьмин, 1992; Казьмин, Смирнов, 1992). На основе оценок кормовых ресурсов в различных биотопах и массы экскрементов, выделенных зубрами за весь зимний период, были оценены абсолютные объемы потребленных кормов и доля, которую они составляют в суммарных кормовых запасах (табл. 78). В большинстве типов леса кормовые растения испытывают небольшую трофическую нагрузку, масса потребленных кормов не превышает 3—8% их запаса. Исключение составляют поляны и редины, где зубры используют около 24% кормов. Из травянистых растений особенно страдают папоротники на северных склонах хребтов. При интенсивном выедании они сокращаются в численности и уступают место другим видам растений. Из древесных растений наиболее интенсивно повреждается подрост ильма и граба. Многие деревья имеют вместо кроны несколько живых слаборазвитых веток. У крупных деревьев поедаются нижние доступные ветви.

Таблица 78

Использование кормов кавказско-беловежскими зубрами в различных биотопах Цейского заказника по Казьмину и Смирнову (1992)

Тип леса или угодий	Соотношение учтенных площадей, %	Запас доступных кормов, кг/га (сухая масса)	Масса экскрементов, кг/га (сухая масса)	Использование кормов	
				кг/га сухого вещества	% от запаса
Букняк разнотравный, овсянищевый, крутосклонный	57	1723 ± 361.8	35 ± 5.1	70	4
Букняк папоротниковый, азалиево-черничный	16	2745 ± 265.8	111 ± 24.0	222	8
Букняк субальпийский	7	3172 ± 646.1	52 ± 22.5	104	3
Ольшаник пойменный	8	2945 ± 899.2	41 ± 16.9	82	3
Поляны и редины	12	2771 ± 508.5	331 ± 36.2	662	24

Судя по приведенному материалу, потребление кормов и соответственно величина трофической нагрузки на фитоценозы не коррелирует с их общим запасом и отдельными компонентами. Очевидно, большее значение в данном случае имеет доступность кормов, в значительной мере связанная с горным рельефом, мощностью и скоростью стаивания снежного покрова. Не случайно больше всего кормов потребляется на южных склонах и на рединах.

По заключению В.Д. Казьмина (1992), в настоящее время трофическая деятельность зубра не представляет реальной угрозы для коренных лесов Центрального Кавказа. Однако существует ряд видов, испытывающих сильное воздействие, ведущее к снижению их представленности в сообществах (ильм, липа, бузина), особенно в местах высокой зимней концентрации зубров, которая в Цейском заказнике достигает 130—200 голов на 1000 га. Учитывая территориальный консерватизм кавказско-беловежских и беловежских зубров, при высокой численности необходим отлов избыточной части популяции и расселение животных. Это даст возможность уменьшить трофическую нагрузку на предпочитаемые виды растений и улучшить состояние кормовой базы в местах зимней концентрации животных (Казьмин, Смирнов, 1992).

Для исследования воздействия зубров на сукцессии растительных сообществ Кавказского заповедника С.А. Дыренков и соавторы (1990) провели сравнение современного состояния основных лесных пастбищ в долине р. Умпыр в 80-е годы и в 1957 г. — на раннем этапе вольного обитания зубров. Описанные ниже растительные формации служат местом пастыби и отдыха зубров и оленей (Александров, 1968). Последние предпочитают коре хвойных пород побеги и обычно используют другие, чем зубры, части тех же растений. Вместе с тем, не всегда возможно дифференцировать воздействие на древес-

ную растительность оленей и зубров. Поэтому, говоря о последствиях выпаса зубров, нельзя забывать, что они являются только одним элементом экзогенного комплекса биотических факторов, влияющих на жизнь лесных биогеоценозов.

1. Пихтарник кисличный высокогорья. Зубры бываюТ здесь только проходом в субальпийский пояс и на отдыхе. В 1957 г. отмечены слабые повреждения у 8% экземпляров подроста пихты, общая численность которого составляла 2,5 тыс. экз./га. В 1984 г. существенных изменений в состоянии этого растительного сообщества не отмечено.

2. Букняк мертвопокровный. Зубры повреждают здесь подрост всех древесных видов, кроме бука и ели, главным образом, при осенней пастьбе. В 1957 г. доля экземпляров пихты, имевших повреждения, составляла 17%, ильма — 20%, ясеня — 90%. Очень высокая густота (свыше 20 тыс. экз./га) пихтового и елового подростa снижала доступность корма, и повреждаемость подростa пихты была в 4 раза, а ясеня и ильма в 9 раз ниже по сравнению с известными случаями максимальной для этих видов древесных растений. Прогнозировалось успешное развитие второго хвойного яруса и частичная смена бука с образованием смешанного буково-пихтово-елового древостоя.

Учет 1984 г. показал практически полное выпадение подростa пихты под влиянием регулярных повреждений ее копытными. Выпас явился первичным фактором сукцессии, отменившим прогнозирувавшуюся смену состава и укрепившим позиции бука, не относящегося к предпочитаемым древесным породам.

3. Дубняк азалеевый. В 1957 г. в подросте (около 5,5 тыс. экз./га: дуб, бук, граб, ель, пихта, груша, черешня) было повреждено 100% экземпляров пихты, что привело к ее полному выпадению из данного сообщества в последующие годы. Сильно подавлено возобновление груши, черешни, но в целом возобновление происходит успешно (4,5 тыс. экз./га — дуб, граб, бук), без нарушений тенденций, существовавших до появления здесь зубров, поскольку пихта и ель в данных условиях местообитания не могут войти в состав господствующих ярусов древостоя. Повреждения боярышника и шиповника не привели к выпадению этих видов, но уменьшили их участие при господстве в составе подлеска азалеи (*Rhododendron luteum* Sweet.).

4. Осинник разнотравный. По учетам 1957 г. зубры сильно повреждали подлесок из лещины (24%), подрост и молодые деревья ильма 20—40 лет (46%), пихты 20—40 лет, расположенной куртинами (100%), черешни 5—20 лет (28%). Особенно охотно поедалась зубрами кора ветровальных осин и ее корневые отпрыски. К 1984 г. полнота древостоя снизилась. Сформировался довольно густой лещиновый подлесок и мощный травянистый ярус. Ильм и пихта полностью выпали и трудно представить, в каком направлении пойдет смена осинника, корнеотпрысковое возобновление которого регулярно подавляется.

5. Букняк страусниковый. В 1957 г. подрост ильма, бука и клена остролистного был сильно поврежден выпасом зубра (65%), более крупный подрост ильма был поврежден на 77% (22% — усохшие экземпляры), пихта 20—50 лет на 26%, клен остролистный 10—20 лет на 28%, клен полевой на 14%. К 1984 г. облик этого растительного сообщества значительно изменился: ильм, пихта и бересклет полностью исчезли из состава подростa и второго яруса. Естественное возобновление состоит из бука, клена остролистного и полевого. Надо полагать, что регулярный выпас зубра будет способствовать модификации состава древостоя, направляя его формирование в сторону чистого букняка.

6. Грушняк травянистый. Привлекательность для копытных исследованного уголья этого типа была увеличена благодаря наличию недалеко солонца. Процент поврежденных деревьев в 1957 г. был следующий (в скобках — процент усохших): груша 5—20 лет 39 (6)%, черешня 5—40 лет 85 (59)%, ильм горный до 90 лет — 100 (22)%, клен полевой до 40 лет — 20 (3)%, ясень до 40 лет — 34 (2)%, яблоня до 30 лет — 62 (24)%. Спустя 27 лет, отмечено резкое снижение выпасной нагрузки. Однако ильм совершенно выпал из состава древостоя, в составе подлеска уничтожен бересклет. Происходит накопление подростa ясеня, клена полевого, груши и появление подростa бука. Определяющее направление сукцессии — в сторону формирования смешанного древостоя, в котором груша уже не будет доминантом основного яруса.

7. Ильмовник приречный относится к излюбленным весенним пастбищам зубров, как аборигенных (Башкиров, 1939), так и живших в 1950-х, 60-х годах. В составе растительных сообществ 48% травянистых видов и 100% древесных поедается копытными. Весной, когда у деревьев начиналось сокодвижение, один зубр объедал кору в среднем на 3—5 стволах в сутки, причем повреждались как молодые, так и старые деревья (Алек-

сандров, 1958). После многоснежной зимы 1962 г. ильм стал обычным кормом и для оленей (Александров, 1968). В ильмовниках долины реки Умпыр была повреждена копытными половина всех ильмов. Однако впоследствии ильм стал быстро вымирать во всем мире, и сейчас на Кавказе живых деревьев осталось мало (Черпаков, 1985).

Основной причиной гибели ильмовых являются грибная инфекция (возбудитель — *Cyrtocystis ulmi* Schw, Moreau. — конидиальная стадия гриба, вызывающая микоз сосудов — *Graphium ulmi* Schw.) и бактериозы (Черпаков, Цилосани, 1981). Переносчиками данной инфекции, известной как «голландская болезнь», являются насекомые ксилофаги; большой ильмовый заболонник (*Scolytus scolytus* F.), струйчатый заболонник (*S. multistriatus* Marscham, *S. orientalis* Egg.), ильмовый лубоед (*Pteleobiue vittatus* Fabr.), лубоед Краатца (*P. kraatzi* Eichh.) и др. Зубры, как и другие копытные заповедника, наносят механические повреждения с обнажением камбия и заболони, что способствует внедрению инфекции. Ослабленное бактериозом дерево подвергается инвазии стволовых вредителей. Такая реакция рано или поздно приводит к гибели групп деревьев и древостоев в целом.

Ход зоогенной сукцессии в данных древостоях выглядел следующим образом (Дыренок и др., 1990). Примерно за 20 лет указанный комплекс факторов привел к отмиранию ильмовников и достижению сообществом наибольшего олуговения. В конце 70-х годов популяция ильма повсеместно утратила положение одного из доминирующих древесных видов. Ильмовник сменился кленовником в связи с гораздо меньшим повреждением клена остролистного. Дальнейшая судьба этого смешанного древостоя зависит, главным образом, от состава естественного возобновления, которое отчасти регулируется и зубрами. Изучение хода этой (теперь уже восстановительной, эндоэкогенетической) смены представляет несомненный интерес и позволит выявить все возможные флуктуации состава девственного леса в присутствии законного его компонента — горного зубра.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что за 35 лет выпас диких копытных, в том числе и зубров, изменил ход возобновления в ряде типов леса и повлиял на сукцессию биогеоценозов заповедника. Зоогенные (точнее, комбинированные — биогенные) смены растительности в условиях заповедника не могут расцениваться как ретрогрессивные, приводящие к необратимой деградации автотрофного компонента экосистем или полному уничтожению популяций отдельных видов. Воздействие животных на ход возобновления ряда видов во многих растительных сообществах (смешанных буково-пихтовых, смешанно-широколиственных, коротко- и длительно производных грушевых, дубовых и осиновых лесах, на субальпийских лугах) будет постоянным, существенно изменит положение, сложившееся к началу работ по его восстановлению. Оно может изменить, например, в пользу бука и в ущерб пихте соотношение этих главных лесообразователей и в целом приведет к несколько иному соотношению компонентов растительного покрова в Кавказском заповеднике. В присутствии зубра оно, естественно, будет другим, чем в его отсутствие, надо полагать, более соответствующим естественному состоянию экосистем, столь желательному для заповедника.

Сущность трофоценологических связей фитофагов с различными зимними стадиями заключается не просто в использовании и трансформации ими годового прироста на другие трофические уровни, а в изменении продуктивности растительного покрова — изменении скорости роста растений, интенсивности аккумуляции и освобождения вещества и энергии (Спурр, Барнес, 1984). Использование зубрами в пищу части прироста текущего года сказывается только на величине продукции текущего года, тогда как результаты косвенного воздействия проявляются в течение ряда лет, особенно если они касаются повреждения генеративных частей растений. Объедание побегов и скусывание верхушек тормозит рост деревьев и кустарников в течение 4—5 лет (Голгофская, 1970б). Впрочем, на состоянии основных зимних кормов в заповеднике — ожины и овсяницы, выпас зубров не отражается отрицательно, поскольку их запасы полностью восстанавливаются в течение вегетационного периода (Александров, Голгофская, 1965). Поедание животными коры и веток деревьев влечет за собой изменение биологического круговорота 40% органического вещества и основных химических элементов, обеспечиваемых приростом и опадом листьев (Ходашева, Елисеева, 1970). Отставание в росте древостоя, поврежденного зубрами в средней степени (когда кора обглодана на 50—60% окружности ствола) ведет к уменьшению количества азота и зольных элементов и изменению их баланса в системе «почва—растительность». Если величина погрызов превышает 60% окружности ствола или, тем более, если дерево окольцовано зуб-

рами, то такие поврежденные экземпляры, как правило, выпадают из состава насаждений. Особенно это относится к осине, иве и бересклету.

На ранних этапах восстановления зубров, пока их пространственная структура еще не сложилась, они наносили существенный вред ильму и подросту пихты, местами повреждая его на 30% (Александров, Голгофская, 1965). Впоследствии животные широко расселились по заповеднику, и отрицательное влияние на лес значительно снизилось. Высокая плотность населения зубров, имевшая место в прошлом в районах искусственного сосредоточения животных вблизи пунктов подкормки, теперь наблюдается лишь в очень суровые зимы. Большинство погрызов зубров в обычные зимы практически не имеет негативных последствий по причине обильного лесовозобновления и в связи с самоограничением плотности популяции зубров в заповеднике, т. к. основная масса животных в настоящее время зимует в предгорьях.

Незаповедные предгорные районы с производными типами леса, сформировавшимися на месте уничтоженных коренных древостоев, особенно привлекательны для травоядных по двум причинам: обилие и повышенная вкусовая привлекательность. Большая густота растений, употребляемых в пищу, способствует уменьшению времени кормежки. В отношении кормовой ценности и вкусовой привлекательности надо отметить, что вторичные растительные сообщества обеспечивают большее количество продукции, питательная ценность которой намного выше, чем в коренных лесах Кавказского заповедника (Малиновская, 1973; Фостер, 1983). Для предгорных районов характерна крайне низкая плотность населения конкурентов зубра — оленей и косуль, зато здесь летуют сотни голов крупного рогатого скота. Отличить летние поеди последнего от аналогичного воздействия зубров в зимний период практически невозможно. Численность диких копытных на незаповедной территории ничтожно мала в сравнении с выпасающимся там поголовьем домашних животных, которые и осуществляют основное воздействие на растительные сообщества.

На поврежденных копытными участках древесных молодняков в долинах рек Ходзь, Гурмай, Бугунжа и Сахрай прирост зеленой массы местами уменьшается на 60—70%. Около 30—40% опада составляет часть прироста, переработанного дендрофагами и возвращенного ими в форме экскрементов. Последние увеличивают интенсивность микробиологических процессов и скорость минерализации опада. По этой причине на некоторых лесных пастбищах сельскохозяйственных животных, где зимуют зубры, меняется гидротермический режим почвы и подстилки, а травянистая растительность угнетается. В результате эрозии склонов происходит заболачивание естественных водоемов (Немцев, Козырев, 1987).

Совсем иная картина наблюдается в лиственных молодняках вдоль рек Куна, Ачхохо или Тхач, недоступных домашним животным. В течение нескольких лет А.С. Немцев проводил наблюдения за состоянием 6—10-летнего осинника в урочище Западня, где зубры держатся зимой в течение 2—3 месяцев, и плотность их населения составляет 5—10 голов на 1000 га в нормальные зимы и превышает 40 гол./1000 га в депрессивные. К концу средней по условиям снежности зимы, из каждых 100 учтенных древесно-кустарниковых растений, обычно оказывалось не более 15 экземпляров, поврежденных зубрами в сильной степени (кора объедена более чем на 50% окружности ствола или сломана верхушка). Из каждой сотни последних осина составляла в среднем 47,3%, ива — 27,5%, лещина, граб и рябина — 25,2%. После суровой зимы 1975/1976 гг. доля сильно поврежденных зубрами растений местами доходила до 60%. Из них на осину приходилось в среднем 29,6%, иву — 13,9%, лещину — 18,0%, бересклет — 12,1%, граб — 11,0%, рябину — 8,8%, бузину — 4,5%, пихту — 2,1%. Таким образом, в лиственных молодняках незаповедной части ареала зубры практически не трогают ценные породы (пихту, дуб, бук) даже в многоснежные зимы, а лишь сдерживают слишком энергичный рост второстепенных видов. Нанесенные последним повреждения, как правило, не подрывают их жизнеспособности, и свойственное региону обильное лесовозобновление быстро компенсирует погрывы депрессивных зим (Калугин, 1968а).

В местах многолетней интенсивной пастьбы зубров пихта, обычно угнетаемая осинным подростом, заметно превосходит его по высоте, что дает ей возможность скорее выйти в первый ярус. Таким образом, зубр является важным лесохозяйственным фактором, создающим на вырубках благоприятные условия для возобновления одного из основных лесообразователей — пихты. В связи со сказанным, мы считаем нецелесообразным просветление лесосек в предгорной полосе вдоль границ Кавказского заповедника, где местами вырубается весь малоценный лиственный подрост.

В процессе освоения территории горные зубры не только адаптируются к жизни в конкретных условиях, но и преобразуют их. Средообразующая деятельность зубров способствует более полному использованию жизненных ресурсов территории, благоприятному распределению особей, а также упорядочиванию внутрипопуляционных отношений, что способствует их выживанию. Для этого животные поддерживают между собой связь как за счет социального поведения, так и иным образом, т. е. ими постоянно осуществляется деятельность, направленная на обмен информацией через оптические, акустические, ольфакторные и тактильные сигналы. Сигналы, поступающие непосредственно в момент контакта партнеров, являются прямыми, а различные следы жизнедеятельности относятся к косвенным.

Нет доказательств того, что за исключением периода гона зубры намеренно метят территорию. В местах их обитания появляются обширные «каталки», т. е. утопанные пятна голой земли, возникающие в результате катания зубров с целью избавиться от кожных паразитов. Наличие таких «точек» в местах обитания кавказских зубров отметили многие исследователи (Филатов, 1910). Звери подолгу и часто валяются на них, дергая ногами и скатываясь под откос. То же самое они проделывают и зимой по снегу. И «каталки», и тропы, и «чесальные деревья», и погрызы, и отложения экскрементов в местах длительного пребывания горных зубров представляют собой элементы пассивного мечения территории. К сигналам, призванным информировать половых партнеров или конкурентов о брачном поведении оставившего след зубра, относятся измочаленные ярившимися самцами деревья, а также разнообразные запаховые метки. Очевидно, поэтому в период гона у зубров резко усиливается специфический мускусный запах. Брачные информационные сигналы способствуют координации полового поведения животных, смягчают остроту стычек между конкурентами и наряду с косвенными сигналами образуют так называемое «биологическое поле». Оно, в известной мере, делает зубров менее зависимыми от внешней среды, поскольку обеспечивает их выживание и размножение лучше, чем смежные, лишенные подобного «поля» районы (Оуэн, 1984).

Под влиянием жизнедеятельности зубров происходит определенное изменение ландшафта. Так, использование животными одних и тех же магистральных троп в течение многих лет, приводит к их значительному углублению. Местами они становятся временными водостоками, способствующими водной эрозии и проникновению в луговой пояс древесной растительности; кое-где возникают оползни, после чего рядом прокладываются новые тропы. В результате активного посещения зубрами искусственные и естественные солонцы постепенно увеличиваются в размерах. Размеры выбитых, лишенных растительности площадок на солонцах иногда достигают 300 м². Впрочем, в описанных выше изменениях ландшафта невозможно отделить влияние зубров от аналогичного воздействия других копытных, особенно оленей и кабанов. В «вину» зубрам может быть бесспорно поставлено только разрушение почвенного покрова на «каталках», которыми кроме них другие звери не пользуются. Площадь «каталки» подчас превышает 50 м², а их число пропорционально количеству летующих в данном районе животных.

Таким образом, популяция горных зубров, как биотический фактор, влияет на процессы, идущие в биогеоценозах Северо-Западного Кавказа. Животные оказывают прямое и косвенное воздействие на развитие и сукцессию фитоценозов, на круговорот минеральных веществ, на процесс накопления органического вещества в почве, на некоторые элементы ландшафта и на популяции других животных. Восстановление зубра как утраченного ранее компонента экосистем происходит без угрозы для существования остальных членов сообщества.

Вместе с другими первичными консументами зубры могут использовать около 40% первичной продукции фитоценозов, а существование 1 г их биомассы сопряжено с ежегодным использованием 20 г наземной фитомассы. Потребляемые растения, дающие начало пищевой цепи, являются основным фактором, связывающим зубров с биотическим сообществом. В пределах второго трофического уровня наиболее тесны пищевые и ценотические взаимоотношения зубров с оленями. Эмпирические и теоретические результаты исследований степени межвидового антагонизма свидетельствуют о высокой совместимости данных животных и отсутствии трофической конкуренции между ними на подавляющей части совместного пастбищного пространства. Все сказанное не оставляет сомнений в том, что в настоящее время горный зубр приобрел права законного компонента экосистем Северо-Западного Кавказа.

Заключение

Зубры кавказского подвида были типичными горно-лесными животными, чьи адаптации совершенствовались в условиях Кавказа на протяжении всего времени существования вида *B. bonasus* (Соколов, 1953, 1959; Верещагин, 1959). Здесь они были хорошо обеспечены необходимыми кормовыми ресурсами, восстановление которых проходило значительно быстрее, чем потребление копытными; защищенными от воздействия негативных климатических факторов; благодаря крупным размерам, свободными от прессы каких-либо хищников, кроме человека; устойчивыми к исторически типичным для них инфекциям и инвазиям, одним словом, прекрасно вписанными в сообщества.

Вместе с тем, вторжение человека, исторически нетипичные болезни, принесенные в горы домашним скотом, разрушение среды обитания и вытеснение зубров из типичных для них угодий, колоссальный темп роста охоты хищника нового поколения — человека — создали условия несовместимые с их существованием. Благодаря введению в 1888 г. охранного режима на территории Кубанской охоты (ныне Кавказский заповедник) удалось продлить существование зубра. Организация Кавказского заповедника (1924 г.) не спасла зубра в связи с трудностями охраны зверя в горах и обилия у местного населения дальнобойного оружия, однако защитила от хозяйственного использования значительную территорию, пригодную для его обитания, куда уже можно было интродуцировать предков современных горных зубров.

Выпущенные на территорию заповедника животные представляли собой потомков зубробизонов, 90% генофонда которых было унаследовано от равнинных зубров (*B. bonasus bonasus*) и 6% — от степных бизонов. Их непосредственные предки около 50 лет содержались в неволе, что привело к утрате навыков самостоятельной жизни в природных условиях и дестабилизации целого ряда физиологических характеристик. Чтобы занять место кавказского зубра, им предстояло восстановить весь комплекс индивидуальных и популяционных характеристик диких животных в условиях полного отсутствия заботы со стороны человека (за исключением охраны от браконьеров).

За 50 лет вольного существования горные зубры достигли численности 1400 голов и существенно изменились как морфологически (см. главы 3, 4), так и экологически.

Они освоили территорию около 75 тыс. га внутри Кавказского заповедника и 70 тыс. га в прилегающих к нему районах. В 80-х годах часть популяции, обитающая в пределах заповедника, достигла оптимальной численности и плотности популяции (около 10 голов на 1000 га), и стала проявлять явные черты стабилизации и саморегуляции. Зубры, осваивающие сопредельные территории, по-прежнему находились в состоянии быстрого роста численности и в этой связи проявляли признаки, характерные для всей популяции на предшествующем этапе ее развития и свидетельствующие о значительном потенциале дальнейшего роста.

Изучение экологических характеристик и их становления у современных зубров Северо-Западного Кавказа позволило выявить ведущие и второстепенные естественные факторы, влияющие на развитие зубров, и установить параметры структуры естественной саморегулируемой популяции этого вида.

Наиболее существенными являются следующие параметры саморегулирующейся популяции зубра:

переход к режиму саморегуляции численности происходит при размере популяции около 600—800 голов при плотности 9—10 экз./1000 га;

сеголетки составляют 10—12%, животные старшей возрастной группы (старше 15 лет) — до 20—25% численности популяции;

высокая выживаемость сеголетков;

соотношение самцов и самок флуктуирует около значения 1:1,05;

происходит стабилизация репродуктивного цикла: продолжительность гона и периода отелов сокращаются, они происходят в оптимальные сроки;

самки впервые телятся в возрасте трех и более лет;

интервал между последовательными отелами составляет 2—3 года;

исторически типичные заболевания и хищники — незначимо влияют на динамику численности популяции;

последствия сильных внешних воздействий (погодные условия, обычно суровые зимы, умеренное браконьерство), не выходящих за пределы исторически типичных интенсивностей, нивелируются популяцией в течение 3—4 лет;

при экзогенном воздействии, превышающем исторически типичный уровень (неумеренное браконьерство, эпизоотия нетипичной этиологии и т. п.) и приводящем к снижению численности ниже 400 голов, популяция способна на адаптивный ответ, проявляющийся в резком увеличении рождаемости (доля сеголетков возрастает до 30%), что достигается вовлечением в ежегодное размножение практически всех половозрелых самок на фоне снижения доли старшей возрастной группы. Таким образом, обеспечивается рост численности за счет реализации потенциальной плодовитости.

В настоящее время популяция зубров Северо-Западного Кавказа является единственным примером достаточно крупной, саморазвивающейся, не нуждающейся в подкормке и иных формах опеки со стороны человека (за исключением охраны от браконьеров), поэтому только здесь можно изучать характерные особенности природных популяций зубров и получить материал для выяснения, почему и в какой степени отличаются от нормы остальные вольные стада зубров, и каким образом ими следует управлять, чтобы максимально приблизиться к истинно дикой популяции.

Глава 10. СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ВАЖНЕЙШИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗА ЖИЗНИ

Наблюдения за восстановленной популяцией зубров Кавказского заповедника предоставляют редкую возможность пролить свет на естественное поведение диких зубров в их исконной среде обитания. Дело в том, что сведения о поведении истребленных на Кавказе зубров крайне немногочисленны и поразительно неточны (Баскин, 1979). По словам Д.П. Филатова (1910), «истребление (этих животных) подвигалось быстрее, чем изучение». Образовавшийся пробел невозможно восполнить путем наблюдений за равнинными зубрами наших дней, обитающими в резко упрощенных условиях полувольного содержания. Судя по развитию ситуации в большинстве пунктов выпуска зубров, переход их к естественному существованию мало вероятен и в будущем. Это обусловлено, прежде всего, отсутствием такого пастбищного пространства, где животные могли бы в достаточной мере натурализоваться и увеличить свою численность до размеров, соответствующих природной популяции.

Дикий кавказский зубр относился к числу трудных объектов для наблюдений в природе. Филатов (1910, 1912), предпринимавший неоднократные и далеко не всегда удачные попытки выследить этого зверя, отмечает «нервность и постоянную настороженность, проявляющуюся в самом взгляде зубра и в его движениях». Возможно, в этом одна из причин того, что не осталось каких-либо детальных сведений о повадках истребленного в прошлом кавказского подвида. Наша работа представляет собой первую попытку дать общую картину социальной организации горных зубров, существующих на Кавказе в диком состоянии на протяжении последних четырех десятилетий. Мы надеемся, что это поможет хотя бы частично представить себе, каким был образ жизни диких зубров до их уничтожения человеком. Поскольку все прочие популяции зубров Кавказа живут в условиях полувольного содержания, аналогичные исследования не могли быть осуществлены в принципе.

На ранних этапах натурализации горных зубров они большую часть года держались крупными смешанными стадами, насчитывавшими по 40 и более голов (Калугин, 1968б). Примерно через 15 лет начался стихийный процесс структурной и функциональной дифференциации группового поведения, набиравший силу на протяжении 1970—80-х гг. (Немцев, 1988).

В настоящее время основу населения зубров составляют однополюе группировки взрослых животных (39% всех встреч в течение года) численностью от 4 до 12 особей. Другой тип объединений — это смешанные стада (35,8% встреч), включающие в себя 13—35 голов, главным образом, самок с молодняком и одного-двух половозрелых самцов (Немцев, 1980). Большое значение в процессе становления упорядоченной структуры популяций сыграло формирование в местах обитания зубров биологического сигнального поля и укрепление миграционных традиций.

Основные типы группировок в локальной популяции зубров

Локальная популяция зубров чрезвычайно динамична по характеру интеграции особей в составе группировок того или иного типа. Как и у множества прочих видов стадных копытных, группировки всех типов активно перемещаются по местности, оказываясь то и дело в пространственной близости друг от друга. Поскольку большинство объединений относятся к категории открытых и анонимных объединений (см. Панов, 1983), особи легко порывают связи с той группой, в которую они входили ранее, и могут какое-то время пребывать в одиночестве, либо беспрепятственно присоединяются к другому коллективу. Поэтому группировки всех тех типов, которые мы рассмотрим ниже, могут быть встречены на протяжении круглого года, хотя и в разных соотношениях (рис. 38).

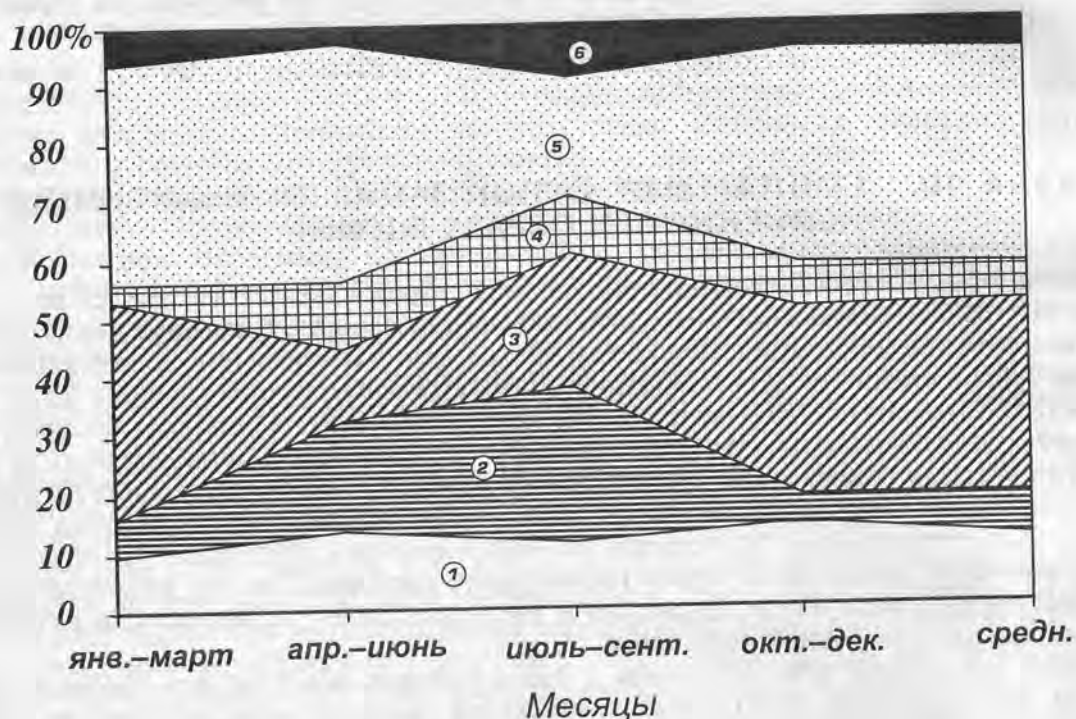


Рис. 38. Встречаемость (в %) зубровых групп различных типов по месяцам: 1 — одиночки; 2 — семьи (самка с приплодом); 3 — группы самцов с молодняком; 4 — группы самцов; 5 — смешанные стада; 6 — скопления.

Относительно крупные объединения зубров, которые принято называть «стадами», в каждом случае представляют собой конгломерат нескольких более мелких групп, внутри которых могут иметь место более или менее прочные персональные связи. Сюда же входят случайные пришлые одиночки, ритмы активности которых зачастую далеки от какой бы то ни было синхронности. Несогласованность в действиях членов стада обусловлена отсутствием устоявшейся иерархии, что, как известно, вообще характерно для любых временных не персонализированных группировок открытого типа. Отсутствие устойчивых персональных связей между субгруппами ведет к постепенному расщеплению животных. Крупные стада особенно часто образуются в процессе пастбы, поскольку они быстрее, чем мелкие группы, стравливают растительность в процессе пастбы. Тенденция к постоянным перемещениям способствует очередным эпизодам распада и объединения группировок. В ходе этих преобразований иногда образуются крупные временные конгломераты, которые мы называем «скоплениями». Пример наиболее рыхлых скоплений — это объединения множества особей в местах зимовок. Такие коллективы распадаются сразу же после того, как прекращается действие тех внешних факторов, которые явились причинами формирования скоплений. Поэтому группировки этого типа можно назвать вынужденными агрегациями (Панов, 1983).

С формальной точки зрения, исходными элементами внутривидовой структуры являются отдельные особи. Некоторые из них склонны более или менее длительное время вести одиночный образ жизни. К числу таких одиночек может относиться бык, скитающийся в поисках самок, либо старые коровы, склонные к самоизоляции. Чаще всего одиночные особи встречаются в период гона (самцы моложе четырех и старше 16 лет, не участвующие в размножении, и самки старше 16 лет), а также поздней осенью. В предснежный период именно эти одиночки могут образовывать случайные рыхлые агрегации численностью до 20 голов, в частности, во фруктарниках, лежащих на одном из миграционных путей (например, в бывшем Кишинском зубропарке). Эти временные скопления, состоящие, по существу, из автономных особей, характеризуются отсутствием в них молодняка.

Ниже мы рассмотрим некоторые основные особенности следующих четырех типов группировок: семейная группа, группа самок с молодняком, группа самцов, брачное скопление.

Семейная группа. Эта социальная ячейка, состоящая обычно из самки с ее отпрыском, оказывается своего рода стержневым элементом большинства прочих вариантов группировок зубров. Сюда входит самка, подчас яловая в данное время, и один теленок, реже два. Поскольку двойни у зубров практически отсутствуют (Калугин, 1968б), один из телят может быть приемышем. В тех не столь уж редких случаях, когда нам доводилось встречать самку с двумя телятами, она не оказывала каких-либо предпочтений в отношении того или иного из своих подопечных. Подтверждением тому, что самка может кормить и опекать приемыша наравне с собственным отпрыском, служат наблюдения за индивидуально опознаваемой четырехлетней коровой, известной обитателям кордона Умпыр под кличкой Соня. Зимой 1980 г. при ней находился ее сын — бычок в возрасте 7—8 месяцев. В январе 1981 г. Соня привела на кордон еще и телочку, примерно такого же возраста, которая, в отличие от ручного бычка, была пугливой и недоверчивой. Вплоть до апреля все три особи неразлучно держались вблизи зубропарка, а позже откочевали в более кормные места.

Подростки остаются с матерью и по окончании периода выкармливания их молоком. В это время единство семейной группы поддерживается, очевидно, за счет персональной привязанности животных друг к другу. Эти узы слабеют по мере взросления молодняка и окончательно прерываются к моменту полового созревания потомства самки. Бычки в возрасте 3—4 лет покидают семейную группу и либо временно объединяются друг с другом, либо присоединяются к открытым, непрочным группировкам взрослых самцов. Поскольку отел зубров приходится на апрель—июнь, именно в это время семейные группы встречаются наиболее часто. В последующие месяцы коллективы этого типа утрачивают свою автономию, становясь частью более крупных агрегаций всевозможного характера. До весны следующего года пространственно изолированные семейные ячейки встречаются крайне редко (1—5% всех наблюдений).

Группы самок с молодняком. Семейные группы гораздо чаще держатся в тесном контакте друг с другом, чем изолированно и независимо. Нередко в состав подобных объединений входят также одна или две старые самки, которые не обязательно состоят в родстве с теми, которые имеют телят. Варианты состава подобных группировок показаны на рис. 39. Группировка может включать даже взрослых самцов (21% случаев). Из-за низкого уровня их половой мотивации вне периода гона, самцы наименее тесно связаны с прочими членами объединения. Самцы первыми обращаются в бегство в момент опасности и не всегда в том направлении, которое избирают самки с детенышами. Группировки этого типа не привязаны строго к какой-либо местности, их сезонные перемещения могут составлять десятки километров.

Если коллектив состоит из одних стельных коров, не приносящих потомство в предыдущие годы, они не обязательно разрывают связи друг с другом перед отелом, чтобы принести приплод в уединении (как это свойственно самкам большинства видов стадных копытных). Примером могут служить наблюдения за группой из 6 молодых коров в последней стадии беременности (17.05.1977 г., р. Умпыр). Позже там держались пять самок и шесть детенышей. Интересно, что в течение нескольких дней наблюдений все новорожденные регулярно получали молочное питание, хотя осталось неясным, кормят ли самки только своих детенышей, и какой из них сирота и подкидыш.

Следует, однако, подчеркнуть, что в Кавказском заповеднике не приходилось встречать табунки молодняка, опекаемые «няньками» из числа старых самок (сравн. Карцов,

1903; Кулагин, 1919). Эти образования свойственны, по-видимому, только полувольным зубрам и тем, что содержатся в питомниках. Что касается группировок, состоящих из нескольких самок и их потомства, то они были описаны в свое время и у кавказских зубров (Филатов, 1912).

Группа самок с приплодом	Ранг							
	1	2	3	4	5	6	7	8
№ 2	¹ F ₁₀	⁴ F ₈	⁵ M ₃	¹¹ F ₁ ⁹ M ₁				
№ 1	² F ₁₀	³ F ₁₅	⁸ M ₃	⁶ M ₂ ⁷ M ₂	¹⁰ F ₁			
Объединенная (1 + 2)	² F ₁₀	¹ F ₁₀	³ F ₁₅	⁴ F ₈	⁸ M ₃	⁵ M ₃	⁶ M ₂ ⁷ M ₂	¹¹ F ₁ ¹⁰ F ₁ ⁹ M ₁

Рис. 39. Иерархия в маточных компаниях зубров до и после их объединения на зимнем пастбище. Цифры у знака пола означают: верхняя — порядковый номер животного, нижняя — его возраст. Стрелками отмечено доминирование. F — самка, M — самец.

Группы самцов включают, как правило, 5—6 особей различного возраста (от 3 до 15—20 лет). В преддверии периода гона и на протяжении его иногда могут быть встречены группировки численностью до 10 особей. В это время непрочные объединения формируются из молодых самцов, недостаточно мощных, чтобы конкурировать с матерыми быками во время гона. Такая «холостяцкая» группа численностью около 10 голов ежегодно образуется в августе-сентябре на Луганском перевале, где эти зубры держатся вблизи брачного скопления самцов и самок. Названная группировка существует полтора—два месяца и распадается сразу же по окончании периода гона. Группа из четырех быков регулярно отмечалась на хребте Магишо и в Мастаканской долине, из пяти — на горе Алсус и на хребте Пшекиш.

В зимний период группы быков избирают в качестве местообитаний выгревные и выдувные участки альпийских пастбищ и богатые веточным кормом станции у верхней границы леса. Для менее мощных по своему сложению самок эти станции менее доступны. В целом, отсутствие в самцовых коллективах персональной привязанности и взаимной терпимости делает эти объединения крайне непрочными.

Брачные скопления. Агрегации этого типа встречаются, начиная с середины июля, когда большинство зубров, движущихся вслед за отступающей снежной линией, достигают ландшафтов высокогорий. Таким образом, одиночки, мелкие группировки и более крупные стада стихийно объединяются в общих местообитаниях. Формирующиеся скопления очень непрочны и недолговечны. По мере того, как самки приходят в состояние течки, к ним присоединяются взрослые самцы. Они ведут себя агрессивно, пытаясь отогнать от коров молодняк и других особей, входивших дотоле в самоцьи группы. Взаимная агрессивность самцов вносит существенный элемент дезорганизации и хаотичности во все взаимоотношения членов объединения. На протяжении нескольких дней происходят непрерывные изменения контингента особей и их количества, после чего скопление распадается на более мелкие группировки.

О том, насколько непрочное брачное скопление, свидетельствует реакция группировки из 44 голов на появление наблюдателя (рис. 40). От того момента, как зубры заметили человека, до обращения их в бегство на безопасную дистанцию прошло около трех минут. Скопление быстро распалось на три группы. На кинограмме хорошо прослеживаются этапы концентрации животных (позиция 1), их хаотических перемещений в местах сбора (2—4), и выявления вожака (5—6). Самцы (в левом верхнем углу и крайний справа в позиции 1) покинули объединение раньше других. Один из них обратился в бегство, окончательно покинув группировку, второй впоследствии присоединился к другому стаду. У них страх перед опасностью и стремление спастись от нее сильнее стремления находиться в составе группы. Это еще один аргумент в пользу ранее сделанного заключения о слабо выраженной социальности самцов зубра.

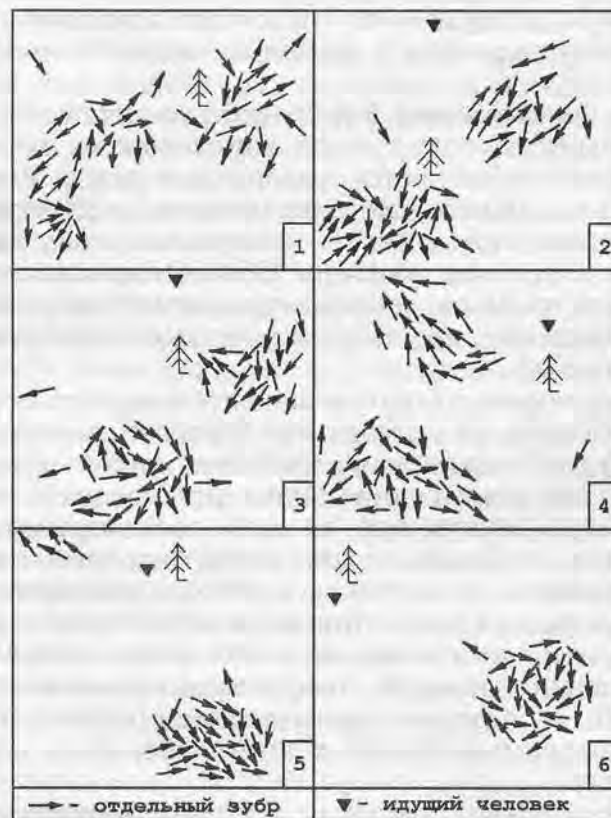


Рис. 40. Кинограмма поведения брачного скопления зубров при тревоге: 1—6 — последовательные этапы через 30 сек.

Суммируя все сказанное в этом разделе, стоит подчеркнуть, что по уровню интеграции только группы самок с их потомством приближаются к объединениям закрытого типа. Персонализация отношений в них приводит к тому, что зубры могут запоминать результаты предшествующих парных контактов и устанавливать на их основе иерархические отношения друг с другом. С ростом размеров группировки уменьшается возможность персональных контактов между компаньонами, и социальная обстановка в коллективе становится гораздо менее предсказуемой.

Внутригрупповая структура

В этом разделе мы рассмотрим три аспекта внутригрупповых отношений, теснейшим образом связанных между собой. Это величина индивидуальной дистанции в группировках разного характера, порядок доминирования и лидерство.

Индивидуальная дистанция. Наиболее постоянными значениями индивидуальные дистанции характеризуются в самочьих группах, где они составляют $4,5 \pm 2,5$ м при пастьбе и $5,0 \pm 2,0$ м при отдыхе. Хотя в группах этого типа нередки стычки между

особями во время совместного выпаса, персональное пространство здесь оберегается не столь жестко, как во всех прочих объединениях зубров.

Индивидуальные дистанции в группах самцов превышают указанные значения для самок в полтора-два раза. Поскольку, как было сказано выше, объединения самцов характеризуются низкой внутренней интеграцией, можно допустить существование персональных привязанностей лишь между двумя-тремя членами группы, тогда как все прочие примыкают к ним только на короткий срок, иногда до первого случая тревоги или поединка на почве выяснения иерархического статуса. Такие стычки между равными по размеру молодыми самцами наблюдаются иногда по нескольку раз в день. Наряду с демонстративными выпадами, случаются и схватки лоб в лоб, тогда как коровы обычно ограничиваются во время конфликтов боковыми ударами рогов.

В смешанных стадах и в скоплениях величина индивидуальных дистанций в целом возрастает. Но во время отдыха, если животные лежат головами врозь или на крутом склоне, они ведут себя более терпимо по отношению друг к другу. Рассредоточение же самих группировок менее выражено в закрытых лесных биотопах, а также в зимний период.

Иерархия и порядок доминирования. В небольших устойчивых группах, где постоянно имеют место персональные контакты между компаньонами, конфликты на почве доминирования-подчинения наблюдаются сравнительно редко. Животные терпимы друг к другу: на 92% случаев пассивного избегания приходится 8% взаимодействий с проявлением агрессивного поведения (для сравнения укажем, что у бизонов это соотношение составляет 73% к 27% — см. McNugh, 1958). Напрашивается вывод, что члены семейных и самоочных групп помнят результаты предыдущих стычек и учитывают их в своем последующем поведении, то есть здесь имеет место достаточно стабильное социальное ранжирование особей.

Наблюдения за крупными стадами и скоплениями заставляет думать, что здесь было бы правильнее говорить не о стабильной иерархии, а о попытках сиюминутного доминирования одной особи над другой. Особенно ярко это проявляется во всех тех случаях, когда есть предмет конкуренции: пища, удобное место отдыха, тропа, а также в период гона, в ситуациях конкуренции из-за полового партнера. Впрочем, агрессивные взаимодействия между зубрами старших возрастных групп случаются очень редко. Матерые зубры, как правило, не пытаются вступать в конфликты с животными примерно одного с ними возраста и массы. Контакты ограничиваются демонстрацией умеренных форм угрожающего поведения, но и они наблюдаются сравнительно редко. Средняя частота агрессивных реакций, воспроизводимых особью на протяжении часа, варьирует в пределах 0,3—0,8 (угроза с покачиванием рогами), 0,3—1,6 (боевая поза), 0—0,6 (бодание). Достоверные различия по этим показателям между разными типами групп выявить не удалось.

В репертуар агонистического поведения, используемого для поддержания отношений доминирования-подчинения, входят следующие акты: 1) поворот головы в сторону оппонента с одновременным прекращением пастыбы или жвачки; 2) то же в сопровождении приподнимания хвоста и медленного опускания головы; 3) резкий поворот всем корпусом в сторону соперника с наклоном головы и покачиванием рогами. Следует заметить, что взрослые самки при контактах с равными себе партнерами редко идут дальше первых двух форм демонстрации угрозы. Агрессивные реакции у них проявляются в боковых ударах рогами в корпус соперника, тогда как самцы обычно обмениваются ударами во фронтальной позиции — голова к голове. Поза подчинения характеризуется повернутой головой, прижатыми ушами и опущенным хвостом. Аналогичная поза описана М.А. Дерягиной (1972) для зубров Беловежской пуши.

Вообще говоря, порядок доминирования-подчинения у горных зубров весьма неустойчив. К сходным выводам пришла Дерягина (1972), изучавшая доминирование, агонистическое поведение и проявления лидерства у беловежских зубров.

В целом, доминанты выделяются независимым поведением. Обычно они держатся на периферии стада. Поэтому наравне с зубрятами 2—3 лет, время от времени выходящими за пределы стадной дистанции, часто первыми замечают опасность, хотя специальной роли по охране группы не несут. Доминанты способны на самостоятельные действия при опасности и в первые минуты могут не искать спасения в общей массе животных. При спокойном передвижении доминанты держатся впереди группы, но,

как правило, не руководят ею. В их поведении наблюдаются элементы общепопуляционных функций, такие как активное исследовательское поведение, мечение территории и т. д. Дифференциация особей по их социальному статусу проявляется также в периоды кормежки и отдыха.

Возможность отстоять высокий социальный статус определяется возрастом и, соответственно, индивидуальным опытом особи (в частности, ее знакомством с территорией), а также физиологическим и физическим состоянием индивида. Необходимо учитывать и генетически обусловленные особенности центральной нервной системы. В частности, для равнинных зубров и бизонов в качестве важнейшего фактора называют индивидуальный уровень агрессивности (Дерягина, 1972; Lott, 1974).

Как показывают наши наблюдения (Немцев, 1988), ни пол, ни возраст, ни размеры особи не имеют решающего значения. В этом отношении трудно согласиться с Л. М. Баскиным (19766), склонным полагать, что доминирование определяется только силой и весом животного. Ячевский (Jaczewski, 1958) считает, что более важную роль играет сама привычка доминировать или подчиняться. Вообще, кроме уровня индивидуальной агрессивности или, как пишет Г. Карцов (1903), «задиристости», трудно однозначно назвать внешние особенности доминантов. По всей видимости, сказанное приложимо и к горным зубрам.

Бывают ситуации, когда одна из двух совершенно одинаковых, казалось бы, самок проявляет подчинение другой без какой-либо очевидной причины. Или, что еще удивительнее, те же две особи поочередно уступают друг другу, иногда покорно меняя место лежки. Не исключено, что между такими животными отношения базируются на принципе равноправия. Некоторые индивиды подчас подчиняются, не делая никаких попыток сопротивления, более молодому и слабому сопернику.

О характере взаимоотношений в самочьих группах кавказского зубра можно судить по следующему примеру (рис. 39). На полянах бывшего Умпырского зубропарка зимой держались две самочьи группы. Верхние ступени иерархии в них занимали две внешне более или менее одинаковые самки. Одна из них (№ 2) отличалась выраженной нетерпимостью по отношению к компаньонам, которые предпочитали держаться от нее на почтительном расстоянии. Индивидуальную дистанцию изредка было позволено нарушать лишь молодому самцу № 8, из чего было сделано заключение о его кровном родстве с самкой № 2. Члены этой группы лишь в незначительной степени соразмеряли ритм своей активности с таковым доминирующей особи. Она не задавала направлений движения при пастьбе и переходах. Довольно независимо вели себя и молодые самцы. Ритм активности двоих из них (№ 6 и № 7) был частично согласован с ритмом старой зубрицы № 3. Но при тревоге члены данной компании ориентировались все же на самку № 2, которая в ситуациях потенциальной опасности выполняла функции лидера (рис. 41).

Иначе вели себя зубры в другой самочьей группе. Они подчинялись старой доминирующей самке № 1 без всякого принуждения с ее стороны. По тому согласию, которое царило в этом коллективе, можно было бы предположить, что он представляет собой разросшуюся семейную группу. Однако этому предположению противоречил тот факт, что корова № 4 была, очевидно, всего на 2 года моложе доминирующей самки. Именно этой последней принадлежала инициатива объединиться с группой, описанной в предыдущем абзаце.

После того, как это произошло, в новом объединении с первых же часов установились достаточно упорядоченные взаимоотношения. Доминанты не проявляли открытой враждебности в отношении друг друга. Впрочем, самка № 1 стала более осторожной в выборе направления пастьбы. Она избегала приближаться к высокоранговой корове № 2, которая, оставаясь по-прежнему независимой, большую часть времени проводила на максимальном удалении от самки № 1 (рис. 41). В то же время, заметно участились случаи обмена угрожающими демонстрациями между теми членами объединения, которые занимали средние ступени иерархической лестницы (рис. 39). Особую агрессивность в отношении друг к другу проявляли трехлетние самцы, особенно в присутствии своих матерей. В целом же синхронизация ритмов активности в новом объединении стала даже более высокой. Животные начали пастись более дружно и практически одновременно отправились на водопой. При этом тон задавала корова

№ 1. По характеру отношений с другими членами группировки она не выглядела абсолютным доминантом, поскольку уступала в агрессивности самке № 2. Однако ряд особенностей поведения самки № 1 позволял рассматривать ее в качестве вожака. Имеется в виду ее постоянная настороженность и активное исследовательское поведение. В своей первоначальной группе эта корова сочетала роли доминанта и вожака. В объединенной группировке она сохранила и свой высокий социальный статус, и роль потенциального лидера.

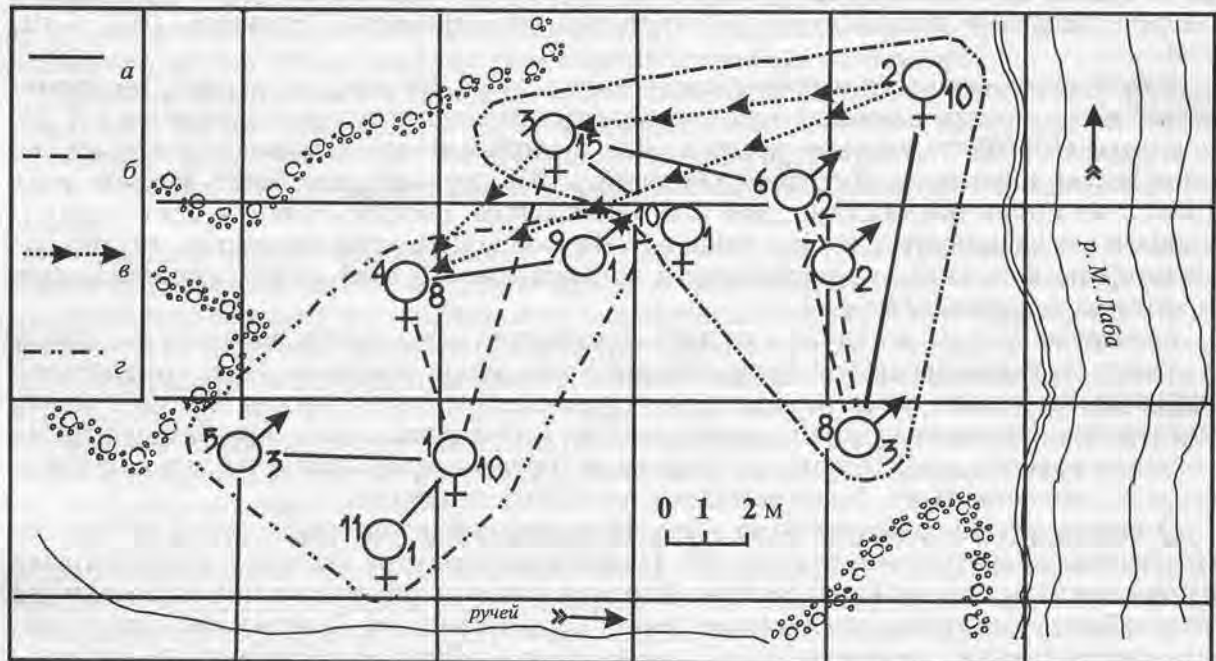


Рис. 41. Взаимоотношения в объединенной группе самок и индивидуальные дистанции между отдыхающими зубрами на зимнем пастбище. Цифры у знака пола означают: верхняя — номер животного, нижняя — его возраст: а — кровное родство; б — личная привязанность; в — выраженное доминирование; г — границы групп.

Лидерство. Как следует из сказанного выше, у зубров те особи, которых можно считать вожаками, не обязательно занимают высшие ступени в социальной иерархии. Их правильнее назвать лидерами, в отличие от организаторов жизни группировки у обезьян и лошадей (Soper, 1941). Следование примеру лидера и ориентирование на него нагляднее всего проявляется в момент тревоги. При пастыбе и отдыхе поведение других членов группы мало в чем зависит от вожака, разве что они располагаются в группе таким образом, что он часто оказывается в ее центре. Задав группе направление бегства, вожак, будучи, как правило, животным старым и уступающим своим компаньонам в скорости, держится позади всех. Сторожевых функций вожак может не нести, однако, ему свойственно ярко выраженное ориентировочное поведение в тревожной или критической ситуации. Иногда эти особи демонстрируют намерение напасть на источник угрозы. Впрочем, достоверные случаи нападения горных зубров на человека не известны, но они изредка атакуют лошадей и почти всегда собак, но, обратив их в бегство, не преследуют сколько-нибудь длительное время. Такого рода агрессия характерна также для бизонов и зубров Беловежской пуши, у которых доминантом зачастую оказывается самец (Allen, 1876; Кулагин, 1919).

По наблюдениям Филатова (1910), у кавказских зубров вожаки не караулили стадо и не подавали сигнала к бегству. Они предводительствовали при переходах стада с места на место, и на этом их роль заканчивалась. Что касается зубров Беловежской пуши начала XX века, то, по мнению Н.П. Кулагина (1919), вожаки не выделялись, возможно, в связи с пристальной опекой со стороны человека и искусственной подкормкой.

В самцовых группах кавказских зубров в связи с их слабой внутренней интеграцией ориентация на вожака почти не выражена. Более пугливые, чем самки, быки при опасности нередко разбегаются в разные стороны, нисколько не сообразуя свои действия с намерениями компаньонов. Таким образом, о вожаках стоит говорить преимущественно в тех случаях, когда речь идет о группах самок с их относительно высоким уровнем внутривидовой интеграции. Обычно роль вожака выполняет опытная старая самка, уступающая по физическим данным и по темпераменту многим особям из своего окружения.

Пространственное размещение членов самочьей группы и линия поведения вожака во время пастбы, отдыха и при появлении опасности показаны на рис. 42. Описываемые ниже события имели место ранним утром 22 апреля 1977 г. на хребте Бамбак. Группа под наблюдением включала в себя старую самку № 6, двухлетнего самца № 4, еще одну самку № 1 и шесть взрослых коров. Увлечшись пастбой и жвачкой, зубры долгое время не замечали медленно приближающегося к ним человека. Животные продолжали спокойно лежать и пастись, убежденные в безопасности обстановки. Следует подчеркнуть, что зубрам вообще не свойственно часто осматриваться в ожидании потенциальной угрозы. Положение головы зверя, пребывающего в спокойном состоянии подолгу не меняется. Связано это с тем, что широко вынесенные в стороны глаза обеспечивают широкий сектор обзора. Ситуация оценивается животным за счет постоянной фиксации реакций компаньонов на окружающее. Медленное изменение обстановки, не подкрепленное тревожным запахом, почти не вызывает испуга животных.

В описываемом здесь случае человек, скрытно приблизившись к самке, находившейся на периферии группы, резко взмахнул руками. Самки №№ 1, 2 и 3, заметив опасность, в первый момент шарахнулись ближе к соседям. Лежавший головой в противоположную от них сторону самец № 4 немедленно вскочил и повернулся на шум. Вслед за ним стандартные ориентировочные реакции проявили коровы, лежавшие ниже по склону. Одна из них (№ 8) подбежала к группе, другая (№ 9), наоборот, сделала рывок в сторону от своих компаньонов. Корова № 9 выделялась своими размерами и независимостью. Она обычно шла впереди группы при совместном движении, и остальные животные предпочитали уступать ей дорогу. Несомненно, высокое иерархическое положение этой самки было признано в группе. Однако порядок доминирования не сыграл своей роли в момент, предшествовавший панике, т. к. в данном случае отсутствовала какая-либо почва для конкуренции.

Именно способность самостоятельно оценивать обстановку и выбирать путь бегства, по всей видимости, и заставила самку № 9 двигаться в направлении максимального удаления от опасности, а не на поиск защиты в группе. Из рис. 42 видно, как именно распространялся процесс возбуждения в стаде. Испуг двух животных успел передаться только трем-четырем их соседям, поскольку вслед за внезапным своим появлением человек сразу же затаился в траве. Не видя более опасности, но чувствуя ее близость, зубры переключились на главный компонент пассивно-оборонительной активности, то есть на ориентацию на вожака.

Им оказалась старая самка № 6, которая, в отличие от потенциального лидера (коровы № 9), не отличалась нетерпимостью по отношению к компаньонам и не обладала статусом доминанта. Корова № 6 часто возглавляла колонну при переходах на новые пастбища. В моменты опасности она, как животное старое и опытное, задавала направление бегства, и время от времени останавливалась, чтобы осмотреть местность и сориентироваться. В случае приближения преследователя эта корова выходила вперед из группы остановившихся животных, выступая в роли разведчика.

В рассмотренном случае группа во главе с самкой № 6 совершила рывок под ветер и вниз по склону. Одна из самок (№ 5) в первый момент пробежала несколько метров вслед за коровой № 9. Однако, убедившись в том, что прочие члены группы не собираются следовать за ней, самка-доминант № 9 принялась догонять группу. Через несколько десятков метров она опередила всех своих компаньонов, между тем как первоначально лидировавшая самка № 6 отстала и остановилась. Вслед за этим остановились и все прочие члены группы, и лишь одна корова № 9 еще какое-то время продолжала идти вперед. Уловив запах человека, самка-вожак возобновила бегство, теперь уже позади всех остальных.

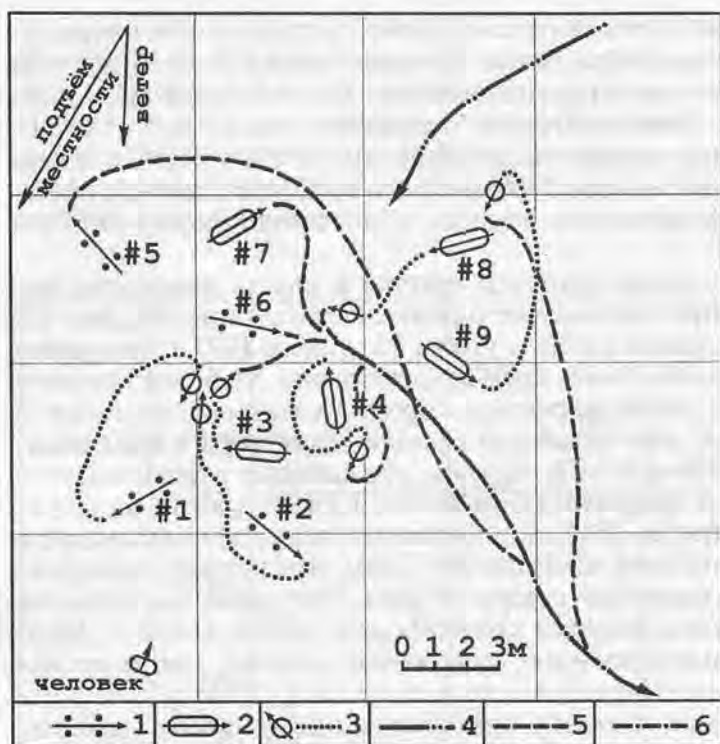


Рис. 42. Индивидуальные дистанции, направления осматривания при пастьбе и отдыхе, а также направления ориентирования и бегства при тревоге членов группы самок с телятами: 1 — направления осматривания стоящих животных; 2 — направления осматривания лежащих животных; 3 — ориентировочная реакция и направление осматривания зубров после испуга; 4 — спокойный ход группы до тревоги; 5 — бегство отдельных особей; 6 — бегство группы.

В испуганном стаде, объединяющем большое число зубров, их поведение оказывается значительно более хаотичным, нежели в небольшой группе: гораздо дольше происходит выявление вожака, животные мечутся из стороны в сторону, и к ним удастся подойти гораздо ближе, чем обычно. Дезорганизация продолжается порой до 4—5 минут после появления опасности. Зубры, особенно потенциальные лидеры и самки с молодняком, перебегают от одной группы к другой, замирают, тревожно осматриваются. Как только процесс возбуждения охватит всех особей без исключения, члены каждой группы последуют за собственным вожаком, либо устремятся плотной массой за группой лидеров, если направления бегства вожаков совпадают. Бегущее стадо реже делает остановки для выяснения степени опасности, чем мы видели это в случае интегрированной группы самок. Как и в описанном выше случае с бегством от человека группы самок, из временно остановившегося стада вожаки выходят навстречу преследователю, оценивая тем самым степень опасности. После одной-двух подобных коллизий зубры в стаде долгое время держатся очень чутко и при малейшей тревоге устремляются прочь, независимо от того, насколько реальна угроза извне.

Поведение в период гона

Группы самцов весной первыми достигают мест, где в будущем будет временно дислоцироваться брачное скопление. Так, в июне можно наблюдать группу самцов на хребтах Луган, Киноэкспедиции, Хаджибий. Поэтому объединение зубров в период гона может насчитывать несколько быков старше 6—7 лет. Изучая величину брачных объединений горных зубров в течение трех десятилетий, мы обнаружили, что они редко включают в себя более 15—35 особей. В зависимости от количества самок в эструсе и численности скопления в целом, в нем могут присутствовать до 30 взрослых самцов. Такая картина наблюдалась, в частности, 10—15 августа 1991 г. на хр. Киноэкспедиции, где брачное скопление включало в себя 97 зубров. Самцы дислоцируются в скоплении в соответствии со своим социальным статусом. Наиболее мощные быки занимают центральные участки. По периферии располагаются более молодые самцы, которые оказываются своего рода буфером между ядром скопления и окружающим пространством. Эти «холостяки» почти постоянно нервозны, нетерпимы по отношению друг к другу, и поэтому, вероятно, первыми замечают опасность, грозящую скоплению в целом.

Быки-доминанты являются фокусом сексуальной активности для взрослых самок. Они избегают нарушать пределы индивидуальной дистанции друг друга, контролируя

при этом действия прочих особей, находящихся в сфере их досягаемости. В результате, сексуальные порывы молодых самцов в возрасте 2—4 лет пресекаются, но из скопления они не изгоняются, вопреки высказанной ранее точке зрения (см. Баскин, 1976б).

Каждый высокоранговый бык следует за избранной им самкой, находящейся в состоянии проэструса либо эструса, не покидая пределов скопления и оказывая встречным самцам ту меру внимания, которая соответствует рангу последних. Формы полового поведения быков-производителей меняются в соответствии со степенью готовности самки к спариванию. Копуляции обычно предшествует стояние самца и самки рядом, головами к хвосту друг друга (у бизонов — головами в одном направлении см. Egerton, 1964). Иерархические поединки между самцами в центральной части объединения зубров довольно редки и носят скорее чисто ритуальный характер.

У горных зубров, в отличие от бизонов (Lott, 1974) и беловежских зубров Польши (Jaczewski, 1958), доминирующие самцы имеют возможность добиться успеха в размножении, не изолируя себя и самку от менее успешных конкурентов. Ситуации, описанные в зоопарках и питомниках (см. например, Дерягина, 1972), когда самец-лидер третирует всех остальных быков и решительно отстраняет их силой от участия в размножении, нетипичны для свободноживущего сообщества горных зубров. За тридцать лет изучения зубров Кавказского заповедника А. С. Немцев не наблюдал ничего подобного сценам, описанным Кулагиным (1919, с. 28) для зубров Беловежской пуши: «Дуэль между зубрами во время соперничества в страсти и любви кончается тем, что один из противников остается на месте, если не всегда убитым, то почти всегда ошеломленным до полного беспамьятства, до продолжительного обморока». Напротив, нам часто приходилось наблюдать, как самка, до этого принимавшая ухаживания кавалера и даже приседавшая в позе мочеиспускания, лишала партнера благосклонности без видимых наблюдателю причин и становилась предметом раздора между прежним и вновь появившимся претендентом.

Проиллюстрируем сказанное на конкретном примере. На Нижней Порт-Артурской поляне ежегодно в середине августа формируется брачное скопление зубров. В 1983 г. оно включало в себя трех самцов старше 6 лет, пять самцов в возрасте 3—4 лет, 8 годовалых телят, 14 взрослых самок и 9 сеголетков. Ядро группировки располагалось в центре поляны, где образовался своеобразный ток — участок голой вытоптанной земли диаметром свыше 20 м. С 24 по 29 августа здесь и в непосредственной близости постоянно держались в дневное время все половозрелые самцы, шесть коров (две из них в течке), еще две самки с годовалыми отпрысками и одна с детенышем, рожденным в этом году. Остальные животные проводили время в пастьбе и отдыхе вокруг тока. Обе самки, находящиеся в охоте, располагались на расстоянии 10—15 м одна от другой вместе со своими половыми партнерами. Все члены центральной группировки, кроме самцов, свободно перемещались по току и устраивали лежки в любом его месте, но не ближе 3—4 метров от возбужденных самок. Последние отвечали на ухаживания самцов, демонстрируя типичные формы полового поведения (отставленный хвост, приседание в позе мочеиспускания и т. д.), описанные для зубров Дерягиной (1972).

Один из трех крупных самцов, внешне не уступавший двум другим в размерах, трижды в течение пяти дней пытался флемовать, держась на расстоянии от тока, но, в конце концов, покинул район ни с чем. Его попытки привлечь внимание самок пресекались одним и тем же из двух успешных быков, который каждый раз совершал резкий угрожающий поворот корпусом на месте, сопровождавшийся покачиванием головы.

Молодые самцы почти непрерывно вяло бодались между собой, держась по краям тока, и опасно обходили крупных быков. Некоторые из них пробовали обнюхивать самок, не проявляющих признаков полового поведения, но, получив удар рогом, оставляли свои намерения.

Наши наблюдения за взаимоотношением особей в брачных группировках в других частях ареала дают основания утверждать, что описанный пример репродуктивного поведения типичен для всей популяции. Самцы-одиночки, подобные тому, который безуспешно провел время в окрестностях тока, по-видимому, составляют в период гона около 10% популяции. Они выполняют важную роль по переносу генетического материала между группировками. Они осуществляют миграцию генов и поддержание генетического единства популяции в целом.

Распределение активности во времени и кормодобывательное поведение

Основные аспекты пастбищной активности

Как известно, копытные имеют полифазный характер суточной активности (Баскин, 1976а). Ритм активности различных особей в популяции горных зубров не одинаков. У взрослых зубров число фаз активности, связанной с добыванием корма, в среднем равняется 3—5 в сутки. Наиболее велики значения этого параметра у самок непосредственно после отела. Время пастбищной активности, куда входят дневные переходы (в частности, на водопой), пастьба как таковая и пребывание на лежках достигает летом 16 ч. в сутки (между 3 и 21 ч.), а зимой снижается до 13 ч. (от 5 до 19 ч.). Время покоя также разнится в зависимости от сезона. Продолжительность межпастбищного покоя в снежный период достигает 15 ч. в сутки, в теплое же время года он на 7—10 часов меньше. Летом на пастбищный покой приходится едва ли не половина пастбищной активности, а зимой пребывание на лежках составляет лишь одну шестую часть пастбищного времени. Исключением являются очень многоснежные зимы, когда животные подолгу укрываются в густых пихтарниках на лежках. Мороз и короткий световой день вынуждают зубров кормиться более интенсивно и полнее использовать пищевые ресурсы. Двигательная активность сводится к минимуму: зубр съедает весь корм, доступный в данной точке, затем медленно переступает передними ногами и лишь спустя некоторое время — задними.

Манера пастьбы зубров — постоянное чередование поедания корма с переходами, видимо, обеспечивает равномерное использование фитомассы. Поскольку каждое животное стремится первым достичь нетронутого участка выпаса, зубры съедают понемногу, и растения успевают оправиться, прежде чем будут использованы вновь (Дыренков и др., 1990).

На величину потребляемой зубром пищи влияют температура воздуха, темперамент животного, его возраст, физиологическое состояние и, конечно, доступность и качество корма (Кулагин, 1919). Зубры эффективно усваивают малокалорийную пищу, значительную часть которой составляет клетчатка. Для поддержания энергетического обмена на должном уровне они вынуждены съедать большое количество растительного корма — в среднем от 30 до 40 кг сырого корма в сутки, что на 10 кг меньше по сравнению с крупным рогатым скотом (Калугин, 1968б). В отличие от последнего, зубры не имеют постоянного ритма движения челюстей. Нам приходилось наблюдать у них частоту жевательных движений от 42 до 60 в минуту. Бизону присуща иная скорость жевания — 35—50 движений (Allen, 1876).

По характеру пастьбы в любом достаточно многочисленном стаде можно выделить три группы особей. Некоторые из них пасутся, продвигаясь шаг за шагом вперед. Эти животные предпочитают находиться на определенном удалении от соседей. Другие подолгу кормятся на ограниченном пятачке, а затем совершают протяженный переход. Такие зубры обычно кормятся в компании и терпимо относятся к соседям. Наконец, к третьему типу относятся животные, медленно выбирающие корм вокруг себя и равнодушные к присутствию соседей. Они находятся позади стада. Нечто подобное описано и для других стадных травоядных (Каверзнев, 1933). В среднем за год горные зубры тратят на пастьбу около 5 часов в сутки. Меньше всего пасутся самцы в период яра — иногда не более часа в сутки, а дольше всего лактирующие самки зимой — до 9 часов. В период лактации, когда самка наиболее деятельна, ее ритм питания четко сопряжен с таковым детеныша.

Характер активности в зимний период

При глубокоснежье скорость продвижения при пастьбе нередко составляет 10—30 см в минуту при суточном ходе всего 150—300 м (рис. 43). Как уже говорилось, в подобных условиях животные стараются кормиться на одном месте. Это иногда приводит к значительному повреждению окружающего древостоя. Так, семейная группа зубров, кормившаяся двое суток на участке злакового осинника площадью 0,02 га, ощипала побеги почти с каждого куста и дерева и обглодала кору более чем на 70 осинах.

Когда передвижение по снегу связано с большими трудностями, зубры весьма неохотно меняют места пастьбы. Но по ночам, когда наст более прочен, чем днем, неоднократно наблюдались переходы зубров через перевалы и гребни хребтов (Немцев, 1988). Протяженность жировочного хода возрастает по мере ухудшения доступности и

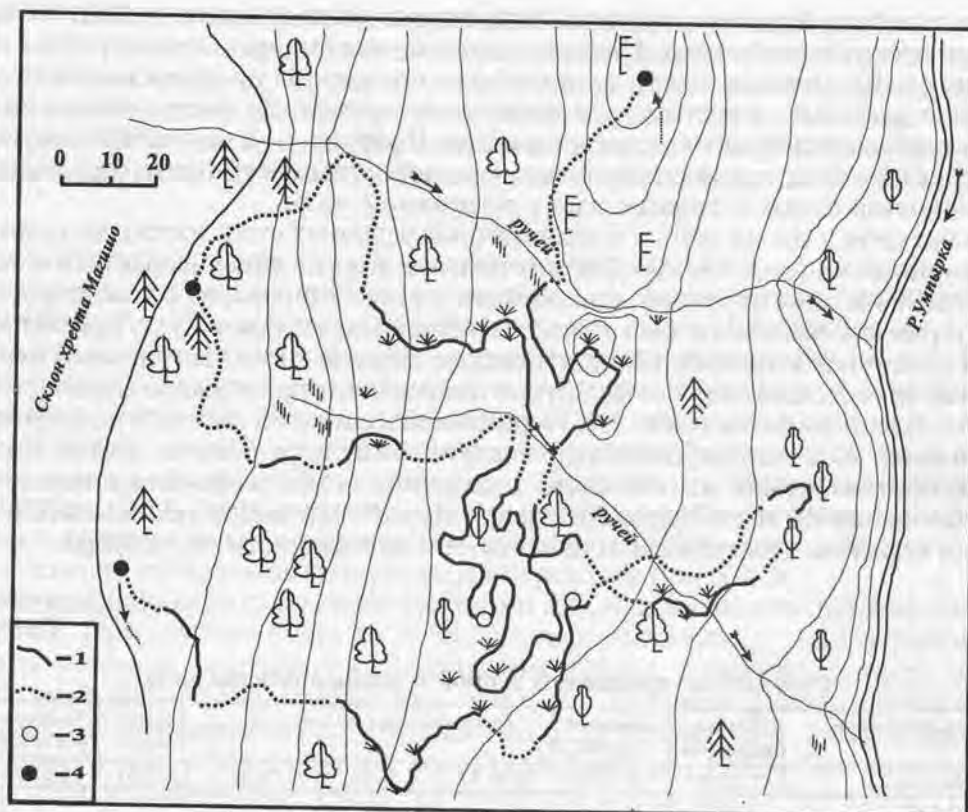


Рис. 43. Схема двухсуточного хода семьи зубров в условиях глубокого снега: 1 — пастьба; 2 — переход; 3 — дневная лежка; 4 — ночная лежка

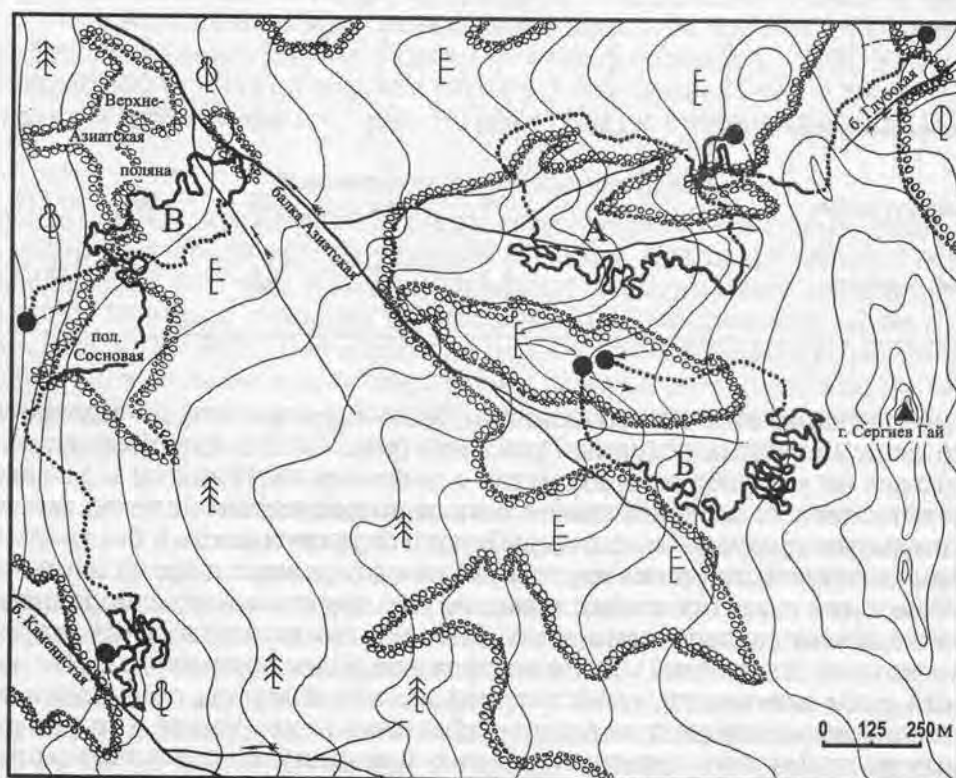


Рис. 44. Схема суточного хода различных групп зубров в период малоснежья: А — самца-одиночки; Б — группы самцов; В — самка с молодняком; обозначения см. на рис. 34.

кормности пастбищ. Впрочем, группы самцов неизменно совершают длительные переходы на протяжении всей зимы. Показательны результаты тропления группы взрослых быков (рис. 44, Б). Ночные лежки самцов были постоянны на протяжении нескольких недель и располагались в густом сосняке у границы леса. До мест пастбы на выдувах животным требовалось пройти менее километра. Поэтому 7—8 часов (90% времени бодрствования) самцы отдавали пастбе. Благодаря хорошим пастбищам, они могли позволить себе дневной отдых в течение трех с половиной часов.

Иначе вел себя в тот же день и в аналогичных условиях снежности одиночный молодой самец-одиночка (рис. 44, А). Две его ночные лежки, локализованные в березовом криволесье в 300 м одна от другой, не подталяли к утру. Это говорит о том, что зубр ночью мерз. По утрам он вынужден был пересечь несколько глубоких надувов снега и лишь через 2 км приступал к пастбе. Энергетические затраты в межпастбищный период оказались столь значительными, что животное непрерывно продолжало поглощать ветошь злаков до глубокой темноты (табл. 79). Передвигаясь с низкой скоростью, зубр преодолел за 13 часов всего 2000 метров, буквально состригая под корень сухие злаки. Таким образом, малая протяженность жировочного хода самца компенсировалась высокой степенью использования им пастбищных ресурсов. Неудачный выбор места лежек и длительные поиски кормных участков свидетельствуют о неопытности этого зубра.

Таблица 79

Результаты троплений зубров в разные сезоны года

Показатели активности	Самец-одиночка	Семейная группа	Группы самок с потомством			Группа самцов	Смешанное стадо	Брачное скопление
			16.02.97	7.06.88	21.09.96			
Дата тропления	15.02.87	18.12.93	16.02.97	7.06.88	21.09.96	15.02.97	20.07.98	4.08.78
суточный ход (м)								
до лежки	3600	250	1900	2900	3150	1700	3400	7000
после лежки	?	170	2100	1800	1400	1650	3870	4200
в том числе жировочный								
до лежки	2000	150	1200	2100	1700	1200	1970	1600
после лежки	?	90	1200	1250	1400	1270	2430	2100
количество лежек								
дневных	0	1	2	1	1	1	2	2
ночных	2	1	1	1	1	1	2	3
Время пастбищной активности (мин.)	790	720	1030	690	840	620	1140	1180
Время пастбищного покоя (мин.)	0	100	540	80	210	90	730	770
Среднесуточная скорость (м/мин.)	4,1	0,7	8,2	7,2	8,6	7,2	17,1	51,1

Тропление группы самок с молодняком было предпринято на том же хребте на следующий день в сходных погодных условиях (рис. 44, В). Характер суточного хода коров указывает на хорошее их знакомство с зимними пастбищами в данном районе. Малая крутизна лесных пастбищ вместе с их защищенностью от ветра помогали сэкономить силы стельным самкам и молодняку. Однако ограниченность и быстрое истощение зимних кормов побуждала членов группы удлинять переходы и время пастбы.

Эти наблюдения дают основания полагать, что группы самок с молодняком зимой остаются деятельными дольше, чем группы быков, и для удовлетворения потребностей в пище проходят путь, по крайней мере, в полтора раза более протяженный. Не исключено, что суточный ритм активности, свойственный в зимний период объединениям самцов, требует меньших энергетических затрат при добывании пищи, чем те, которые расходуются самочьями группами, неоднородными по полу и возрасту. В пользу такого предположения свидетельствует отношение жировочного хода к суточному, которое у самца-одиночки было равно 1:1,8, у самочьей группы 1:1,6, а у группы самцов 1:1,3 (табл. 79).

Зимнему холоду зубры успешно противостоят благодаря хорошей теплоизоляции и высокой теплоемкости шерсти, а теплоотдачу компенсируют согреванием тела за счет быстрых коротких пробежек. Кроме того, животные умело используют благоприятные микроклиматические условия зимних местообитаний. Однако совместное воздействие низкой температуры и ветра может заметно сказаться на поведении зубров. Этот показатель (так называемая «суровость погоды») вычисляется по формуле Бодмана (Кузнецов, 1969):

$$S = (1 - 0,04t) \times (1 + 0,272V),$$

где t — температура воздуха в °С, V — скорость ветра в м/сек.

Показателен следующий пример. В бассейне р. Цахвоа в ночь с 2 на 3 ноября 1975 г. при температуре -19°C и скорости ветра 9 м/сек. ($S = 11,5$) группа из 8 самок и 2 сеголеток предпочла отстой под защитой леса переходу в нижний пояс гор. Выпавший за двое последующих суток двухметровый снег отрезал животных от долины реки Малая Лаба, более благоприятной для зимовки. Зубры оказались в снежном плену. В результате, к началу января от голода пали оба теленка и шесть взрослых самок. Для сравнения можно сказать, что уже при $S = 3$ аборигенные копытные (кубанские туры и кавказские серны) не встречаются на открытых альпийских участках, предпочитая держаться в защищенных от ветра местах (Кузнецов, 1969). Даже в пихтовом лесу кавказские олени не предпринимают дневных переходов при $S > 9$.

Исключительно велико влияние снежного покрова на зимнее размещение и активность зубров. При глубине снега до 26 см, которая соответствует длине кисти стоящего животного, он мало затрудняет передвижение зубров. Снежный покров, доходящий зверю до груди (60—75 см), создает уже серьезные преграды и делает почти невозможным кормление подснежной растительностью. Для сравнения — бизоны способны добывать корм из-под снега глубиной до 120 см (McNugh, 1958). При высоте снежного покрова, превышающей расстояние от земли до плеча взрослого зубра (110 см), по рыхлому снегу могут перемещаться, и то с большим трудом, лишь крупные зубры обоих полов. В этих условиях важную адаптивную роль выполняет способность зубров сокращать свою подвижность до минимума (см. выше).

Роль снежного покрова как фактора, ограничивающего двигательную активность животных, меняется на протяжении зимы. Это во многом связано с изменением весовой нагрузки особи на след по мере ее исхудания. Показатель трудности перемещения (ПТП) по снегу оценивается как произведение давления животного (частное от деления массы на площадь его копыт) и плотности снега (Бромлей, 1959). У горных зубров, весящих около 600 кг, ПТП в среднем равен 9,2, что больше, чем у лосей (ПТП = 4,9), но меньше, чем у беловежского зубра (ПТП = 10,1) и степного бизона (ПТП = 13,6).

Активность в теплое время года

В сезоны с мало выраженным прессом отрицательных факторов среды активность зубров приобретает почти круглосуточный характер. Благодаря обилию корма животные насыщаются за 2—3 часа и подолгу отдыхают. Растет частота дневных лежек. Пастбищный покой занимает половину и более времени бодрствования. Доля жировочного хода снижается до 33—60%. В бесснежный период протяженность и траектории переходов определяются не только запасами пищи и размещением пастбищ, но также расположением солонцов, водопоев и мест с благоприятными микроклиматическими условиями. Переходы к водопоям, солонцам и на обдуваемые ветром склоны, могут занимать порядка 12—14% суточного хода.

В жаркие дни, либо на открытых солнцу и бедных водой склонах, зубры уходят на водопой иногда за 3—5 километров. В период лета, обильный кровососущими насекомыми, активность зубров смещается на темное время суток. Большую часть дня они лежат на продуваемых или затененных возвышенных местах, уткнув морду в траву. Здесь иногда удается обнаружить зубров по колыханию травы, качающейся под ударами хвоста, а также по их характерному фырканью. Одиночные животные и самки с малышами ложатся, как правило, головой к своему следу, под ветер. Вообще, для зубров характерна манера выбирать лежку, полагаясь на возможность обнаружения опасности по слуху. В отличие от них, бизоны выбирают для отдыха возвышенности с хорошим обзором (Антипова, 1965). Хотя зубры в состоянии активности могут быть встречены в любое время суток, пики активности наиболее выражены ранним утром и

в вечерние часы. Бывает и так, что особи-одиночки затрачивают около часа на пастьбу ночью. Так же подчас ведут себя и отдельные члены брачных скоплений на почве фрустрации, вызванной агрессивным поведением самцов.

В летний период не удастся выявить сколько-нибудь выраженного влияния температур, влажности и светового фактора на суточную активность зубров. Полуденной зной не мешает пастись одиночным животным в высокой траве. Хотя ливневые дожди с ветром могут сдвинуть активность на несколько часов, серьезных сбоев ритма в зависимости от погодных условий, по-видимому, не бывает.

Осенью суточный зубровый ход по своей протяженности приближается к зимнему. Еще нет снега, затрудняющего движение, но перемещения животных становятся уже менее протяженными. Рациональный выбор маршрутов, приводящий к их прямолинейности, способствует уменьшению энергетических трат в условиях сокращения площади пастбищ (рис. 45). Животные минуют малокормные районы со среднесуточной скоростью, превышающей как летнюю, так и зимнюю. Затем они подолгу, иногда пренебрегая дневным отдыхом, пасутся во фруктарниках и осинниках.

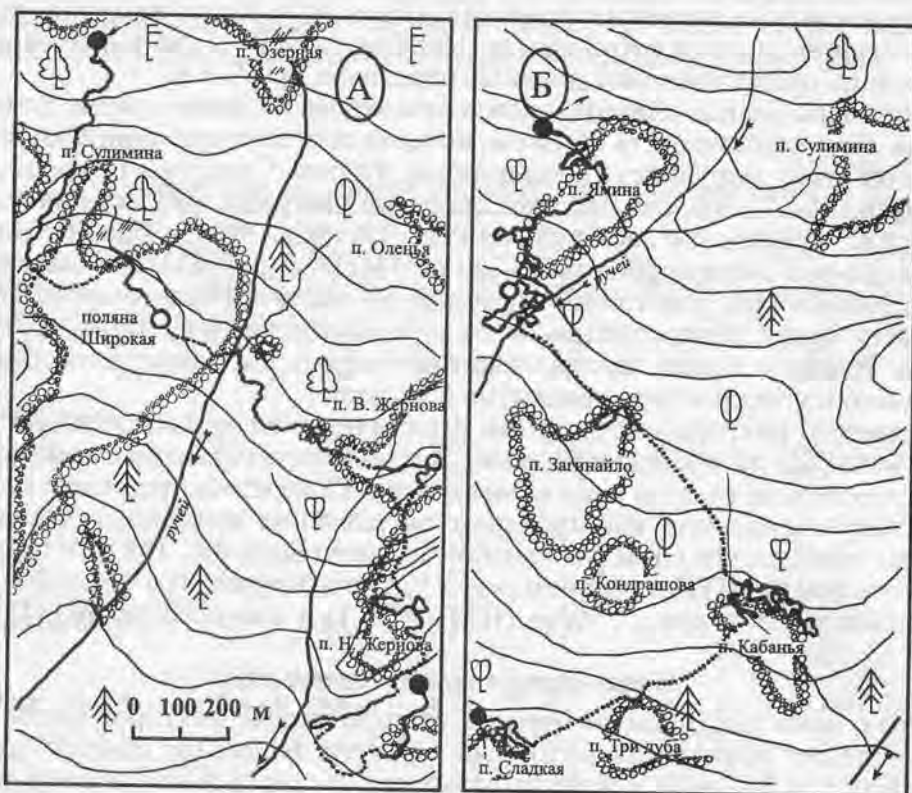


Рис. 45. Схема суточного хода группы самок с молодняком: А — в период вегетации травянистой растительности; Б — во время опада плодов в диких фруктарниках; обозначения см. на рис. 34.

Распределение разных типов активности в период гона

Для периода гона характерна высокая подвижность крупных, неустойчивых по составу скоплений в пределах небольшого района, используемого в этот сезон из года в год. Не редки многокилометровые переходы скоплений, длящиеся по 18—20 часов (рис. 46). Среднесуточная скорость хода достигает 50 м/мин. На пастьбу животные затрачивают от 4% до 29% суточного периода активности. Какой-либо единый ритм активности в группировках отсутствует: одни особи отдыхают, другие пасутся либо трогаются в путь.

Брачные объединения слабо привязаны к определенным фрагментам пастбищ. Участки передвижений и пастьбы отдельных группировок и одиночных особей перекрываются в сердцевинной зоне района брачной концентрации зубров. На площади порядка 100—500 га на короткое время собираются почти все участвующие в размножении зубры местной популяции. Время пребывания здесь животных определяется их числом. Большие скопления быстрее стравливают растительность и распадаются. Следующий пик максимальной концентрации особей в том же месте возможен по прошествии 2—8 дней.

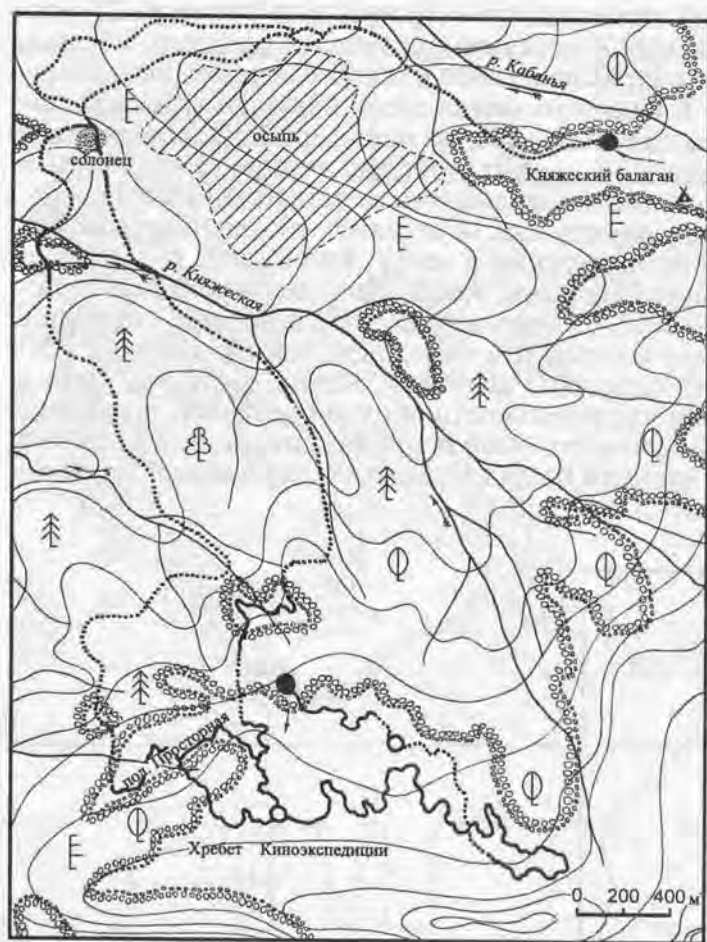


Рис. 46. Схема суточного хода брачного скопления зубров; обозначения см. на рис. 34.

Наиболее длительные наблюдения проведены на хр. Большой Бамбак. По высоте над уровнем моря, крутизне склонов, кормности и прочим характеристикам этот район является типичным местом формирования брачных агрегаций, привязанных обычно к открытым субальпийским лугам, либо к полянам у верхней границы леса.

В период наблюдений здесь держались три довольно крупные группы зубров и 12—15 животных, не участвовавших в гоне (рис. 47). Каждая группа включала самок в состоянии течки и взрослых самцов. Наиболее крупное стадо было подвижнее остальных, в нем отчетливо проявлялись агрессивность самцов и отсутствие единого ритма активности. В течение четырех суток эта группировка преодолела свыше 20 км на участке площадью 8 км². Второе объединение, состоявшее, как мы полагаем, из двух самочьих групп, к которым примкнули три быка, также носило черты слабой упорядоченности взаимоотношений между особями. Третья группировка была представлена группой самок и взрослым самцом.

На протяжении восьми суток около половины зубров проводили ночное время у верхней границы леса. Несмотря на значительную подвижность первой и второй группировок, их переходы, пастьба, отдых и половые взаимодействия были сосредоточены на учетном участке площадью около 1500 га. Примерно на двое суток животные сконцентрировались в самой высокогорной части участка, на площади менее 400 га (на схеме ограничена квадратом), после чего первая и вторая группировки вновь стали перемещаться независимо. Спустя четыре дня в верховье Княжеского ручья вновь образовалось скопление из 65 зубров. Вне учетного участка, на площади порядка 8 тыс. га леса по склонам Бамбака ценой больших усилий мы обнаружили еще 12 зубров, скрытно державшихся в лесном поясе.

В период наблюдений на Порт-Артурских полянах брачное скопление, состоявшее более чем из 40 особей, пребывало на площади порядка 215 га всего лишь четырнадцать часов (рис. 48). В скоплении присутствовали четыре взрослых быка. Сферы их террито-

риального влияния представляют собой вытопанные островки диаметром до 20 метров в центре скопления. Самки, опекаемые сексуально активными самцами, паслись всего по 2—3 часа. Трава вокруг их лежек стравлена слабо и носит следы беспорядочного топтания возбужденных животных. В еще меньшей степени нарушен травяной покров на удаленных от скоплений краях поляны. Здесь, на периферии стада держались молодые самцы. Между собой они сохраняли значительное расстояние (120—600 м) и избегали показываться на глаза матерым быкам, укрываясь за естественными преградами. В местах пребывания молодых самцов остались 16 деревьев, сломленных возбужденными быками. Те самки, которые не приходили в охоту, выпасались и отдыхали вместе с молодняком на лесных полянах площадью 9,6 га. Растительность полян использована в отдельных местах на 15—20%. Однако воздействие зубров на пастбища этим надолго и ограничилось, поскольку с рассветом скопление покинуло хребет. Безусловно, крупные брачные скопления способны заметно угнетать растительность в местах гона. Но негативные последствия их деятельности вполне обратимы, поскольку время пребывания брачных последствий на одном месте непродолжительно, а пастыба в период гона занимает не более трети времени бодрствования (в данном случае зубры кормились с 15 ч. 20 мин. до 5 ч. 35 мин.).

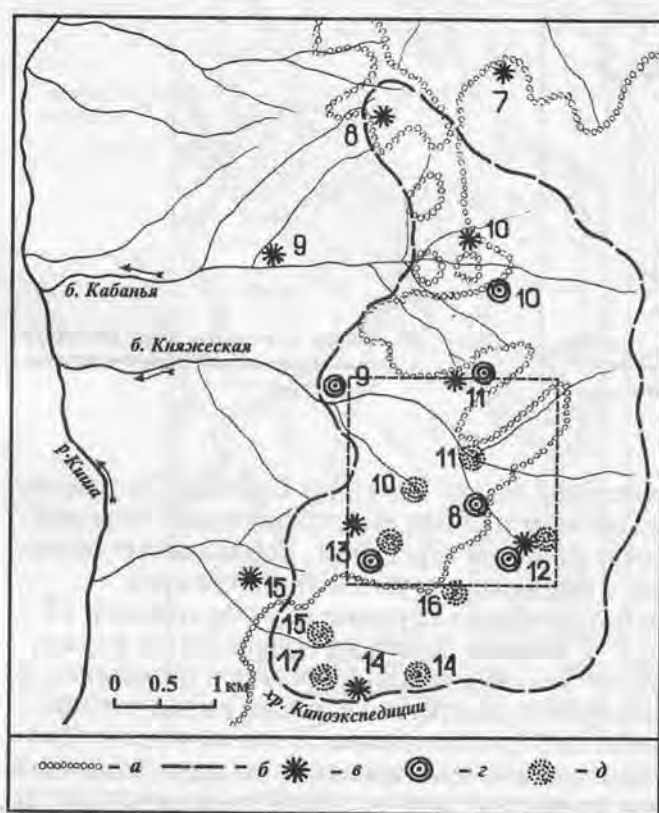


Рис. 47. Схема ночных и дневных лежек брачных группировок зубров на учетном участке № 5 (цифра рядом с лежкой указывает дату ночевки в августе 1989 г.); а — граница леса; б — граница учетного участка; ночные лежки первой (в), второй (г) и третьей (д) группировок.

Подводя итоги имеющимся сведениям по распределению активности зубров во времени, следует еще раз подчеркнуть, что влияние трофических факторов на поведение зубров проявляется летом с меньшей определенностью, нежели зимой. В теплое время года при почти неограниченных возможностях для пастыбы вкупе с быстрым восполнением энергии, затрачиваемой на кормодобывание и переходы, до 70—90% времени пастбищной активности высвобождается от пастыбы как таковой (время, затрачиваемое на жвачку, при этом не учитывается). Такое снижение уровня кормодобывания летом не ведет к снижению мобильности животных: значительное время затрачивается на посещение водоемов, «каталок» и мест с благоприятными условиями микроклимата.

Самоохранительное поведение

Для изучения оборонительных реакций зубров были проведены специальные эксперименты в природных условиях. Результаты некоторых из них показаны на рис. 49. Роль объекта, вызывающего реакцию бегства, выполнял человек, спокойно идущий

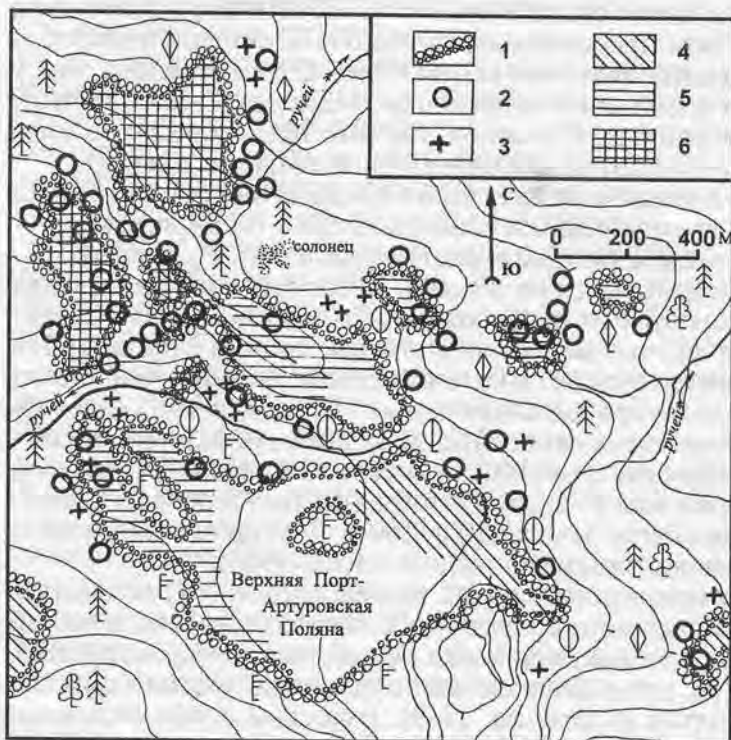


Рис. 48. Следы пребывания брачного скопления зубров (1 — граница леса; 2 — лежка зубров; 3 — дерево, поврежденное ярившимся зубром;) и степень использования животными травянистой растительности на полянах (4 — очень слабая; 5 — слабая; 6 — средняя).

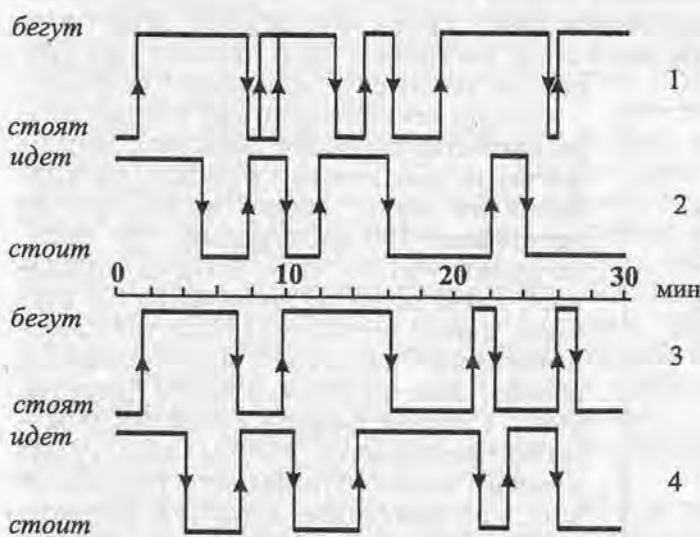


Рис. 49. Диаграмма взаимодействия группы самцов зубров (1) и человека (2), а также группы самок с приплодом (3) и человека (4) в зимнее время.

по направлению к животным. Хотя зубры в заповеднике никак не преследуются людьми, человек оказывается существом, неизменно вызывающим острый страх у этих копытных. В подобных ситуациях поведение однополых групп, состоящих из самок и из самцов, неодинаково. Самки с молодняком, казалось бы, должны больше опасаться врагов, но как раз у них испуг не ведет к паническому бегству. В этих группах вожаки более трезво оценивают меру опасности, их действия носят более целесообразный характер. Следуя за вожаком, группировка самок с потомством быстро уходит за пределы сенсорных контактов с источником опасности. Если сделать это не удалось, и преследователь спугнет животных с места два-три раза, они начинают делать частые остановки, изредка даже пасть, подпуская человека на близкое расстояние. При этом корова-вожак нередко выходит навстречу человеку в угрожающей позе.

В группах самцов «волна возбуждения» при тревоге распространяется быстрее, а тревожное состояние сохраняется дольше, т. е. их пугливость выше. Пробежав несколько минут после появления опасности и остановившись, они ловят каждый шорох. Некоторые вновь срываются с места без видимой причины. После этого, как бы опомнив-

шись после испуга, самцы убегают в более спокойное место. Убедившись в том, что человек продолжает преследование, они преодолевают почти без остановок несколько километров. Как видим, оборонительные действия самок более целесообразны, чем у самцов. Самки гибко реагируют на изменение обстановки, используя накопленный индивидуальный и групповой опыт защиты. Вероятно, именно поэтому даже в смешанных компаниях зубров вожаками бывают исключительно опытные самки.

Аборигенные кавказские зубры в подобных ситуациях также сначала отбегали на небольшое расстояние и некоторое время оставались здесь, словно оценивая, не случайна ли тревога (Филатов, 1912). Сегодня тактика избегания опасности у горных зубров такова. В момент испуга они ориентируются на вожака. После того, как тот принял решение действовать, животные удаляются от потревожившего их объекта на определенное расстояние и замирают. О том, что величина этого расстояния определяется пределами слышимости, а не видимости, говорят многочисленные наблюдения. Стоит человеку, потревожившему зубров и теперь невидимому им из-за деревьев, сделать несколько шагов даже в противоположном от животных направлении, как они срываются с места и убегают. С другой стороны, стоящий на месте человек, если даже он размахивает руками, не внушает зубрам такого страха. Чтобы остаться в пределах досягаемости звуков и запаха, зубры редко бегут дальше 100—150 м. Для сравнения можно сказать, что у бизонов эта дистанция достигает 300—450 м (Неск, 1968).

У диких беловежских зубров, по мнению некоторых исследователей (Крестовский, 1876; Карцов, 1903; Кулагин, 1919), отсутствовала какая-либо согласованность действий при тревоге. Звери разбегались врозь, и каждый действовал по собственному усмотрению. С другой стороны, есть описание того, как в Беловежской пуще стадо зубров занимало круговую оборону при нападении волков (Далматов, 1849). Взрослые особи окружили телят и не подпускали к ним хищников. Сходная тактика подробно описана и для бизонов (Allen, 1876). Ничего подобного у горных зубров Кавказского заповедника мы не наблюдали. Напротив, А.С. Немцев (1988) дважды был свидетелем того, как одиночные волки, преследующие оленей, пробегали через стадо пасущихся либо отдыхающих зубров, не вызывая у них никакой реакции.

Наши восстановленные горные зубры проявляют большое сходство с истребленными кавказскими в выборе направления бегства от опасности (рис. 50). По материалам 100 наблюдений, они предпочитают убежать не на ветер (27 эпизодов), а под ветер (49) и не вверх (25 случаев), а вниз по склону (32 случая). Аналогичным образом вели себя и аборигенные кавказские зубры (Динник, 1897). Степные бизоны, напротив, обычно убегают на ветер, группы самцов у них намного менее пугливы, чем группы самок, а возбужденные животные стараются рассмотреть испугавший их объект, вызвавший у них тревогу (Fuller, 1960; Inman, 1970; Lott, 1974). Такая ориентация по зрению есть, несомненно, адаптация к обитанию в открытых прериях.

Объяснить выбор зубрами направления бегства в горах однозначным образом невозможно. Можно думать, что они отдают предпочтение спускам перед подъемами по причине своей массивности и в силу неспособности к быстрому продолжительному бегу. Возможно, определенную роль играет также нежелание зубров, обитающих у верхней границы леса, появляться на открытых простран-

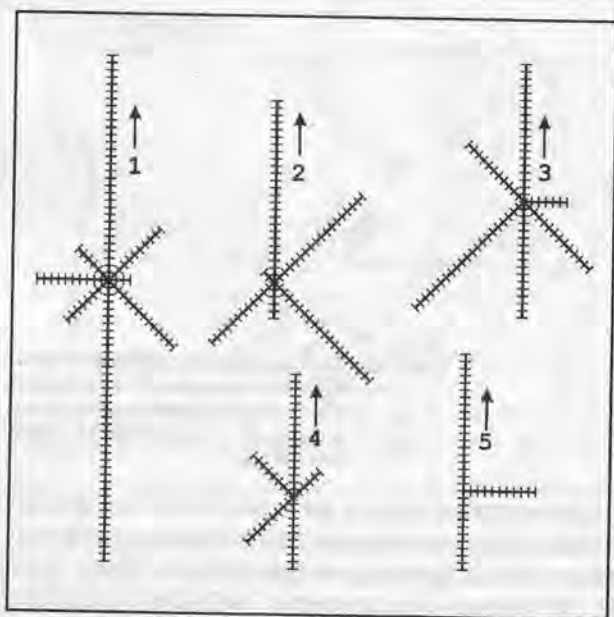


Рис. 50. Ориентировка бегства зубров от опасности (на векторах отложены результаты опытов): 1 — относительно рельефа (стрелка — направление подъема местности); 2 — относительно направления движения человека (стрелка — направление движения человека к зубрам); 3 — относительно направления движения до испуга (стрелка — направление движения до испуга); 4 — относительно соседней группы (стрелка — направление к «соседям»); 5 — относительно ветра (стрелка — направление ветра).

ствах субальпийских лугов. Бегство под ветер дает им известные преимущества в лесу, где можно положиться на слух.

Характер оборонительной реакции зубров зависит от спровоцировавшего ее стимула. Больше всего животных пугает появление людей, но и по отношению к человеку оборонительное поведение проявляется по-разному. Интенсивность его ослабевает при частых встречах с людьми и в голодные многоснежные зимы. Баскин (1976б) считает зубров вообще менее пугливыми и более агрессивными, чем бизоны. Однако, данные Филатова (1912) и наши данные противоречат этому утверждению. По мнению Немцева (1988), повышенная агрессивность и пониженная пугливость характерны для зубров, живущих в неволе под защитой человека.

Волки и медведи, судя по нашим наблюдениям, не делали попыток напасть на зубров и не обращали их в бегство. Только на первых этапах существования зубров на вольном выпасе описан случай нападения стаи волков на зубренка (Калугин, 1968а). Вопреки распространенному мнению (Гептнер и др., 1961), зрение зубров, если и уступает их слуху, несомненно, превосходит возможности зрительного канала у людей. Зрение зубров не стереоскопическое, а панорамное. Поэтому они вынуждены время от времени вскидывать голову, чтобы рассмотреть близкие объекты. Этим достигается проецирование последних на дорсальные, более чувствительные участки сетчатки (Андреев, 1979). Такие телодвижения сами по себе еще не являются свидетельством испуга животного. На тревожные стимулы зубры реагируют, полагаясь в основном на слух и обоняние. Это адаптация к обитанию в густом лесу и высокотравье. Если зрительный образ человека не подкрепляется его запахом и звуком шагов, зверь может даже приблизиться к нему, стараясь уловить его запах. Некоторые авторы ошибочно трактуют это как свидетельство любопытства или «глупости» зубров (Виноградов, 1870), хотя аналогичным образом ведут себя и другие лесные копытные, например, лоси (Язан, Глушков, 1977).

Заключение

Предложенные в этой главе материалы позволяют сделать предположение о высоком сходстве поведения восстановленных горных зубров и аборигенных кавказских и реконструировать на этом основании неизвестные особенности повадок подвида, истребленного более 60 лет тому назад.

Заслуживают внимания также результаты сопоставления особенностей поведения зубров и бизонов (Lott, 1974). Помимо ряда различий, описанных в литературе (Shackleton, 1968; Хайнд, 1975), упомянем и ряд других. Так, у горных зубров, в отличие от бизонов и беловежских зубров Польши (Jaczewski, 1958; Lott, 1974), доминирующие самцы имеют возможность добиться жизненного успеха, не изолируя себя и самку от менее успешных конкурентов. Что касается бизонов, им присуща настоящая деспотия при конкуренции самцов за самку. Кроме того, бизоны издают ряд угрожающих звуков, имеющих важное ритуальное значение для установления иерархии (Lott, 1974). Среди них: мычанье, храп, рык, сопровождающие топанье ногами и угрожающие позы. Нам не пришлось слышать подобных звуков у горных зубров. Если не считать характерного хрюканья самок, имеющих детенышей, и отрывистого мычания телят, это вообще очень молчаливые звери.

У аборигенных кавказских зубров в начале прошлого века не отмечались образования крупных группировок сексуально активных особей. Однако ранее, до начала интенсивного истребления этих животных, когда их численность была еще достаточно высокой, они подчас образовывали скопления по 50—60 голов (Динник, 1890). Происходило это и летом, чаще всего вблизи солонцов, и зимой — в наиболее благоприятных кормовых угодьях. Поэтому мы считаем ошибочным предположение Калугина (1968а, 1968б), что примесь крови бизона (не более 5—6%) у восстановленных горных зубров служит причиной их репродукции в составе брачных скоплений.

Таким образом, в настоящей главе описаны основные поведенческие особенности зубров Кавказского заповедника, что позволяет получить представление о поведении диких зубров в естественных условиях. Становление соответствующих признаков оказалось возможным исключительно благодаря длительному приспособлению животных к местным условиям, наличию обширного пастбищного пространства, обеспечивающего пищу многочисленную популяцию зубров, и практически полному отсутствию искусственной подкормки и иных форм опеки (за исключением ограничения браконьерства).

Глава 11. ОХРАНА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СОВРЕМЕННЫХ ЗУБРОВ КАВКАЗА

Факторы, определяющие существование зубров на Северо-Западном Кавказе

В наше время ни у кого не вызывает сомнений необходимость рационального использования окружающей среды. Поэтому, чтобы охранять природные популяции и управлять ими, нужно предвидеть возможные перспективы их развития и последствия разнообразных воздействий на них.

Для оценки эффективности охраны зубров в первую очередь необходимо определить, какие основные факторы лимитируют их существование и распространение. К таким факторам относятся:

- видовые и популяционные особенности зубра;
- наличие типичных для зубров местообитаний;
- воздействие человека на популяцию зубров и среду их обитания (браконьерство и другие формы антропогенного пресса).

В настоящее время разрушены сложившиеся в бывшем СССР экономические отношения, почти десять лет продолжается война в Чечне, значительная часть населения на Кавказе перешла к традиционному пути добывания пропитания — охоте. Поэтому главным фактором, ограничивающим теперь распространение зубров на Кавказе, является человек. С 1986 г. численность горных зубров сократилась более, чем в три раза (рис. 26а). Кроме того, произошли и качественные изменения. До недавнего времени зубры обитали на Кавказе в 7 пунктах. На сегодняшний день сохранилась только 1 популяция в Кавказском заповеднике и три группировки небольшой численности в Тебердинском заповеднике, Цейском заказнике и Нальчикском охотхозяйстве (глава 9).

Браконьерство является основной причиной исчезновения крупных диких животных в районах, вполне благоприятных для их обитания, за пределами заповедников Кавказа. Кроме того, оно достигло беспрецедентного уровня и на особо охраняемых природных территориях. Нелегальная добыча диких животных приняла размеры, охарактеризованные Н.Я. Динником (1909) так: «...огромное количество дичи гибнет от рук браконьеров разного калибра. В нижнем поясе гор они производят страшные опустошения. Охотничьи законы для большей части этой братии не писаны, и они бьют без всякого сожаления копытную дичь даже тогда, когда они готовы отелиться или ходят с молодыми».

Чтобы обеспечить долгосрочное выживание популяции и непрерывное развитие адаптаций, эффективная численность популяции горных зубров должна составлять не менее 620 особей, что обеспечивается стадом численностью свыше 1300 особей (Немец, 1994).

Питомники по разведению зубра не могут выполнять функцию по сохранению его страхового генофонда из-за малой численности племенного поголовья. В популяциях питомников происходит изменение генетической структуры популяции (см. главу 7). Кроме естественного имеет место бессознательный искусственный отбор, а в отношении некоторых параметров зуброводы сознательно стремятся к направленному изменению фенотипа путем племенной работы. В частности, по причинам нам не понятным, одной из задач разведения зубров в питомниках выдвигалось увеличение размеров животных (Юргенсон, 1956; Корочкина, 1958). К сожалению, эту задачу удалось осуществить, по крайней мере отчасти (см. глава 3, 4).

Для долговременного существования репродуктивно независимой популяции зубров требуется значительная территория, пригодная для их жизни. При современном уровне освоения природы подобных участков существует немного. Однако на Северо-Западном Кавказе, где до 1927 года жили дикие зубры и заповедный режим был введен еще в 1888 г., условия благоприятны для обитания крупной саморегулируемой популяции зубра.

Физико-географическая характеристика ареала зубра на Северо-Западном Кавказе

Мягкий умеренный климат, близость незамерзающих Черного и Азовского морей, исключительное многообразие физико-географических условий и сложная история

развития территории, — все это обусловило формирование на Кавказе сложного комплекса экосистем. По уровню биологического и ландшафтного разнообразия Кавказский заповедник с прилегающими территориями не имеет себе равных не только в регионе, но и далеко за его пределами. Большинство мест разведения зубров на Кавказе в разной мере уступают ему по степени соответствия потребностям данных животных. Ниже описаны условия обитания горных зубров, которые наиболее близки к тому природному окружению, в котором некогда сформировался и жил кавказский подвид, и, кроме того, наиболее благоприятные для современных зубров Кавказа.

Ареал горного зубра расположен на западе физико-географической области Большого Кавказа (Мильков, Гвоздецкий, 1976), в верхнем течении рек Белая, Большая и Малая Лаба, Сахрай, Ходзь и занимает территорию Краснодарского края, Республики Адыгея и Республики Карачаево-Черкесия. Рельеф представлен северным макросклоном Главного Кавказского хребта, включающим Боковой, Передовой и Скалистый хребты, расположенные к северу от Главного и являющиеся типичными куэстами.

Главный, или Водораздельный, хребет Кавказа сложен древними кристаллическими породами, преимущественно гранитами и гнейсами. Он характеризуется высокогорным альпийским рельефом, сформировавшимся при участии древних и современных гляциально-нивальных процессов.

Боковой и Передовой хребты сложены преимущественно палеозойскими и триасовыми отложениями и состоят из массивов и коротких хребтов, разобренных узкими горными ущельями. Для них свойственно сочетание среднегорного и высокогорного рельефа при ведущем значении первого. Скалистый хребет представляет собой высокий (1200—2300) известняковый уступ, обращенный к югу. Он растянулся на значительное расстояние с юго-востока в Дагестане на северо-запад до вершины Фишт (2804 м) на границе Краснодарского края и Адыгеи. Гребневая часть Скалистого хребта сложена верхнеюрскими известняками, сменяющимися ниже глинистыми сланцами нижней и средней юры. Подвергаясь интенсивному выветриванию, известняки южного склона Скалистого хребта приобрели причудливые формы пиков, башен, гротов. Скалистый хребет разбит на отдельные асимметричные блоки глубокими горными долинами рек Бзыбь, Хацавитая, Ходзь, Кума и др. Среднее и нижнее течение этих рек является наиболее удобным местом зимнего обитания горных зубров.

Между хребтами залегает зона южной сланцевой депрессии, сложенной мягкими легко размываемыми глинистыми сланцами юры. В рельефе она представлена продольными долинами рек Закан, Умпырка, Ачипста, Алоус, Аспидная, Туровая, Гефо, Безымянная. Участки этих долин отделены друг от друга седловинами, соединяющими Передовой хребет с северными отрогами Главного хребта. На таких седловинах расположены перевалы Умпырский, Трю, Аспидный, куда в конце лета поднимается основная часть населения зубров.

По климатическим условиям пастбищное пространство зубров относится к влажной западной подобласти высокогорной климатической области Кавказа (Алисов, 1969). Оно находится в сфере воздействия, с одной стороны, влажных воздушных масс Средиземноморья и Атлантики, с другой, — сухих континентальных масс, формирующихся над пространствами внутренних областей Евразии. С высоты более 2000 м преобладающее значение приобретает западный перенос воздуха, что обуславливает повышенную увлажненность этой территории. Годовое количество осадков в западной части ареала зубра превышает 3000 мм.

Высокогорья, лежащие выше 3000 м над уровнем моря, находятся уже в условиях циркуляции свободной атмосферы. Для них характерно повышенное количество ультрафиолетовой радиации и низкие значения теплового баланса, выпадение осадков преимущественно в твердом виде (Мильков, Гвоздецкий, 1976). Кроме того, сложный горный рельеф обуславливает высотную зональность климата и создает большое разнообразие местных климатов.

Среднегодовая температура для исследуемой территории, из расчета средней высоты его над уровнем моря 1500 м, составляет около 5°C. С изменением высоты над уровнем моря на 500 м изменение средней годовой температуры составляет в среднем 2,5°. Среднемесячные минимальные и максимальные температуры воздуха, по данным метеостанций (Агроклиматический справочник..., 1981), представлены в табл. 80.

Среднемесячные температуры воздуха

Метеостанция	Абсолютная высота, м н. у. м.	Температура, °С	
		январь	июль
Гузерибль	670	- 3.1	+ 17.8
Киша	775	- 3.8	+ 16.5
Бескес	832	- 1.8	+ 17.5

В высокогорье абсолютный минимум температуры воздуха достигает -28°C , абсолютный максимум — $+25^{\circ}\text{C}$. Основную часть осадков, выпадающих за год, составляет снег. Распределение снежного покрова в области обитания горных зубров крайне неравномерно и зависит от совокупного влияния многих факторов: высоты над уровнем моря, экспозиции и крутизны склонов, особенностей микрорельефа, растительного покрова местности (Насимович, 1936). На склонах южной экспозиции как в лесном, так и в луговом поясах снежный покров не бывает значительным. В солнечные дни снег существенно утоньшается или полностью стаивает. На северных же, теневых склонах, в понижениях рельефа образуются мощные снежные толщи. Характеристика снежного покрова, по отдельным показателям метеостанций (Агроклиматический справочник..., 1981), приведена в табл. 81.

Таблица 81

Общая характеристика снежного покрова

Метеостанция	Абсолютная высота, м н. у. м.	Число дней со снежным покровом	Средние многолетние даты		Средняя высота снега из наибольших декадных высот, см
			появления	исчезновения	
Гузерибль	670	65	21.11	03.04	38
Киша	775	78	18.11	04.04	39
Бескес	832	49	17.11	24.03	24

Район обитания горных зубров охватывает почти весь спектр высотной зональности, характерный для Западного Кавказа. Наибольшее распространение имеет горно-лесной ландшафт, приуроченный к высотам от 200 до 2000 м. Средние температуры воздуха выше 0°C наблюдаются 250—300 дней в году, выше 5°C — 200—250 дней.

Большая часть занятого зубрами пространства (57%) покрыта лесами, и среди них преобладают пихтарники (44%), развивающиеся на склонах высотой 1200—2300 м. В пихтарниках бассейна Малой Лабы встречаются обширные площади пихтово-еловых и чистых еловых лесов (2,2%) до высоты 1500—1700 м. С высоты 1500—1700 м среди пихтарников все чаще появляются поляны и прогалины, занятые лесным крупнотравьем, а также группы высокогорного клена, под кронами которого развивается пышный травяной покров высотой 1,0—1,5 м с преобладанием широколиственной и папоротников. Подобные сообщества получили название «парковых кленовников».

Подчиненный ярус пихтарников часто представлен буком восточным. На высотах 500—1500 м он господствует, образуя буковые леса (30,7%). Бук обычно формирует чистые высокоствольные древостои, иногда с примесью других широколиственных пород. Встречаются и смешанные буково-пихтовые леса. В буковых и буково-пихтовых лесах встречаются клены остролистный и полевой, липа кавказская, явор. На западе ареала зубра буковые леса нередко поднимаются до верхней границы леса (2000 м), превращаясь в низкорослые криволесья высотой не более 1,5—2 м.

На высотах до 900—1000 м по южным склонам поднимаются дубовые леса (2,1%), выше сменяющиеся букняками. В зависимости от условий местообитания здесь встречаются четыре вида дуба: скальный, грузинский, черешчатый и дуб Гартвиса. В подчиненных ярусах обычно произрастают граб обыкновенный, груша кавказская, яблоня восточная и ясень обыкновенный. Из кустарников — азалия, лещина обыкновенная, шиповники, боярышники.

В долинах рек по галечниковым отмелям и речным террасам до высоты 1700—1800 м произрастают ольшаники из ольхи серой и клейкой.

Севернее Кавказского заповедника распространены вторичные леса с преобладанием граба (2,1%), каштана (1,3%), груши, осины или их сочетания. Они формируются при нарушении коренных древостоев под влиянием как естественных (обвалы, сели), так и антропогенных (рубки, пожары) причин.

У верхней границы леса на высотах 1600—2000 м по полянам встречаются заросли субальпийского высокоотравья высотой 2,5—3 м.

С высоты 1800—1900 м пихтарники сменяются преимущественно березовым, а также кленовым и буково-кленовым криволесьем (7,7%). На крутых южных склонах и скалах до 2300 м произрастают сосняки (5,6%) с господством сосны Сосновского с примесью березы, рябины, ели и пихты. Выше горно-лесной пояс смыкается с горно-луговым.

Широкие, более или менее ровные склоны в пределах 1800—2400 м заняты настоящими субальпийскими лугами, основу которых составляют злаки: вейник тростниковидный, мятлик длиннолистный, костер пестрый, овсяница пестрая, овсец пушистый и др. Им сопутствует многочисленная группа разнотравья. Средние температуры воздуха выше 0°C наблюдаются 180—200 дней в году, выше 5°C — около 4 месяцев. Заросли рододендрона кавказского занимают обширные пространства северных склонов, выше 2000 м переходя в субальпийские, а затем и альпийские луга.

В нижней части альпийского пояса (2200—2500 м), кроме пестроовсянничников, значительное место принадлежит низкотравным злаковым лугам с участием разнотравья. В верхней части альпийского пояса (выше 2400 м) широко распространена пестрая группа мелкотравников (1,5—2 см высотой) или пятен альпийских ковров, в состав которых входят приземистые многолетники из разнотравья, луковичные и клубеньковые растения. Здесь преобладают крутые и каменистые склоны, осыпи и скалы с пионерными группировками растений. Средние температуры воздуха выше 0°C держатся 100—150 дней в году, выше 5°C — более 60 дней.

В пределах 2700—3000 м обособливается субнивальный пояс. Под крохотными островками растительности, в основном лишайников и мхов, реже — отдельных цветковых растений, наблюдаются только начальные стадии почвообразования.

На самых высоких горных вершинах и гребнях хребтов более 3000 м над уровнем моря фрагментами выражен нивальный ландшафт. Он занимает 16% освоенной зубрами территории (8,7 км²). Это область физического выветривания при круглогодичных отрицательных температурах воздуха и почти полном замирании почвенно-растительных процессов.

С точки зрения геоботанического районирования ареал зубра расположен в Северокавказской провинции Кавказской горной области лугов и лесов, на стыке трех административных округов — Майкопского, Лабинского и Сочинского, включающих 9 геоботанических округов (Голгофская, 1987). Флора насчитывает около 3000 видов, из которых более половины (около 1700) — сосудистые растения, выявлено более 720 видов грибов, многочисленны мхи, лишайники, водоросли. В составе дендрофлоры 165 видов: 142 листопадных, 16 вечнозеленых лиственных, 7 хвойных (Акатов, 1999). Высокотравная флора насчитывает 967 видов, лесная флора — 900 видов. Значительное количество видов эндемичны для Кавказа вообще и для ареала зубра в частности. Всего отмечено 416 эндемиков (26,2%) (Семагина, 1999). Из общего числа эндемиков 24% составляют представители лесного пояса, 16% — виды, относящиеся к лесному и луговому поясу, 60% — к луговому поясу.

Занимающий большую часть ареала зубра Кавказский заповедник — один из центров произрастания реликтовых растений — представителей доледниковых флор Кавказа. В заповеднике отмечены 169 реликтов (Семагина, 1999). В составе дендрофлоры 22% видов третичные и ледниковые реликты. Почти все современные лесообразующие породы относятся к группе древних лесных флор. В подлеске хвойных и широколиственных лесов широко представлены реликтовые колхидские кустарники: вечнозеленые (рододендроны, падубы, лавровишня, плющи) и листопадные (чубушник кавказский, азалия, кавказская черника и др.). К числу доледниковых реликтовых видов относятся тис ягодный и самшит колхидский. Группа адвентивных видов на территории заповедника включает 10 видов (Голгофская, 1987).

Наиболее многочисленной экологической группой растений являются мезофиты (60%) — растения, требующие умеренного увлажнения и минерального богатства. Группа петрофитов составляет 17% видов — их обитание связано с участками каменистых осыпей, обнажениями коренных пород. С повышенным почвенным увлажнением связаны 13% видов, а 10% — ксерофиты.

Фаунистическое богатство в районах обитания горных зубров сложилось на стыке Циркумбореальной и Центрально-Азиатской подобластей, Европейской лесной и Нагорно-Азиатской провинций и двух округов — Кавказского лесного и Кавказского горно-лугового. Здесь обитает 83 вида млекопитающих (включая местные подвиды), 198 видов птиц (в том числе 112 гнездящихся), 12 видов земноводных, 15 — рептилий, 21 — рыб, а также около 10 000 видов насекомых и других беспозвоночных. Реликтовые и эндемичные формы среди млекопитающих составляют 22%, птиц — более 40%, рептилий — 31%, амфибий — 67%, рыб — 80% (Заповедники СССР..., 1990).

В последнее время состав фауны изменяется под влиянием человека. На Северо-Западном Кавказе в течение последнего столетия исчезли кавказский зубр, переднеазиатский леопард и другие виды. В то же время, здесь интродуцированы енотовидная собака, алтайский подвид белки обыкновенной, американская норка. В результате многолетних усилий и огромных материальных затрат восстановлен горный зубр.

До середины неогена Кавказ существовал в виде острова. Именно в этот островной период сформировалась своеобразная кавказская флора и фауна. Здесь корни высокого эндемизма видов на Кавказе. Смыкание Кавказа с сушей Закавказья и более южных стран привело к проникновению сюда растений и животных Передней Азии. Европейские элементы фауны и флоры могли проникнуть на Кавказ через Малую Азию, так как в области проливов Босфор и Дарданеллы в то время существовал сухопутный мост.

Весьма сильно отразилось на развитии флоры и фауны Кавказа четвертичное оледенение. Ледники отесняли ландшафты гребневой части к подножью и на равнины Предкавказья. В то же самое время, ледяные покровы Русской равнины отесняли флору и фауну ее северных и средних областей к югу. Четвертичное оледенение послужило причиной массового вымирания теплолюбивых организмов у северного подножия Главного Кавказского хребта. Неогеновые виды смогли сохраниться в ледниковые эпохи в мало затронутых ледниковыми влияниями закавказских убежищах, в частности, в Колхиде.

Таким образом выглядят условия, в которых сформировался кавказский подвид зубра и сейчас восстановлен горный зубр. И для сохранения популяции горного зубра одной из основных задач является сохранение необходимого для его жизни ландшафта.

Перспективы роста и охраны популяции горного зубра

Пространственная структура популяции, сложившаяся вместе с развитием горных зубров, позволяет им эффективно использовать ресурсы среды и служит механизмом для поддержания оптимальной плотности населения (см. главу 9). Емкости зубровых пастбищ в Кавказском заповеднике достаточно для зимовки не более, чем 700 животных (Александров, Голгофская, 1965). Вместе с тем, по причине их избирательности даже в отношении самых кормных стадий и наличия возможностей для миграций в предгорья, в КГЗ никогда не оставалось на зиму более 600 зубров. Заповедная и незаповедная части ареала представляют собой сезонные пастбища, и в зимнее время треть особей регулярно спускается в предгорья на сопредельные с заповедником участки. Остальные животные ограничиваются местными перекочевками. Вместе с тем, существуют локальные различия в темпах прироста поголовья зубров. Так, в 1980-е годы в заповеднике прирост поголовья снизился до 3,3% (численность зубров приблизилась к верхнему пределу емкости среды), тогда как за его пределами наблюдался высокий прирост — 14%. Поскольку имеющиеся на прилегающей территории кормовые ресурсы способны обеспечить существование значительно большего количества особей зубров. Так как рост населения горных зубров в немалой степени лимитирован емкостью зимних пастбищ вне заповедника, необходимо оценить этот важный фактор популяционной динамики.

Обследование территории, пригодной для обитания зубров вне Кавказского заповедника, проведено на площади 85 400 га в Майкопском районе Республики Адыгея и

в Мостовском районе Краснодарского края (рис. 51). При определении предпочтительности стадий, запаса и доступности корма, использовались методики и критерии, предложенные В.Н. Александровым и К.Ю. Голгофской (1965).



Рис. 51. Обследованные территории за пределами Кавказского заповедника в Республике Адыгея (1) и Краснодарском крае (2), пригодные для обитания зубров (85 400 га); характеристики даны в табл. 82.

ского края — их на 10% больше (табл. 82). Это объясняется тем, что в первом доля луговых пастбищ в 2 раза меньше, чем во втором, и они практически полностью используются под выпас сельскохозяйственных животных. Здесь также низка доля лесных пастбищ, хотя степень облесенности территории выше. Как показали наблюдения, лесные массивы Адыгеи севернее поселка Новопрохладный в значительной мере состоят из древостоев, не содержащих кормовых растений зубров. Их лесные пастбища на левом берегу реки Белая занимают только 30% облесенной территории, тогда как на правом — 70%. Кстати, именно здесь, на склонах хребта Дудугуш, относительная площадь наиболее ценных в кормовом отношении насаждений (с господством осины) особенно высока и может сравниться только со станциями в долине реки Бугунжа Краснодарского края. Ожинники этого района значительно превосходят по площади аналогичные угодья Республики Адыгея.

Природно-климатические условия незаповедной части ареала зубра варьируют в широких пределах (табл. 82). Трофическая ситуация различается даже в близкорасположенных биотопах. Хотя почти половина обследованных угодий не в состоянии обеспечить зубров сезонными, в первую очередь, зимними кормами, в нивелированных и малоснежных предгорьях имеются весьма благоприятные условия для зимовки животных. Одно из наиболее важных достоинств обсуждаемой территории заключается в том, что доступность древесно-веточных кормов незначительно изменяется по сезонам года. В частности, пастбища, содержащие ожину, сокращаются здесь даже в самые многоснежные зимы не более чем на 25% площади.

Ожиново-овсяницево-выпаса в Кавказском заповеднике дают в основном 0,5—2 ц/га воздушно-сухой кормовой массы (Александров, Голгофская, 1965). Предгорные пастбища характеризуются гораздо большей кормностью. Даже глазомерная оценка обилия растений ожины на одинаковой площади в однотипных угодьях Гузериписьского лесхоза и Северного отдела Кавказского заповедника говорит о явном преобладании запаса зеленой массы в пользу первого. Но поскольку мы не выявляли его методом укоса, то принимаем условно, что незаповедные ожиновые пастбища характеризуются кормовой массой 1 ц/га в воздушно-сухом состоянии. Тогда весь запас зимне-зеленых

Непригодные для зимовки зубров участки в пределах обследованной территории занимают около 49% всей площади. Наряду со скалистыми и крутосклонными землями сюда входят растительные формации, не имеющие в своем составе зимних кормов. К ним относятся: азалиевые дубняки, папоротниковые и рододендровые букняки, падубовый и рододендроновый букопихтарники, мертвопокровные пихтарники, заросли кавказского рододендрона и некоторые другие. В Адыгее кормовые угодья зубров занимают 40% изученной территории, в обследованном районе Краснодар-

кормов на обследованной территории может быть оценен в 10800 ц в воздушно-сухом состоянии. Определив запас живой осины (по Шенникову, 1938) и количество пригодной коры и веток на единицу ее объема (Александров, Голгофская, 1965), можно вычислить запас кормовой массы, содержащейся в осинниках. Приняв допущение, что на зимовках за пределами заповедника на долю зубров приходится лишь 25% наличного количества корма, можно определить фактический ежегодный запас кормовой массы. В целом по обследованной территории он составляет 50 000 ц: 21 000 — в Адыгее и 29 000 — в Краснодарском крае. Вместе с тем, в регионе имеется значительный неучтенный кормовой резерв. Его величина не поддается точному определению и складывается из запасов травянистых кормов на неиспользуемых под выпас скота последлесных пространствах, а также из коры и веток охотно поедаемых зубрами граба, ясеня, бересклета и других древесных пород. Кроме того, как уже говорилось, лесные уголья зубров в предгорьях приурочены к вырубкам, возобновляющимся порослью мягколиственных пород, ценных в кормовом отношении. Запас коры и веточного корма, а также их доступность здесь выше, чем в аналогичных типах леса Кавказского заповедника, где насаждения беднее подлеском и подростом. На основании изложенного можно утверждать, что кормность обследованной территории, как минимум, в 3,5 раза превышает зимнюю кормовую емкость близкого ей по площади района обитания зубров в КГЗ.

Таблица 82

Характеристика обследованных зимних пастбищ горных зубров за пределами Кавказского заповедника в Республике Адыгея и в Краснодарском крае

Типы угодий	Республика Адыгея		Краснодарский край		Всего	
	площадь (га)	%	площадь (га)	%	площадь (га)	%
Общая площадь обследованной территории	39400	100	46000	100	85400	100
Крутосклонные и скалистые участки	1500	4	3000	7	4500	5
Облесенная территория	30700	78	26000	56	56700	66
Общая площадь лесных пастбищ	15900	40	21800	47	37700	44
Насаждения с господством осины	4800	12	6400	14	11200	13
Насаждения других пород с участием осины	6900	17	8800	19	15700	18
Ожиновые и овсяницевоы пастбища	4200	11	6600	14	10800	13
Общая площадь луговых пастбищ	7200	18	17000	37	24200	28
Последлесные пастбища	1900	5	11000	22	12900	15
Участки хозяйственного использования полян	6200	16	8200	18	14400	17
Субальпийские луга	700	2	6000	13	6700	8
Участки хозяйственного использования лугов	700	2	3500	8	4200	5

Зубр является не только потребителем корма, но и влияет на его возобновление. Оптимальная плотность популяции травоядных лежит ниже уровня, за которым нарушается баланс воспроизводства и потребления продукции пастбищ (Коли, 1979). Исходя из расчета средней суточной потребности взрослого зубра в 36 кг зеленого корма (8 кг в воздушно-сухом состоянии), для благополучной зимовки в течение 135 дней одному животному необходимо наличие не менее 10 ц основных кормов. Запасы и доступность корма на обследованной территории позволяют, таким образом, обитать в течение зимы не менее чем 5000 зубров. Впрочем, это не означает, что по прошествии определенного времени их количество здесь обязательно достигнет указанной величины. Кормовые площади — отнюдь не единственный фактор роста численности и распределения травоядных (Наумов, 1963). Пищевые ресурсы незаповедной части ареала зубра еще далеко не исчерпаны, т. к. в настоящее время здесь обитает зимой не более 200 животных. До тех пор пока их численность не превысит оптимальную, зубры не будут оказывать заметного отрицательного влияния на состояние лесонасаждений и их возобновление и вступать в противоречие с интересами лесного хозяйства и местного животноводства.

В отношении экономики лесного хозяйства целесообразной плотностью населения горных зубров в предгорьях следует считать такую, которая была бы максималь-

ной, но при этом не угрожала целостности и продуктивности природных биоценозов и приносила выгоду, превышающую затраты на предупреждение ущерба местообитаниям. Этому условию отвечает средняя плотность популяции зубров в обследованном районе около 50 голов на 1000 га. Вместе с тем, уже при плотности 10 голов на 1000 га в популяции диких зубров действуют механизмы ограничения рождаемости и, следовательно, численности (глава 9). Поэтому можно утверждать, что указанная плотность популяции не будет достигнута, а «избыточное» поголовье может изыматься (отлов для выпуска в других районах, лицензионный отстрел и др.) без всякого вреда для популяции.

Пространственная структура зубровой популяции динамична и сложна, за счет чего обеспечивается ее высокая устойчивость и саморегуляция. В заповеднике горные зубры располагают обширнейшими летними, а за его пределами — зимними пастбищами. Первые дают возможность зубрам избежать конкуренции с сельскохозяйственными животными в летний период, вторые — позволяют им выжить в самый тяжелый сезон года и принести потомство. В пределах основных сезонных пастбищ имеются участки, обладающие благоприятными возможностями для жизни определенной части населения в течение всего года. Зубры, обитающие круглогодично на охраняемой территории, представляют собой резервную часть поголовья, гарантированную от прямого истребления, от контактов с домашним скотом и т. д. Существующие постоянно вне заповедника территориальные группировки способны обеспечивать устойчивый рост численности всей популяции за счет высоких темпов локального воспроизводства. Наконец, номадная часть населения, объединяющая треть поголовья, поддерживает оптимальную плотность зубров в течение года в пределах всего ареала посредством сезонных миграций. Отнесение того или иного индивида к одному из названных элементов популяционной структуры невозможно из-за их слабой территориальной привязанности и постоянного перемешивания. Тем не менее, без учета главных особенностей внутривидовой организации зубров нельзя планировать мероприятия, направленные на их сохранение и использование.

Зубры не нарушают естественного хода развития фитоценозов заповедника (Калугин, 1968б). Это связано с огромной кормовой емкостью их летних пастбищ площадью 100 тыс. га (Александров, Голгофская, 1965) и низкой плотностью населения зубров — 1 гол./1000 га. Плотность популяции на зимовках в обычные годы составляет 8 голов на 1000 га и лишь в экстремальные зимы она возрастает до 20 гол./1000 га.

На Северо-Западном Кавказе в последние годы активизировалась природоохранная деятельность. Ее следствием стало возвращение в состав заповедника Лагонакского нагорья, организация природного парка в районах зимовки зубров вне заповедника, придание некоторым из них статуса особо охраняемых природных территорий. В 1999 г. вышеупомянутые территории вместе с Кавказским заповедником включены в список Всемирного Природного Наследия ЮНЕСКО номинацией «Западный Кавказ».

Вместе с тем, само по себе укрепление правовой основы функционирования особо охраняемых природных территорий в Республике Адыгея и Краснодарском крае и даже признание их уникальности мировым сообществом не способны вывести из кризиса популяции копытных и хищных животных. Необходимы оперативные и решительные практические меры по организации действенной охраны всей территории, объединенной номинацией «Западный Кавказ», от всех видов браконьерства и других нарушений, строгая регламентация рекреационной деятельности вокруг Кавказского заповедника, ограничение, а для некоторых животных и полный запрет охоты в охотугодьях Краснодарского края и Карачаево-Черкесии, создание научной стратегии восстановления и сохранения наиболее уязвимых видов, оптимизация хозяйственной деятельности и внутренней инфраструктуры Кавказского заповедника.

В настоящее время плотность зубрового населения в пределах Кавказского заповедника сохраняется на оптимальном уровне, и в отсутствие пресса браконьерства все существенные параметры популяции поддерживаются за счет саморегуляции. Поэтому биотехническая работа с данным видом может ограничиваться мероприятиями по улучшению минерального питания путем закладки солонцов в районах массового отела, профилактикой эпизоотий и селективным изъятием больных и травмированных животных.

Номадная часть населения зубров как никакая другая подвержена воздействию разнообразных факторов среды и испытывает все превратности откочевки за 10—30 км от границ заповедника, где браконьерство развито значительно сильнее и возрастает опас-

ность распространения инфекций и инвазий домашнего скота. Для сохранения этой части популяции, помимо указанных выше биотехнических мероприятий, необходимо коренное усиление охотинспекционного надзора за путями миграций животных и обработка антигельминтиком (напр. фенотиразином) естественных и искусственных солонцов, посещаемых дикими и домашними копытными. За пределами заповедника охрана зубров, живущих там постоянно или проводящих только зимние месяцы, оставляет желать лучшего. Бессистемный выпас крупного рогатого скота и лошадей ведет к деградации луговых пастбищ и заболачиванию естественных водоемов, ухудшает санитарное состояние территории (Немцев, 1988). Таким образом, природная среда в этой части ареала зубра испытывает значительное антропогенное воздействие.

В дополнение к рекомендованным выше охранным мероприятиям, на прилегающей к заповеднику территории следует незамедлительно приступить к реализации специальной программы по спасению зубров (Немцев, 1994; 1996). Ее основные положения состоят в следующем:

1. Поддержание саморегулируемой популяции.

В отличие от других вольных зубровых стад популяция горного зубра занимает достаточно обширный ареал и не нуждается в дополнительной подкормке. Таким образом, не происходит нарушения естественного процесса борьбы за существование, превращающего вольно живущих зубров в полудомашних животных. Благодаря целостности сравнительно большого ареала поддерживается взаимодействие внутривидовых группировок животных, что обеспечивает способность к саморегуляции населения горных зубров. До тех пор, пока их количество не возрастет до уровня эффективной численности в 600 голов, тактика охраны и управления зубрами должна неизбежно модифицироваться и строиться на основе территориально-дифференцированного подхода. Его реализация предусматривает:

- контроль целостности ареала, при котором уделяется особое внимание к тем участкам, где вследствие изреживания популяции намечаются разрывы;

- специальное зонирование ареала горного зубра с выделением трех зон, различающихся по их значению для сохранения зубра:

- (I) местообитания, входящие в особо охраняемые природные территории;

- (II) зоны риска, где давление лимитирующих факторов наиболее выражено;

- (III) территории промежуточного статуса, занимающие незаповедную часть ареала и требующие наиболее гибкой тактики природопользования и охраны.

2. Дифференциация мер охраны в ареале.

Ядром ареала горного зубра является Кавказский заповедник. Как показал опыт их длительного вольного обитания, территория заповедника явно недостаточна для сохранения популяции в наиболее ответственный зимний период. Осуществление надежной охраны зубров предусматривает решение следующих насущных вопросов:

- создание сети особо охраняемых природных территорий и «экологических коридоров» между ними и территорией заповедника, способных дать убежище мигрирующей части населения зубров и обеспечить их пищевыми ресурсами;

- выделение вокруг заповедника обширной буферной зоны, обеспеченной надежной охраной с введением запрета охоты;

- оптимизация границ и совершенствование режима особо охраняемых природных территорий региона, чтобы исключить деструктивные воздействия на местообитания зубров (ведение рубок главного пользования, прокладка новых дорог, бесконтрольная закладка солонцов и т. д.);

- постоянный охотинспекционный контроль и круглогодичное патрулирование оперативными группами незаповедной части ареала зубра;

- частичное перекрытие (шлагбаумами или иными способами) лесовозных дорог, не используемых в данное время по прямому назначению, поскольку эти дороги облегчают браконьерам проникновение вглубь лесных массивов;

- усиление контроля за выдачей и использованием лицензий на отстрел охотничьих животных, обеспечение ими прежде всего местных жителей за исключением лиц, ранее привлекавшихся к ответственности за нарушение правил и сроков охоты;

- значительное увеличение размера штрафа за отстрел зубра в смежных с заповедником районах;

- обеспечение неотвратимости наказания за раскрытые преступления в отношении редких видов растений и животных, включая зубра;

— установление максимально гибкой системы регулирования охоты в регионе в целом, а в районах резкого снижения численности зубров — оперативный запрет всякой охоты на период, необходимый для восстановления их численности;

— направление усилий охотобществ и охотхозяйств на действенную биотехническую работу по созданию условий активного воспроизводства зубра и других диких животных.

3. Координация мер по сохранению горных зубров.

Охрана зубров невозможна без объединения усилий специалистов, занимающихся охраной природы, научных работников, без действенной общественной поддержки соответствующих мер, прежде всего, со стороны местного населения. Конкретные меры сводятся к следующему:

— создание в региональных органах охраны природы постоянных комиссий по контролю за состоянием, охраной и воспроизводством зубров и других особо ценных объектов биоразнообразия в регионе;

— разработка маршрутов и организация познавательного и экологического туризма вокруг КГЗ для знакомства с зубром, олицетворяющим облик уходящей первобытной природы;

— регулярная информация в СМИ о состоянии популяции зубров, осуществляемых мерах по их охране и эффективности последних;

— включение в программы школ и высших учебных заведения Краснодарского края и Республики Адыгея обстоятельных экологических разделов, разъясняющих, в частности, цели и способы сохранения зубров и других видов редких животных и растений юга России.

4. Мониторинг популяции и научные исследования.

Важнейшие условия сохранения любого редкого вида — своевременное выявление неблагоприятных для его будущего изменений. Поэтому необходимо постоянное слежение за состоянием популяции горного зубра, регулярные научные исследования, фиксирующие движения его численности, изменения половозрастной структуры, поведения и фенооблика. Научное обеспечение сохранения зубра должно включать следующие компоненты:

— ежегодные учеты животных в Кавказском заповеднике и на смежных территориях;

— оценка жизнеспособности популяции и отдельных территориальных подразделений;

— анализ изменений среды обитания зубров посредством дистанционного зондирования;

— исследования экологии, поведения и морфологии зубров, продолжающие многолетние ряды наблюдений в заповеднике, а также сравнительные исследования в районах, в разной мере испытывающих антропогенное воздействие.

В сложившейся кризисной ситуации особая ответственность за спасение и изучение зубров ложится на Кавказский заповедник. В его непосредственные задачи входит:

— мониторинг численности и структуры популяции зубров;

— оценка уровня жизнеспособности населения зубров;

— разработка стратегии охраны, управления и использования зубровой популяции;

— организация патрулирования наиболее браконьероопасных участков ареала вблизи заповедника;

— контроль выполнения природоохранного законодательства в зоне влияния Кавказского заповедника;

— разработка комплекса биотехнических мероприятий по сохранению зубра.

5. Правовые основы и финансирование мероприятий по программе.

На Северо-Западном Кавказе обитает единственная в мире популяция горных зубров. Она представляет собой ценнейшее национальное достояние и, в силу своей редкости и малочисленности, должна обладать соответствующим статусом. В 1996 г. горные зубры были необоснованно отнесены к охотничьим видам. Между тем, и в Краснодарском крае, и в Республике Адыгея они включены в Красную книгу. Обеспечение благополучия с таким трудом восстановленных животных, гарантии их выживания в будущем — задача не местного и не узковедомственного, но общегосударственного значения. Свою долю ответственности за ее решение несут органы власти как субъектов Российской Федерации — Краснодарского края, Республики Адыгея, Карачаево-Черкесской Республики, так и федерального уровня. Соответствующие правовые нормы определены федеральными законами РФ «О животном мире», «Об особо охраняемых природных территориях», а также подписанными РФ международными соглашениями

— «Конвенцией о сохранении биологического разнообразия» и «Конвенцией о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения» (CITES). Охрана и изучение горных зубров признаны необходимыми и достойными всяческой поддержки на различных международных форумах: на советско-польской научно-практической конференции по проблеме восстановления и изучения зубров (Беловежская пуца, июнь 1987 г.), на заседании группы по зубру МСОП (Сочи, октябрь 1988 г.), на симпозиуме по проблемам сохранения зубров (Беловежская пуца, март 1992 г.), одобрена Рабочей группой по зубрам при Госкомэкологии России (Москва, февраль 2000 г.) и т. д. (Стратегия сохранения..., 2002).

Основополагающее значение в системе мер по сохранению горных зубров имеют:

- принятие и последовательное осуществление программы сохранения горных зубров;
- разработка планов действия регионального уровня, конкретизирующих и детализирующих положение общей программы;
- координирование на региональном уровне через специальную комиссию действий по реализации намеченной системы мер;
- выделение финансовых средств для осуществления запланированных мероприятий как из внебюджетных источников, так и из госбюджета при приоритетном значении последнего.

Настоящей программой определены главные направления деятельности по сохранению горного зубра на Северо-Западном Кавказе. Однако меняющаяся обстановка неизбежно потребует их корректировки и детализации, дополнения намеченных мер, в связи с чем оперативные планы действий в этой области должны подвергаться пересмотру и обновлению не реже, чем по истечении каждого трехгодичного периода.

Использование горных зубров

В настоящее время горные зубры помимо научного имеют для человечества также культурное значение как восстановленная форма крупного животного, как пример творческой деятельности человека. В перспективе они несомненно могут приобрести также утилитарно-хозяйственное и спортивно-охотничье значение.

Мясо зубров довольно грубо и волокнисто, по качеству оно уступает мясу домашнего скота (Динник, 1910). Особенно жестко оно у взрослых быков и старых зверей. Иногда по этой причине, а также вследствие сильного мускусного запаха в период брачного сезона, оно совершенно непригодно в пищу. Лучшими вкусовыми качествами обладает мясо самок и молодых зубров. Мясо взрослых зверей рекомендуется, перед приготовлением из него пищи, вымачивать в уксусе или молоке (Карцов, 1903). Знающие охотники времен Кубанской охоты при варке зубриного мяса помещали в бульон пустой стеклянный полуштоф, в результате мясо приобретало нежный вкус (Шильдер, 1895). Этот рецепт был апробирован авторами настоящей главы с использованием мяса горных зубров, проверка дала весьма положительный результат. По данным Виноградова (1871), «...русские военные отряды находили на кошах и в аулах нагорной полосы громадное количество зубриного мяса, приготовленного на всевозможный манер».

В XIX и начале XX вв. кожа зубров подвергалась выделке и в Беловежской пуце, и на Кавказе. В Беловежье из зубровой кожи сыромятной выделки изготовлялась конская сбруя. Зубр дает тяжелую и рыхлую кожу, составляющую 12—15% живого веса и иногда превышающую 100 кг (Калугин, 1968б). Кожа кастрированных животных и самок более тонкая и легкая, чем у самцов. Шкуры зубров могут использоваться для изготовления меховых ковров и одежды, которые по носкости превосходят медвежьи. Шерсть зубров можно использовать для изготовления различных вязаных и войлочных изделий, однако она ломка, поэтому ее лучше использовать в смеси с шерстью овец и коз. По мнению Эрны Мор (Mohr, 1952), вязаный жилет, изготовленный из шерсти зубра, сохранял свойственный зубру мускусный запах и настолько раздражал кожу даже через белье, что к носке оказался непригодным. Однако, по сведениям Калугина (1968б), стирка в горячей воде устраняет указанные недостатки изделий из шерсти зубра. Роговые чехлы зубров могут использоваться для изготовления винных кубков, украшений и пр.

Кроме того, горные зубры являются ценным объектом для гибридизации с крупным рогатым скотом. Некоторыми учеными отмечается, что в настоящее время численность

зубра слишком низка, чтобы они имели «утилитарно-хозяйственное значение» (Соколов, 1959; Гептнер и др. 1961). Вместе с тем они могут использоваться уже сейчас в мясной и кожевенной промышленности путем получения их гибридов с крупным рогатым скотом (КРС). Шкура таких гибридов обладает большей прочностью и упругостью (Рубцова, 1980), кроме того, такие гибриды характеризуются ярко выраженным гетерозисом (Карцов, 1903; Иванов, 1910; Иванов, Филипченко, 1915; Фортунатов, 1922; Соколов, 1959 и др.).

Первые опыты по межвидовой гибридизации зубров проводились Леопольдом Валицким в 1847—1857 гг. (Карцов, 1903). Широкомасштабные исследования по гибридизации зубров велись в Аскании-Нова (см. главу 2). При гибридизации с крупным рогатым скотом обычно скрещивали домашнюю корову с самцом зубра. Гибридные животные отличаются крупными размерами, как тягловые животные — большой работоспособностью. Одним из признаков гибридов является быстрое эмбриональное развитие, проявляющееся в большом весе теленка при рождении, а также высоком темпе роста и развития в течение первого года жизни (Шумов, Рубцова, 1980). Так, при скрещивании зубробизона с серым украинским скотом вес гибрида при рождении составил 50,3 кг (самец), 43,0 кг (самка), тогда как новорожденный зубробизон весит 24,0 кг, а серый украинский скот — 28,0 кг (Мокеев, Журавков, 1935).

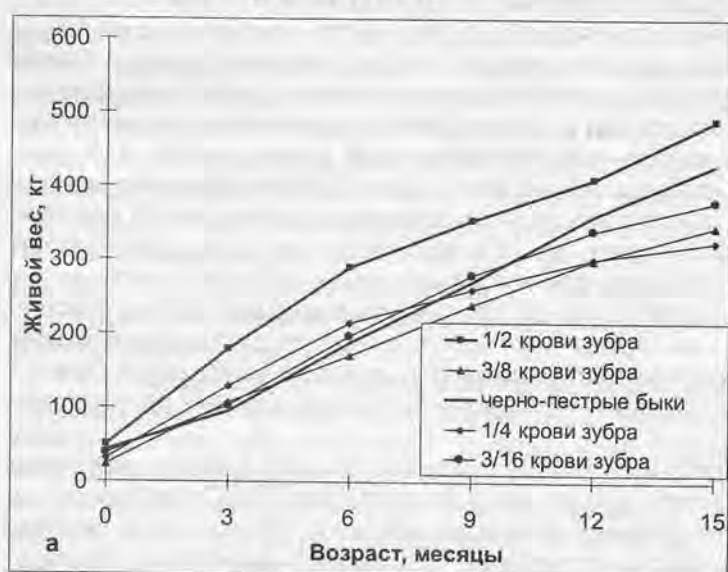


Рис. 52. Возрастная динамика живого веса зубровых гибридов разной кровности и домашнего скота: а — самцы, б — самки, по Шумову и Рубцовой (1980).

При скрещивании зубра-самца с коровой черно-пестрой породы средний вес тела гибридов первого поколения при рождении составил 49,5—56,3 кг (самцы) и 39,7 кг (самки), при том, что бычки черно-пестрой породы весят 42,8 кг, а телочки — 36,1 кг (Kraśińska, 1963, 1971a; Kraśińska, Pucek, 1967).

Вес гибридов первого поколения (F_1) зубра с коровами красной польской породы при рождении у самок составлял 39,0—48,0 кг, телята КРС — 36,0 кг, телята зубра — 27,6 кг. При скрещивании домашних быков с зубровыми коровами средний вес при рождении гибридов первого поколения составлял у самцов 30,0 кг, у самок — 28,0 кг (Dehnel, 1961; Kraśińska, 1963, 1969).

Темпы роста гибридов F_1 в первый год жизни также характеризуются высокой интенсивностью (рис. 52). Полугодовальные самцы-гибриды превышали по весу домашних быков черно-пестрой и красной польской пород на 44%, а годовалые — на 14%. Самки в возрасте 6 месяцев превышали по весу домашних телок на 23% (Kraśińska, 1979).

Основные проблемы для широкомасштабного получения гибридов КРС с зубрами связаны со значительными размерами плода по сравнению с коровой, что часто приводит к трудным отелам или нерастелам, сопровождающимся гибелью маток.

Возможно, использование коров крупных пород скота позво-

лит преодолеть эту проблему. Опыты по скрещиванию самца горного зубра с коровами мясной шортгорнской породы проводились на Опорном пункте (в станице Андрюки Краснодарского края) Кубанского сельскохозяйственного института в конце 1970-х годов. Были получены 2 гибридные телочки, проблем при отелах не наблюдалось. Однако со смертью руководителя этой программы проф. Н.И. Нусова, работы были свернуты.

Кавказский заповедник может поставлять горных зубров для расселения в других местах, для использования в селекционных целях и т. д. Здесь отработана техника отлова взрослых особей и телят, функционируют стационарные ловушки оригинальной конструкции, апробированы различные методы транспортировки животных (Немцев, 1983в). Учитывая сильнопересеченную местность, перевозка клеток с животными возможна только вертолетом на расстояние 20 км до ближайших автомобильных дорог.

В настоящее время горные зубры могут использоваться в культурно-эстетических целях: для показа туристам и «охоты с фотоаппаратом» в охранной зоне заповедника и на смежных территориях. Это возможно, например, в Псебайском и Даховском заказниках на специально оборудованных солонцах и местах подкормки. Дикие зубры в естественных местообитаниях производят неизгладимое впечатление, гармонично вписываются в величественные пейзажи Кавказа и являются в этом случае ценностью, не имеющей денежного выражения. Однако в будущем они могли бы служить источником значительной прибыли, являясь объектом охотничьего туризма, в том числе иностранного. Зубры не имеют себе равных по размеру и силе среди наземных млекопитающих Европы. Охота на них увлекательна и зрелищна, а трофеи доставят удовлетворение самому взыскательному охотнику. Доход от реализации лицензии и продукции отстрела целесообразно использовать для развития охранной и научно-исследовательской деятельности. Помимо эффекта от лицензионного отстрела, добыча зубров даст ценный научный материал.

Без ущерба для воспроизводства популяции, при достижении промысловой численности зубров, можно будет ежегодно изымать до 10% поголовья незаповедных частей ареала. Следует подчеркнуть, что спортивно-охотничье освоение зубровой популяции возможно и оправдано только после достижения ею уровня минимальной жизнеспособной численности (около 1500 голов), на строго научной основе в специализированном хозяйстве. В отечественной практике охотхозяйств такого типа пока не существует. Основные экологические принципы его организации на Северо-Западном Кавказе представляются нам в следующем виде.

I. Территориальной основой охотничьего хозяйства должны стать районы обитания незаповедной экологической группировки зубров, общей площадью 55000 га в верховьях рек Сахрай и Ходзь. Из-за склонности зубров к кочевкам объектом промысла, в сущности, будет являться вся мигрирующая часть популяции, а не только животные, обитающие в границах данного хозяйства. Хозяйственно-допустимая плотность зубров должна быть меньше предельной кормовой продуктивности всей территории (Данилов и др., 1966). Дикие копытные в предгорьях вполне обеспечены пищей на зарастающих второстепенными породами вырубках, поэтому критерием чрезмерно высокой плотности популяции зубров явится повреждение ими подроста ценных видов — пихты, бука, дуба. Плотность, при которой изъятие животных становится нецелесообразным, будет характеризоваться отсутствием летом брачных скоплений зубров и использованием ими зимой только самых предпочитаемых кормов — осины, граба, ивы, бересклета.

II. Организация и планирование добычи зубров, нормирование их промысла предполагают бонитировку угодий. При их классификации должны учитываться кормность и ремизность стадий, трудоемкость промысла, встречаемость животных и т. д. Поскольку охотхозяйственная оценка угодий для зубра никогда не проводилась, мы предлагаем лишь ее предварительный вариант, основанный на собственных наблюдениях и литературных материалах (Александров, Голгофская, 1965). По мере накопления данных классификация может быть уточнена.

1-й класс — отличные угодья. Недавние сплошные вырубки, возобновляющиеся мягколиственными породами (липа, осина, ольха), листовенные молодняки не старше 20 лет с преобладанием осины. Степень защищенности угодий наивысшая, кормовая база обильна и разнообразна. Встречаемость зубров в раннезимний период — 32,6% (от числа всех обитающих вне заповедника). Трудоемкость промысла невелика, но несколько выше, чем во 2-ом классе из-за густого подлеска.

2-й класс — хорошие угодья. Ожинники и осинники, особенно злаковые. Защищенность осинников хорошая, ожинников — плохая. Кормовая база очень хорошая,

представлена как древесно-веточными, так и зимне-зелеными кормами. Встречаемость зубров поздней осенью — 28,4%. Трудоемкость промысла минимальна.

3-й класс — удовлетворительные угодья. Грушники, приречные ясеневники и смешанно-широколиственные леса. Степень защищенности первых двух формаций удовлетворительная, третьей — хорошая. Кормовая база хорошая, но ее емкость невысока из-за ограниченности площади данных угодий. Встречаемость зубров в начале зимы — 22,9%, трудоемкость промысла удовлетворительная.

4-й класс — посредственные угодья. Папоротниковые букняки и широко распространенные ольшаники. Защищенность последних довольно высокая. Основные кормовые растения в зимний период существенного распространения не имеют, но второстепенные корма обычны. Встречаемость зубров — 12,7%. Трудоемкость промысла сравнительно высокая.

5-й класс — плохие угодья. Вторичные березняки, азалиевые дубняки, летние пастбища сельхозскота. Защищенность угодий, кроме последних, удовлетворительная. Кормовая база бедна, и в нормальные по снежности зимы зубров не привлекает. Встречаемость их здесь — 3,4%. Промыслового значения угодья не имеют.

III. Численность, структура и состояние поголовья зубров в хозяйстве должны быть под постоянным наблюдением, чтобы иметь возможность прогнозировать изменение ресурсов животных и корректировать планы их использования (Банников, 1962). Количество особей вне заповедника возрастает осенью и сокращается весной за счет мигрантов на неодинаковое число в различные годы, поэтому размер изъятия следует устанавливать ежегодно не на основе общих закономерностей колебания численности зубров, а путем многостороннего анализа ситуации, сложившейся к началу промысла. Это требует тесной кооперации со специалистами заповедника в получении данных:

- по метеофенологической обстановке в пределах ареала;
- по смертности и рождаемости, численности и территориальному распределению зубров в сезоны, предшествующие прогнозируемому;
- по изменению емкости их угодий вследствие сельскохозяйственного и промышленного освоения региона и т. д.

IV. Охотничий промысел явится мощным фактором воздействия на популяцию горных зубров и степень его влияния будет зависеть от интенсивности и форм добычи. Учитывая, что зубр относится к легко истребимым видам по причине своей малой плодовитости и представляет исключительный интерес во многих отношениях, размер пользования должен ежегодно согласовываться с Ученым советом Кавказского заповедника. Использоваться может лишь та часть поголовья, которая в сезон охоты имеется в хозяйстве сверх количества, призванного обеспечить воспроизводство локального незаповедного населения. В летний период оно состоит преимущественно из самок с сеголетками. Самцов и яловых зубриц здесь в 5 раз меньше, чем в заповеднике. К ноябрю, иногда декабрю, структура населения выравнивается за счет подкочевки самок с годовиками и старше, а также части взрослых быков.

В течение последних десяти лет (1990—2000 гг.) структура поголовья в этом районе в обычные зимы имеет следующий вид: половозрелые самцы составляют 20,6%, взрослые зубрицы — 40,3%, сеголетки — 18,2%, годовалые телята — 11,9%. На наш взгляд, добыча младших возрастных групп нецелесообразна до тех пор, пока не потребуются сдерживать рост популяции, чтобы выровнять соотношение «пастбище — копытные». Преимущественный отстрел взрослых ведет к снижению биомассы стада, но в данном случае оно будет невелико, поскольку не преследуется цель получения максимального уровня добычи, а в первую очередь удовлетворяются рекреационные потребности и речь идет о 2—3 десятках животных в год.

Размер ежегодного изъятия животных обычно устанавливается на основе состояния пастбищ (Язан, 1975). Поскольку их деградации под влиянием зубров не наблюдается, промысловая нагрузка должна быть ниже ежегодного прироста незаповедного населения, т. е. не более 10%.

Лимитированная добыча зубра должна служить и целям селекции, поэтому изъятие больных, травмированных и имеющих выраженные экстерьерные недостатки особей будет способствовать оздоровлению популяции в целом. Принимая во внимание редкость зубров и большую научную ценность материалов по их морфологии, непременным условием охоты должна стать сдача в научный отдел КГЗ морфометрических данных и черепа каждого отстреленного зубра.

V. С точки зрения наиболее рационального использования поголовья, т. е. получения максимального количества продукции высоких товарных достоинств от минимального числа животных, промысел зубров выгоднее всего проводить в ноябре и декабре. Сжатые сроки охоты не будут вести к выработке у них излишней пугливости. К этому времени основная масса зубров откочевывает в предгорья из более высоких ландшафтных зон, где заканчивается выпас домашнего скота, сбор грибов, массовый туризм, начинается промысловая охота на других копытных, лиственные молодняки светлеют после листопада, выпадает первый снег и т. д. У зубров к ноябрю остевые волосы удлиняются, образуется густая подпушь и убойный вес животных достигает наибольшей величины, т. е. звери представляют максимальную ценность, как трофеи (Калугин, 19686). Хорошее физическое состояние животных, живость их поведения, красота осеннего леса и прочие обстоятельства делают охоту в это время чрезвычайно эмоциональной, отчего ее эстетическое и психологическое воздействие гораздо сильнее, чем в другие сезоны (Иогансен, 1959).

В вопросе о сроках промысла зубров помимо максимальной охотничьей результативности немаловажен и биологический аспект. Изъятие части особей в начале зимы менее болезненно для популяции, т. к. сокращает число потребителей кормов, создает лучшие условия зимовки для оставшихся животных и снижает нагрузку на пастбища. Кроме того, животные не подвергаются беспокойству в самый тяжелый для них период года.

При разработке юридического статуса восстановленного горного зубра необходимо принимать во внимание уникальность данной формы. Современные горные зубры происходят от большего числа основателей, чем зубры остальных форм (см. главу 2). Более того, в процессе развития популяции никогда не происходило дробление ее репродуктивной части на мелкие группы. Большую часть истории своего существования на Кавказе животные жили в условиях вольной популяции, без подкормки и других форм опеки со стороны человека. Следовательно, с самого начала восстановления горных зубров до настоящего времени они имели наиболее богатый генофонд и наиболее благоприятные условия существования и преобразований под контролем естественного отбора. В результате, современные горные зубры приобрели адаптации к локальным условиям среды, в частности, диагностические признаки этой формы получают объяснение с позиций приспособления к горным условиям (см. главы 3 и 4). В отличие от всех остальных зубровых стад они превратились в саморегулируемую популяцию, структура которой определяется, главным образом, внутренними факторами (см. главу 9). Все это позволило выделить их в самостоятельный подвид *Bison bonasus montanus* Rautian et al.

Данный подвид заслуживает охраны сам по себе вне зависимости от других форм зубров. В отличие от последних горные зубры живут только в природных условиях и только на Северо-Западном Кавказе, их нет ни в питомниках, ни в зоопарках. На фоне общего ухудшения положения мировой популяции зубров (Животченко, 1983; Язан, Немцев, 1985; др.) горный зубр представляет собой отрядное исключение, как результат дальновидного планирования и успешного осуществления мероприятия по восполнению, казалось бы, необратимой утраты, понесенной фауной страны. Горный зубр принципиально отличается от ряда форм животных, возникших стихийно и ранее не встречавшихся в природе. Таких, например, как широко распространенные теперь помеси домашних свиней с различными подвидами кабана, гибридные формы оленей, косуль, белок и проч. (Жирнов и др., 1976). В отличие от них горный зубр прошел этап адаптации в природной среде и стал поистине естественным и диким членом сообществ Северо-Западного Кавказа. На сегодняшний день, когда он прочно занял место своего аборигенного предшественника в качестве естественного элемента биогеоценозов, необходима охрана горного зубра как составная часть охраны биоценозов в целом. В отличие от условно восстановленных беловежских и подавляющей части кавказско-беловежских животных, зубры Северо-Западного Кавказа представляют собой элемент коадаптированной системы, и их утрата означает выпадение существенного элемента структуры и, следовательно, чревата разрушением нормального хода сукцессий горных экосистем этого региона. В настоящее время угроза их утраты все еще сохраняется. Вместе с тем, при должной охране этой формы возможно увеличение ее численности в природе до нескольких тысяч экземпляров. Именно Кавказский заповедник с прилегающими землями является наиболее перспективным местом для существования природной популяции, способной гарантировать сохранение вида зубра. Принимая во внимание неосуществимость задачи по полному восстановлению исторического ареала зубра как в Евразии в целом, так и на Кавказе, охрана горных зубров в месте их современного обитания, несомненно, имеет приоритетное значение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги настоящей работы, отметим, что она преследовала цель сравнительного анализа ранее опубликованных и оригинальных данных по истории развития, морфологии, генетике и разным аспектам экологии и охраны зубров на Кавказе. В этой связи, она характеризует не только зубров этого региона, но и вид в целом. Особое внимание мы уделили различиям между животными, живущими в неволе, в вольных стадах и в полностью свободном состоянии. В результате выявлены существенные изменения зубров, оказавшихся вне естественной среды обитания. Их значение недооценивалось в предшествующих исследованиях, материалом которых служили главным образом полувольные животные. Сказанное хорошо видно из сравнения основных морфометрических характеристик, приведенных в настоящей работе (главы 3, 4) с данными фундаментальных сводок И.И. Соколова (1959), В.Г. Гептнера и соавторов (1961) и К.К. Флорова (1979). Таким образом, проведенное сравнительное исследование зубров Кавказа указывает на необходимость пересмотра существующих представлений о зубрах в целом.

Другой важнейшей задачей настоящей работы являлась разносторонняя характеристика и формирование отношения к зубрам, населяющим Северо-Западный Кавказ в настоящее время. Явная переоценка роли родословных данных и недооценка созидательной роли естественного развития в природной обстановке приводила некоторых исследователей к выводу о «неполноценности» современных горных зубров (*B. bonasus montanus*) в связи с тем, что они имеют примесь американского бизона. Переоценка значимости этого факта связана с тем, что данные о межвидовой гибридизации в естественных условиях до недавнего прошлого были немногочисленны и обрывочны. Однако в настоящее время накоплен обширный материал, показывающий, что межвидовые и даже межродовые гибриды регулярно возникают в природе, причем это не таит никакой опасности для нормального существования видов (Панов, 1989). В частности, ряд генетических исследований последних лет показывает, что многие (если не большинство) вольные популяции современных американских бизонов несут существенную примесь крупного рогатого скота (Janecsek et al., 1996; Ward et al., 2001). В данном случае речь идет о более отдаленной (межродовой) гибридизации. Однако никто не предлагает на этом основании уничтожить популяции, в которых обнаружены последствия гибридизации. В случае же горных зубров гибриды-основатели не имели примеси КРС, и величина примеси бизона невелика.

Следует отметить, что в большинстве случаев межвидовая гибридизация является негативным фактором, снижающим стабильность индивидуального развития и, следовательно, общую приспособленность популяции. Однако у гибридов зубров и бизонов любой кровности не наблюдается никаких негативных отклонений и, по крайней мере в некоторых условиях, они превосходят по жизнеспособности и плодовитости родительские виды (см. главу 2). Исследование по асимметрии зубро-бизонов подтверждает, что они превосходят зубров по стабильности развития (см. главу 5). Кроме того, гибридизация является не единственным фактором, способным разрушить стабильность и адаптированность. В случае зубров огромная роль принадлежит чрезвычайно высокому инбридингу, который продолжает расти с каждым новым поколением и приводит к падению генетического разнообразия. Последнее ограничивает не только приспособленность современных животных, но и потенциальную возможность адаптации у будущих поколений. Еще одним негативным фактором является длительное существование в неволе. В настоящее время более половины мирового поголовья зубров живет в питомниках и зоопарках (ЕВРВ), что, как показали наши исследования, приводит к

изменению практически всех существенных параметров по сравнению с животными природных популяций. Остальные зубры живут в небольших вольных стадах (менее 300 голов) и также находятся в зависимости от человека, что препятствует сохранению и развитию нормальных адаптаций.

Поэтому, обсуждая значение горных зубров Северо-Западного Кавказа для сохранения вида зубр в целом, необходимо решить, которое из зол является более существенным — постепенная деградация зубров по причине ненормальных внешних и внутренних факторов или наличие примеси близкого вида, негативных последствий которой никогда не наблюдалось. При этом следует иметь в виду, что негативные проявления инбридинга и преобразований в неволе будут со временем усиливаться, тогда как значение имеющейся у горных зубров примеси бизона будет только снижаться в процессе совершенствования адаптаций в исторически типичной для зубра природной обстановке. В этой связи, нельзя исключить, что может настать такой момент, когда единственной формой, способной жить в природе, окажется горный зубр. Ценность этой формы определяется также тем, что она раньше других современных зубров была выпущена в природную среду и сформировала весь комплекс характеристик вида зубр, практически не нарушенный последствиями содержания в неволе. Поэтому именно она может служить для изучения особенностей данного вида и исправления ошибочных представлений о его биологии, сформировавшихся в результате использования полудомашних животных в качестве эталона.

Современные популяции зубров Кавказа были созданы после полного истребления кавказского подвида, и их генофонд более чем на 90% унаследован от равнинных беловежских зубров. Работы по созданию вольно живущей популяции были начаты на территории Кавказского заповедника в 1940 г., т. е. через 13 лет после исчезновения аборигенных зубров. Первые животные были привезены из заповедника Аскания-Нова и имели значительную примесь американских бизонов. Впоследствии их скрещивали с чистокровными кавказско-беловежскими самцами, пока кровность по бизону не была снижена до запланированного уровня 1/16 (около 6%). Эта задача была выполнена к 1960 г., и все стадо (около 200 животных) было выпущено на территорию заповедника, так что контроль за дальнейшим развитием популяции перешел к естественным факторам. Задача натурализации зубров в условиях горной местности Кавказского заповедника и прилегающих территорий была решена в 70—80-х годах. Благодаря развитой у зубра системе заботы о потомстве, индивидуальные поведенческие адаптации приобретали характер поведенческих традиций и способствовали выживанию и быстрому росту численности популяции.

Краниологическое исследование современных зубров показало, что все вольные популяции очень близки друг другу, и по большинству количественных признаков внутривидовая изменчивость превосходит различия между популяциями. При таком положении вещей крайне важно поддерживать дифференциацию между локальными популяциями. В этом отношении трудно переоценить значение современных зубров Кавказского заповедника. Последние не только образовали самую крупную популяцию, происходящую от наибольшего числа основателей, но и стали наиболее своеобразной популяцией современных зубров, что позволяет рассматривать их как самостоятельный подвид (Раутиан и др., 2000б). Как показало наше исследование, их своеобразие ни в коей мере не связано с присутствием в родословной степных бизонов. Какие-то «намекы» на сходство с бизонами удастся усмотреть только в чрезмерно (для зубра) широко расставленных роговых стержнях, тогда как сами стержни, их длина, толщина и т. д. типичны для зубров и резко отличаются от бizonных. Более того, из всех современных форм зубров *B. b. montanus* демонстрирует наибольшее сходство с кавказским подвидом. Это свидетельствует о выполнении задачи получения животных, приближающихся к аборигенным зубрам.

В то же время, животные, выращенные в неволе, значительно уклоняются по краниометрическим признакам от животных как из современных, так и истребленных природных популяций. Эффект питомника наблюдается не только у зубров, но и у бизонов и состоит главным образом в увеличении средних значений большинства параметров. Эти изменения, по-видимому, пока еще носят обратимый характер. Об этом свидетельствует сходство современных вольных популяций беловежских, кавказско-беловежских и горных зубров друг с другом и с животными, жившими до Первой мировой войны. Однако нам не известны ни конкретные механизмы, приводящие к

морфологическим изменениям в питомниках, ни механизмы, позволившие ныне вольным животным возвращаться к предковому типу.

Выявленные закономерности изменчивости черепа зубров в естественной среде и в условиях питомника справедливы и в отношении промеров тела. Изменение промеров горных зубров во времени указывает на высокие темпы приспособления к горным условиям, в частности, приобретения сходства с кавказским подвидом. Зубры, разводимые в питомниках, значительно отличаются от вольно живущих зубров всех изученных форм, главным образом увеличением средних величин промеров. Таким образом, и по соматометрическим признакам удается проследить изменения у зубров в неволе и возвращение к предковому типу при создании вольных популяций. Эти данные указывают на большое значение условий существования для формирования морфологических признаков.

Для оценки стабильности индивидуального развития была изучена флуктуирующая асимметрия по признакам черепа. Средние значения данного показателя значительно варьируют в популяциях зубров и показывают явную корреляцию с генетической структурой (уровень полиморфизма, инбридинг), витальными характеристиками и условиями существования. Одним из факторов, отрицательно влияющих на устойчивость онтогенеза (повышающим асимметрию), является содержание в неволе. Стабильность индивидуального развития падает в ряду *V. b. caucasicus* — *V. b. bonasus* XIX и начало XX века и современные вольно живущие зубры из Цейского заказника — *V. b. montanus* — современные вольные зубры Беловежской пуши (Беларусь) — кавказско-беловежские зубры питомника ОГЗ — зубры питомников ПТЗ (кавказско-беловежская и беловежская линии разведения) и польской части Беловежской пуши — зубры Пшинского питомника (плесской линии). Современные вольно живущие зубры отличаются от животных, выращенных в питомнике, достоверно более низкими показателями асимметрии черепа. Зубры беловежской линии разведения, при прочих равных условиях, уступают кавказско-беловежским по стабильности развития (как в условиях питомника, так и в вольных популяциях). Состояние популяции плесских зубров существенно хуже, чем всех остальных. Зубры, обитающие на Северо-Западном Кавказе, недостоверно отличаются по показателю стабильности онтогенеза от других современных вольных популяций; их состояние можно оценить как вполне удовлетворительное.

В качестве еще одного показателя дестабилизации развития мы использовали нарушение положения коренных зубов в зубном ряду. Средневыборочные значения этого параметра увеличиваются в ряду *V. b. caucasicus* — *V. b. montanus* — современные вольно живущие зубры (Цейский заказник и Беловежская пуша) — зубры питомника ОГЗ — *V. b. bonasus* XIX и начала XX века — зубры питомника Приокско-Тerrasного заповедника. Эта последовательность близка к последовательности популяций, в которой растет асимметрия по признакам черепа. Тесная связь между этими показателями, по видимому, объясняется тем, что и тот, и другой отражают общую устойчивость онтогенетического развития животных, и, следовательно, каждый из них дает интегральную характеристику состояния популяций.

В настоящей работе также проведено сравнение зубров по ряду генетических систем, хотя зубры Кавказа охарактеризованы генетически лишь на основе очень маленьких выборок из популяций Кавказского заповедника и Нальчикского охотхозяйства. Беловежская, кавказско-беловежская и горная линии разведения зубров с территории бывшего СССР подобны по распределениям частот предполагаемых белковых локусов; они выглядят как выборки из единой популяции. В целом распределения частот фенотипов полиморфных белковых локусов в популяциях зубров Польши и бывшего СССР близки к равновесному. Имеющиеся данные по зубрам из бывшего СССР и Польши не выявляют достоверных различий по уровню гетерозиготности. Следует особо подчеркнуть, что несмотря на то, что современные зубры прошли через несколько «бутылочных горлышек» резкого падения численности, они сохранили достаточно высокое генетическое разнообразие. Вместе с тем, беловежская линия разведения отличается достоверным снижением генетического разнообразия по сравнению с кавказско-беловежской и горной, что согласуется с их происхождением от наименьшего числа основателей (пяти базовых животных) и очень высоким уровнем инбридинга.

Наиболее полные и ценные количественные оценки генетического разнообразия и родства между особями в мегапопуляции зубров, а также изменения этих параметров во времени были получены И.П. Белоусовой (1999) на основе анализа родословных.

Для зубров Кавказа такие оценки получены только для кавказско-беловежских зубров Центрального Кавказа. Они характеризуют стада на момент их выпуска в природу. Для *B. b. montanus* подробное исследование пока не проводилось. Во всех ветвях беловежской и кавказско-беловежской линий разведения зубров отмечено значительное снижение генетического разнообразия и увеличение родства между особями по сравнению с животными-основателями. Наиболее низкое разнообразие и наиболее высокие показатели родства между животными наблюдаются в беловежской линии и в восточных ветвях кавказско-беловежской линии, тогда как в западной ветви отмечены меньшие потери разнообразия и более низкое значение среднего родства особей. Вольные популяции зубров происходят почти исключительно от ветвей, характеризующихся низкими параметрами генетического разнообразия и высоким средним родством между особями. При формировании новых вольных популяций и работ по управлению ранее созданными очень важно принимать в расчет результаты анализа родословных, с тем чтобы максимально использовать сохранившееся к настоящему времени генетическое разнообразие. К сожалению, пока эти параметры учитываются недостаточно, в результате чего потери генетического разнообразия происходят существенно более высокими темпами, чем можно было бы обеспечить при оптимизации подбора производителей.

Сравнение внутривидовой генетической структуры зубров и бизонов (*Bison bonasus* и *Bison bison*) по частотам антигенов показало, что линии разведения зубров и подвиды бизонов генетически дифференцированы в одинаковой степени, что противоречит представлению о значительном сокращении генетического разнообразия зубров. Этот и ряд других фактов указывают на существование у зубров специальных механизмов, противодействующих потере генетического разнообразия.

Анализ межвидовых отношений в трибе быков и буйволов (Bovini) выявляет картину в основном соответствующую филогенетической схеме этой группы, предложенной И.И. Соколовым (1953) и в настоящее время поддерживаемой лишь немногими зоологами. В частности, генетические данные говорят в пользу самостоятельности родов *Bos*, *Bibos*, *Bison* и *Poephagus*, а также сближения яков с родом *Bison* (а не с *Bos*, как это обычно представляется). Происхождение яков и бизонов от общего корня подтверждается анализом морфологических, палеоэкологических и зоогеографических данных.

Современные зубры и бизоны представляют собой разные виды, существенно различающиеся по морфологии и нише, занимаемой в сообществах. Вместе с тем, они дивергировали недавно (в геологическом масштабе времени), о чем свидетельствует сохранение высокого генетического сходства по различным характеристикам, идентичность таксопринтов и кариотипических характеристик, гомологии групп крови и отдельных эритроцитарных антигенов, свободная межвидовая гибридизация и т. п.

Сведения об экологии и этологии зубров в естественной среде обитания крайне ограничены. Фактически впервые полномасштабные комплексные исследования были проведены на территории Кавказского заповедника, а также в Северо-Осетинском и Тебердинском заповедниках. Особая ценность и уникальность данных, собранных в Кавказском заповеднике, состоит в том, что удалось задокументировать процесс образования свободно живущей устойчивой популяции зубра. В настоящее время это единственный пример достаточно крупной, саморазвивающейся популяции, не нуждающейся в подкормке и иных формах опеки со стороны человека (за исключением охраны от браконьеров). Поэтому только здесь можно изучать характерные особенности природных популяций зубров и получить материал для выяснения, почему и в какой степени отличаются от нормы остальные вольные стада зубров. За 50 лет вольного существования горные зубры Северо-Западного Кавказа достигли численности 1400 голов и существенно изменились как морфологически, так и экологически. Они освоили территорию около 75 000 га внутри Кавказского заповедника и 70 000 га в прилегающих к нему районах. В 80-х годах часть популяции, обитающая в пределах заповедника, достигла оптимальной численности и плотности популяции (около 10 голов на 1000 га), и стала проявлять явные черты стабилизации и саморегуляции. Изучение экологических характеристик и их становления у современных зубров Северо-Западного Кавказа позволило выявить ведущие и второстепенные естественные факторы, влияющие на параметры структуры естественной саморегулируемой популяции этого вида (глава 9).

При оценке статуса и перспектив восстановленного горного зубра для сохранения вида в целом необходимо принимать во внимание ряд ценных особенностей данной

формы. Современные горные зубры происходят от значительно большего числа основателей, чем зубры остальных форм. В период формирования популяции никогда не происходило дробление ее репродуктивной части на мелкие группы. Большую часть истории своего существования на Кавказе животные жили в условиях вольной популяции, без подкормки и других форм опеки со стороны человека. Следовательно, с самого начала восстановления горных зубров до настоящего времени они имели наиболее богатый генофонд и наиболее благоприятные условия для совершенствования адаптаций под влиянием естественных факторов. В результате, они приспособились к условиям Северо-Западного Кавказа и превратились в своеобразную форму зубров, заслуживающую выделения в самостоятельный подвид (*B. bonasus montanus*). Этот подвид заслуживает охраны сам по себе вне зависимости от других форм зубров. В отличие от последних горные зубры живут только в природных условиях и только на Северо-Западном Кавказе. На фоне общего ухудшения положения мировой популяции зубров горный зубр представляет собой отрадное исключение, результат дальновидного планирования и успешного осуществления мероприятия по восполнению, казалось бы, необратимой утраты, понесенной фауной страны. Сейчас, когда горный зубр прочно занял место своего аборигенного предшественника в качестве естественного элемента биогеоценозов, его охрана является составной частью охраны биоценозов. Вместе с тем, при должной охране этой формы возможно увеличение ее численности в природе до нескольких тысяч экземпляров. Именно Кавказский заповедник с прилегающими землями является наиболее перспективным местом для существования природной популяции, способной гарантировать сохранение вида зубра. Помимо опыта непосредственных наблюдений и исследований, об этом свидетельствуют палеонтологические данные. Кавказ в целом и Северо-Западный Кавказ, в особенности, представляет собой регион с удивительно богатой фауной быков на протяжении всей истории существования данной группы (глава 1). Несмотря на значительные колебания природно-климатических условий данного региона на протяжении терминального плиоцена и плейстоцена, бизоны и зубры, как последние их представители, неизменно находили здесь благоприятные условия обитания. Важную роль для сохранения естественных условий для жизни зубров сыграло введение в 1888 г. охранного режима на относительно большой территории Северо-Западного Кавказа (Кубанская охота) и почти непрерывное его сохранение до настоящего времени (Кавказский заповедник).

Принимая во внимание неосуществимость задачи по полному восстановлению исторического ареала зубра как в Евразии в целом, так и на Кавказе, охрана горных зубров в месте их современного обитания, несомненно, имеет приоритетное значение как для поддержания уникального компонента экосистем и нормальной сукцессии сообществ Северо-Западного Кавказа, так и для сохранения зубра как вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова З. А. 1989. Палеолит Северной Азии // Палеолит Кавказа и Северной Азии. Л.: Наука. С. 145—254.
- Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю, 1981. Краснодар.
- Акатов В. В. 1999. Экология // Адыгя: устойчивое развитие горного региона. Берлин: Изд. П. & Е. Шпангенберг. С. 16—85.
- Александров В. Н. 1958. К изучению естественного питания зубров в Кавказском заповеднике // Тр. Кавказ. зап.-ка. Вып. 4. Майкоп. С. 37—56.
- Александров В. Н. 1968. Экология кавказского оленя // Тр. Кавказ. зап.-ка. Вып. 10. М.: Лесн. промыш. С. 95—200.
- Александров В. Н., Голгофская К. Ю. 1965. Кормовые угодья зубров Кавказского заповедника // Тр. Кавказ. зап.-ка. Вып. VIII. Майкоп. С. 129—154.
- Алексеева Л. И. 1990. Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы (крупные млекопитающие) // Тр. ГИН. Т. 455. М.: Наука. С. 109.
- Алисов Б. П. 1969. Климат СССР. М.: Высшая школа. 104 с.
- Андреев Ф. В. 1979. Строение глаза зубра и бизона // Зубр. М.: Наука. С. 389—398.
- Андреева Ю. И. 1935. Краниометрия гибридов зубров и крупного рогатого скота // Тр. ин-та Аскания-Нова. Вып. 17. М. С. 37—61.
- Антипова А. В. 1965. Канада. М.: Наука. 140 с.
- Арбузов Б. В., Казьмин В. Д. 1992. Тисс ягодный в Северо-Осетинском заповеднике и на сопредельной территории // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 92—101.
- Арзуманян Е. А. 1954. Волосяной покров крупного рогатого скота, как признак его приспособления к условиям внешней среды // Изв. Тимир. сельхоз. акад. Вып. 2. М. С. 27—42.
- Архив Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Книга 7. С. 9—12, 14—16, 63, 64. Книги 187 и 188.
- Базыкин А. Д., Березовская Д. С. 1979. Эффект Олли, нижняя критическая численность популяции и динамика системы хищник-жертва // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т. 2. Л. С. 219—236.
- Банников А. Г. 1962. Дикие копытные. Перспективы хозяйственного использования // Охота и охотн. хоз-во. № 9. С. 26—29.
- Банникова А. А., Долгов В. А., Федорова Л. В., Федоров А. Н. и др. 1995. Родственные отношения ежей подсемейства Erinaceinae (Mammalia, Insectivora) методом рестриктазного анализа суммарной ДНК // Зоол. журн. Т. 74. № 1. С. 95—106.
- Банникова А. А., Долгов В. А., Федорова Л. В., Федоров А. Н. и др. 1996. Дивергенция землероек (Insectivora, Soricidae) по данным рестриктазного анализа ДНК // Зоол. журн. Т. 75. № 2. С. 256—270.
- Барышников Г. Ф. 1977. Природная обстановка и фауна млекопитающих Центрального Кавказа в позднем антропогене // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Т. 109. № 3. С. 246—254.
- Барышников Г. Ф. 1979. Териофауна и позднплейстоценовые ландшафты горного Прикубанья // Вест. ЛГУ. № 12. С. 53—62.
- Барышников Г. Ф. 1987. Млекопитающие Кавказа в эпоху раннего палеолита // Плейстоценовые млекопитающие Северной Евразии. Тр. Зоол. инст. АН СССР, Т. 168. С. 3—20.
- Барышников Г. Ф. 1991. Позвоночные Баракаевской мустьерской стоянки на Северном Кавказе // Палеотериологические исследования фауны СССР. Тр. Зоол. инст. АН СССР. Т. 238. С. 139—166.
- Барышников Г. Ф. 1993. Крупные млекопитающие ашельской стоянки в пещере Треугольная на Северном Кавказе // Материалы по мезозойской и кайнозойской истории наземных позвоночных. Тр. Зоол. инст. АН СССР. Т. 249. С. 3—47.
- Барышников Г. Ф. 1998. Палеоэкология древнейших обитателей Горного Алтая // Палеоэкология плейстоцена и культуры каменного века Северной Азии и сопредельных территорий. Т. 1. Новосибирск: Изд. Ин-та археологии и этнографии СО РАН. С. 43—49.
- Барышников Г. Ф., Голованова Л. В. 1989. Млекопитающие мустьерской стоянки Матузка на Кубанском Кавказе // Материалы по мамонтовой фауне Северной Евразии. Тр. Зоол. инст. АН СССР. Т. 249. С. 3—55.
- Баскин Л. М. 1976а. Олени против волков. М.: Знание. 143 с.
- Баскин Л. М. 1976б. Поведение копытных животных. М.: Наука. 293 с.
- Баскин Л. М. 1979. Экология и поведение зубра // Зубр. М.: Наука. С. 442—462.

- Башкиров И. Г. 1939. Кавказский зубр // Кавказский зубр. М.: Гл. упр. по заповедникам, зоопаркам и зоосадам. С. 3—72.
- Белоусова И. П. 1993а. К вопросу о происхождении современных линий разведения вида зубр (*Bison bonasus*) // К вопросу о возможности сохранения зубра в России. Пушино: Отд. НТИ Пушин. НТЦ РАН. С. 6—28.
- Белоусова И. П. 1993б. Влияние инбридинга на жизнеспособность зубров в питомниках России // К вопросу о возможности сохранения зубра в России. Пушино: Отд. НТИ Пушин. НТЦ РАН. С. 29—43.
- Белоусова И. П. 1993в. Вероятность сохранения генетического разнообразия в современных вольных популяциях зубра (*Bison bonasus* L.); стратегия деятельности по сохранению генетического разнообразия вида // К вопросу о возможности сохранения зубра в России. Пушино: Отд. НТИ Пушин. НТЦ РАН. С. 43—56.
- Белоусова И. П. 1999. Значение и оценка показателей генетического разнообразия для решения проблемы сохранения европейского зубра. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН. 108 с.
- Белоусова И. П., Орлов В. Н., Кудрявцев И. В. 1999. Генетическое разнообразие и возможность микроэволюционных изменений европейского зубра (*Bison bonasus*) // Успехи соврем. биол. Т. 119. № 2. С. 144—150.
- Беляева М. Я. 1959. К познанию гельминтофауны зубра // Работы по гельминтологии к 80-летию акад. К.И. Скрябина. М.: Мин. сель. хоз. СССР. С. 96—111.
- Бендукидзе О. Г. 1978. О фауне млекопитающих палеолитической стоянки Дзудзуан в Западной Грузии // Пещеры Грузии. № 7. Тбилиси. С. 47—85.
- Бендукидзе О. Г. 1979. Голоценовая фауна позвоночных Грузии. Тбилиси: Мецниереба. 107 с.
- Бибикова В. И. 1950. О некоторых биологических особенностях первобытного зубра // Бюлл. Моск. об-ва исп. прир. Вып. 5. С. 65—79.
- Бибикова В. И. 1958. О некоторых отличительных чертах в костях конечностей зубра и тура // Бюлл. Моск. об-ва исп. прир. Т. 63. Вып. 5. С. 23—35.
- Бихнер Е. А. 1906. Млекопитающие. Библиотека естествознания. СПб: Брокгауз-Ефрон.
- Бобырь Г. Я. 1997. Редкие виды копытных и хищных Карачаево-Черкесии // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий: Тез. Междунар. совещ. М. С. 13.
- Бобырь Г. Я. 1999. Редкие виды копытных и хищных Карачаево-Черкесии // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М.: ИПЭЭ. С. 30—39.
- Богачев В. В. 1938. Палеонтологические заметки // Тр. АН Азерб. ССР. Сер. геол. Т. 9. № 39. С. 196.
- Боголюбский С. М. 1930. Материалы к морфогенезу черепов полорогих // Русск. зоол. журн. Т. 10. С. 118—124.
- Борисенко Е. Я. 1952. Разведение сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозгиз. 486 с.
- Борискин Г. 1976. Суточный ход лосей // Охота и охотн. хоз-во. № 4. С. 16.
- Борисяк А. А. 1914. О зубном аппарате *Elasmotherium caucasicum* n. sp // Изв. Акад. наук. Т. 9. С. 555—584.
- Боркин Л. Я., Даревский И. С. 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биол. Т. 41. С. 485—506.
- Бромлей Г. Ф. 1959. Показатель трудности перемещения копытных в снегу // Сообщ. Дальневост. фил. СО АН СССР. Вып. 2. С. 129—131.
- Брэм А. 1923. Жизнь животных.
- Буневич А. Н. 1999. Воспроизводительные показатели популяции зубров Беловежской пуши // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М.: ИПЭЭ. С. 72—82.
- Буневич А. Н., Кочко Ф. П. 1988. Динамика численности и структура популяции зубров Беловежской пуши // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука. С. 96—114.
- Бурчак-Абрамович Н. И. 1950. Новый представитель ископаемых быков Таурина в гиппарионовой фауне Мараги (*Urmiabos azerbaijanicus* Bur. gen. et sp. nov.) // Докл. АН СССР. Т. 70. № 5. С. 875—878.
- Бурчак-Абрамович Н. И. 1951. Материалы к изучению фауны палеолита Закавказья (Зуртакетская стоянка) // Изв. АН Азерб. ССР. № 9. С. 19—31.
- Бурчак-Абрамович Н. И. 1952а. Первобытный бык (*Bos Mastanzadei mihi* sp. nova.) в четвертичной фауне с. Бинагады на Апшеронском полуострове // Тр. естеств.-истор. муз. им. Г. Зардаби АН Азерб. ССР. Вып. 5. Ч. 2. С. 181—202.
- Бурчак-Абрамович Н. И. 1957. Ископаемые быки Старого Света // Тр. естеств.-истор. муз. им. Г. Зардаби АН Азерб. ССР. Т. 1. Вып. 9. Баку. 260 с.
- Бурчак-Абрамович Н. И. 1972. Фауна пещеры Сагварджиле в Западной Грузии // Дикие животные. Тбилиси: Мецниереба. 97 с.
- Бурчак-Абрамович Н. И., Бендукидзе О. Г. 1969. К изучению фауны позвоночных раннего энеолита, найденных в пещере Самеле-Клде // Сообщ. АН Груз. ССР. № 2. С. 96—99.
- Бурчак-Абрамович Н. И., Векуа А. К. 1980. Палеобиологическая история позднекайнозойских быков Кавказа. Тбилиси: Мецниереба. 92 с.
- Бурчак-Абрамович Н. И., Векуа А. К. 1994. Новый представитель плейстоценовых быков из Восточной Грузии // Палеотериология. М.: Наука. С. 253—261.
- Бурчак-Абрамович Н. И., Векуа А. К. 1999. Ископаемые настоящие быки (подтриба Bovina) Кавказа // Проблемы палеобиологии. Тбилиси: Мецниереба. С. 300—307.
- Бурчак-Абрамович Н. И., Наниев В. И. 1954. Зубры в Северной Осетии // Тр. естеств.-истор. муз. АН Азерб. ССР. С. 78—187.
- Бурчак-Абрамович Н. О. 1949. Находка древнего бизона *Bison* sp. в апшеронских отложениях (верхний плиоцен Азербайджана) // Докл. АН Азерб. ССР. Т. V. № 11. С. 474—479.
- Бурчак-Абрамович Н. О. 1952б. Нижнеплиоценовый бык *Urmiabos azerbaijanicum* Bur. из Южного Азербайджана // Изв. АН Азерб. ССР. № 6. С. 16—29.

- Вангенгейм Э. А. 1961. О фауне млекопитающих из мустьерского слоя стоянки Молодова 1 // Вопросы стратиграфии и периодизации палеолита. Тр. Комис. по изуч. четвертич. периода АН СССР. Т. 18. М. С. 226—231.
- Варзиев А. Б., Курятников Н. Н. 1980. Итоги реаклиматизации зубров в Северо-Осетинской АССР // Копытные фауны СССР: Тез. докл. М.: Наука. С. 229—230.
- Васильев А. Г. 1982. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 15—23.
- Вейнберг П. И. 1986. Влияние зубров на древесную растительность широколиственных лесов Северо-Осетинского заповедника и заказника Цейский // Роль крупных хищных и копытных в биоценозах заповедников: Сб. Научн. Тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 131—138.
- Вейнберг П. И., Комаров Ю. Е. 1999. Состояние зубра в Северной Осетии-Алании // VI съезд териологического общества. Тез. докл. М. С. 45.
- Векуа А. К. 1961. Ахалкалакская нижнеплейстоценовая фауна млекопитающих // Автореф. дисс... канд. геол.-мин. наук. Тбилиси: Инст. палеобиологии. Акад. наук Груз. ССР. 14 с.
- Векуа А. К. 1972. Квабеская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука. 350 с.
- Верещагин Н. К. 1951. Остатки собаки и бобров (*Mammalia, Canis, Castor, Trogontherium*) из нижнего плейстоцена западного Кавказа // Докл. АН СССР. Т. 80. № 5. С. 821—824.
- Верещагин Н. К. 1954. Байкальский як (*Poephagus baikalensis* №. Ver. sp. nova Mammalia) из плейстоценовой фауны Восточной Сибири // Докл. АН СССР, нов. сер. Т. 99. № 3. С. 455—458.
- Верещагин Н. К. 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского п-ова // Тр. Зоол. инст. АН СССР. Т. 22. С. 974.
- Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа: История формирования фауны. М.—Л.: Изд-во Акад. наук СССР. 704 с.
- Верещагин Н. К., Наниев В. И. 1949. Прежнее и современное распространение копытных в Северной Осетии // Зоол. журн. Т. 28. № 3. С. 277—280.
- Видина А. А. 1974. Практические занятия по ландшафтоведению. Вып. 1. М.: Изд-во МГУ. 83 с.
- Виноградов А. Ф. 1871. Зубр Северо-Западного Кавказа // Тр. 2 съезда русск. естествоисп. и врачей в Москве. М. 157 с.
- Воронцов Н. Н., Коробицына К. В., Надлер У. Ф. и др. 1972. Хромосомы диких баранов и происхождение домашних баранов // Природа. № 3. С. 74—82.
- Воронцов Н. Н. 1984. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. М. 63 с.
- Врублевский К. Ю. 1908. Трипанозома зубров Беловежской пуши // Арх. ветерин. наук (С.-Петербург). Т. 6.
- Врублевский К. 1912. Теоретическая дифференцировка некоторых жвачных на древесноядных (*Fruticivora*) и травоядных (*Herbivora*) и практическое ее значение // Арх. ветерин. наук. Т. 8. С. 746—778.
- Галака Б. А. 1973. О современном распространении зубра на Украине // Тр. Зоол. муз. АН УССР. № 35. Киев. С. 49—53.
- Галака Б. А. 1975. Обитание зубров в условиях культурного ландшафта // Тр. 2 Всесоюз. совещ. по млекоп. М.: Наука. С. 211—212.
- Гамбарян П. П. 1972. Бег млекопитающих. Л. 333 с.
- Гамбарян П. П., Суханов В. Б. 1979. К биомеханике двигательного аппарата зубра // Зубр. М.: Наука. С. 292—320.
- Геодакян В. А. 1982. Правила Бергмана и Аллена в свете новой концепции пола // Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териолог. об-ва. Т. 1. М.: Наука. С. 172—173.
- Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. 1961. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. М.: Высшая школа. С. 388—417.
- Герчиков Н. П. 1947. Крупный рогатый скот. М.: Сельхозгиз. 375 с.
- Гильдерман Ю. И. 1970. Математизация биологии. М.: Знание. 48 с.
- Голгофская К. Ю. 1970а. К вопросу о зоогенных сменах лесных сообществ в Кавказском заповеднике // Средообразующая деятельность животных. М.: Изд-во МГУ. С. 30—32.
- Голгофская К. Ю. 1970б. Рост населения диких копытных и состояние кормовых угодий Кавказского заповедника // Бюлл. Моск. о-ва исп. прир. Отд. Биол. Т. 75. Вып. 4. С. 17—21.
- Голгофская К. Ю. 1987. Кдробному геоботаническому районированию Кавказа // Тр. Кавк. Запов. Вып. XII. Майкоп. С. 97—118.
- Голгофская К. Ю. 1989. Методические указания по оценке состояния лесных зимних пастбищ диких копытных животных в горных районах. М. 57 с.
- ГПК. 1956. Государственная племенная книга зубров и бизонов (чистокровных, чистопородных и гибридных). Т. 1. М.: Изд-во Мин. сель. хоз. СССР. 124 с.
- Грант В. 1980. Эволюция организмов. М.: Мир. 407 с.
- Графодатский А. С., Раджабли С. И. 1988. Хромосомы сельскохозяйственных и лабораторных животных. Атлас. Новосибирск: Наука. 128 с.
- Графодатский А. С., Шаршов А. А., Билтуева Л. С., Попов В. А. 1990. Кариотип зубра (*Bison bonasus* L.) // Цитол. Генет. Т. 24. С. 30—33.
- Громов В. 1928. Животные в Кавказском заповеднике. Природа. № 1. С. 28—35.
- Громов В. И. 1940. Материалы к изучению террас Терек между Орджоникидзе и Моздоком // Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, геол. сер. Вып. 33. № 10.
- Громов В. И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР // Тр. Ин-та геол. наук, геол. сер. Т. 64. № 17. 520 с.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А., Соколов И. И., Стрелков П. П., Чапский К. К. 1963. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 2. М.—Л.: Изд-во АН СССР. С. 1066—1069.

- Громова В. И. 1931. Первобытный бык или тур (*Bos taurus* Voj.) в СССР // Ежег. Зоол. Муз. АН СССР. Т. 32. Вып. 3. С. 293—314.
- Громова В. И. 1935. Первобытный зубр (*Bison priscus* Bojanus) в СССР // Тр. Зоол. Ин-та. АН СССР. Т. 2. Вып. 23. С. 77—202.
- Громова В. И. 1937. Новые находки позднечетвертичной фауны млекопитающих на Северном Кавказе // Докл. АН СССР. Т. 16. № 6. С. 351—352.
- Громова В. И. 1960. Определитель млекопитающих по костям скелета // Тр. Комисс. по изуч. четверт. периода. Т. 16. Вып. 2. С. 1—117.
- Громова Вера 1948. К истории фауны млекопитающих Кавказа // Изв. АН СССР. Сер. Биол. № 5. С. 517—538.
- Громова Вера 1965. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы (опыт сопоставления). М.: Наука. 142 с.
- Гроссгейм А. А. 1939/1967. Флора Кавказа. 2-е изд. Т. 1. Баку, 1939. 402 с.; т. 2, Баку, 1940. 284 с.; т. 3, Баку, 1945. 321 с.; т. 4, М. Л., 1950. 311 с.; т. 5, М. Л., 1952. 453 с.; т. 6, М. Л., 1962. 424 с.; т. 7. Л., 1967. 894 с.
- Дажо Р. 1975. Основы экологии. М.: Прогресс. 319 с.
- Далматов Д. Я. 1849. История зубра или тура, водящегося в Беловежской пуше Гродненской губернии // Лесной журн. № 24—28.
- Данилов Д. Н., Русанов Я. С., Рыковский А. С., Солдаткин Е. И., Юргенсон П. Б. 1966. Основы охотустройства. М.: Лесн. промыш. 327 с.
- Дарвин Ч. 1952. Происхождение видов. М.: Сельхозгиз. 664 с.
- Дементьев Г. П. 1961. Первая польско-советская конференция по вопросам охраны, разведение и акклиматизации зубров // Изв. АН СССР. № 3(II). С. 8—15.
- Дементьев Г. П. 1963. Проблемы общего увеличения численности европейского зубра // Мат. I и II польско-советской конф. по разведен. зубров в Беловеж. Пуше. Варшава. С. 77—87.
- Деревянко А. П., Гричан Ю. В., Дергачева М. И., и др. 1990. Археология и палеоэкология палеолита Горного Алтая. Новосибирск: Наука. 156 с.
- Дерягина М. А. 1972. Внутривидовые взаимоотношения у зубров, бизонов и их гибридов // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 3. С. 165—173.
- Динник Н. 1884. Горы и ущелья Кубанской области // Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. об-ва. кн. XIII. Вып. 1. Тифлис. С. 307—363.
- Динник Н. Я. 1890. Путешествие по Дигории // Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. об-ва. Кн. 14. Вып. 1. Тифлис. С. 114—116.
- Динник Н. Я. 1897. Кубанская область в верховьях р. Уруштена и Белой // Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. об-ва. Тифлис. С. 6—41.
- Динник Н. Я. 1902. Верховья М. Лабы и Мзымты // Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. об-ва. Кн. 22. Вып. 5. Тифлис. С. 17—31.
- Динник Н. Я. 1909. Истребление дичи в горах Кубанской области // Природа и Охота. (октябрь—ноябрь). С. 69—78.
- Динник Н. Я. 1910. Звери Кавказа. Китообразные и копытные // Зап. Кавказ. Отд. Рус. Геогр. о-ва. Т. 27. Вып. 1. Тифлис. С. 12—46 с.
- Дормидонтов Р. В., Слудский А. А., Жирнов Л. В. 1977. Копытные звери. М.: Лесн. промышл. 275 с.
- Дре Ф. 1976. Экология. М.: Атомиздат. 168 с.
- Дуброво И. А. 1957. Находка ископаемого яка (*Poephagus* sp.) в Якутии // Vertebr. PalAsiat. Т. 1. № 4. С. 293—300.
- Дуброво И. А., Бурчак-Абрамович Н. И. 1984. Новый род плиоценового быка (*Adjiderebos* gen. nov.) из Закавказья // Докл. Акад. Наук. Т. 276. № 3. С. 713—720.
- Дуров В. В. 1983. Динамика популяции кавказского оленя на Западном Кавказе // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М.: Наука. С. 171—174.
- Дуров В. В., Немцев А. С. 1973. Внутривидовые миграции копытных Северо-Западного Кавказа // Фенология птиц и млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. С. 217—220.
- Дыренков С. А., Голгофская К. Ю., Немцев А. С. 1990. Зубры Кавказского заповедника и их влияние на растительность. Биогенные сукцессии // Вопросы биогеоэкологии. М.: МГУ. С. 96—151.
- Егоров О. В. 1955. Экология сибирского горного козла // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 27. С. 7—134.
- Егоров Ю. Г. 1965. Гельминтофауна жвачных животных в Белоруссии // Мат. Науч. конф. Всесоюз. Общ. Гельминтолог. Ч. 3. М. С. 73—76.
- Ермолова Н. М. 1978. Териофауна долины Ангары в позднем антропогене. Новосибирск: Наука. 220 с.
- Ермолова Н. М. 1980. Работы Лаборатории археологической технологии на юге Сибири // Археологические открытия 1979 г. 207 с.
- Жарков И. В., Теплов В. П. 1958. Инструкция по учету охотничьих животных на больших площадях. М. 67 с.
- Животовский Л. А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 272 с.
- Животченко В. 1983. Заповедник — последнее прибежище крупных зверей // Охота и охотн. хоз-во. № 2. С. 14—15.
- Жизнеспособность популяций. 1989. Сб. статей под ред. М. Сулея. М.: Мир. 224 с.
- Жирнов Л., Рашек В., Бычков В. 1976. Охрана редких животных и заповедники // Охота и охотн. хоз-во. № 5. С. 20
- Журовок И. С. 1935. Гибриды зубробизона с сероукраинским и с метисным симментальским скотом // Тр. Ин-та гибрид. и акклим. с.-х. животн. в Аскания-Нова. Т. 2. С. 38—57.

- Заблоцкая Л. В. 1957. Питание и естественные корма зубров // Тр. Приокск.-Терр. гос. зап.-ка. Т. 1. С. 66—143.
- Заблоцкий М. А. 1939. Тридцать пять лет разведения зубров и их гибридов в зоопарке Аскания-Нова (1902-1937) // Кавказский зубр. М. С. 73—139.
- Заблоцкий М. А. 1947. Современные зубры Беловежской пуши // Научно-методические записки. Гл. управ. заповед. Вып. 9. С. 129—142.
- Заблоцкий М. А. 1949. Необходимость изучения особенностей зубра и его восстановление в СССР // Научно-методические записки. Гл. управ. заповед. Вып. 13. С. 128—146.
- Заблоцкий М. А. 1956. Экстерьер зубров и методика его оценки // Государственная племенная книга зубров и бизонов (чистокровных, чистопородных и гибридных). Т. 1. М.: Изд-во Мин. сель. хоз. СССР. С. 17—29.
- Заблоцкий М. А. 1957а. Загонное содержание, кормление и транспортировка зубров (инструкция). М. 114 с.
- Заблоцкий М. А. 1957б. Некоторые биологические особенности зубров и их изменения в условиях загонного содержания // Тр. Приокск.-Терр. гос. зап.-ка. Т. 1. М. С. 5—65.
- Заблоцкий М. А. 1959. Восстановление поголовья зубров в СССР и за границей // Соколов И. И. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 3. М.—Л.: Изд-во Акад. наук СССР. С. 593—598.
- Заблоцкий М. А. 1960а. Опыт использования межвидовых гибридов зубр × бизон и межвидовых гибридов бизон × крупный рогатый скот для выведения чистопородных зубров // Отдаленная гибридизация растений и животных. М.: Изд-во Мин. сель. хоз. СССР. С. 369—390.
- Заблоцкий М. А. 1960б. Восстановление зубра в СССР и за границей // Охрана природы и заповедное дело в СССР. М.: Изд-во АН СССР. Бюлл. 4. С. 52—70.
- Заблоцкий М. А. 1965. Отличительные особенности беловежского и кавказского типов зубра и их помесей между собой // Разведение зубров в Беловежской пуше. Мат. 1 и 2 польско-советской конф. по развед. зубров в Беловежской пуше. Варшава: Изд. Мин. лес. хоз-ва и деревообработ. промыш. Управл. охраны природы. С. 37—44.
- Заблоцкий М. А. 1968. Зубр и его восстановление в СССР и за границей // Докл. на соиск. учен. степ. к. б. н. по совокупности опубликованных работ. Зоол. Инст. АН СССР. Серпухов. 41 с.
- Заблоцкий М. А. 1975. Размещение и численность чистокровных зубров в СССР // Тр. 2-го Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.: Изд-во МГУ. С. 233—235.
- Заблоцкий М. А., Криницкий В. В. 1974. Зубры в СССР // Сб. науч. тр. Моск. Вет. Акад. Т. 72. М. С. 112—118.
- Заблоцкий М. А., Заболоцкая М. М. 1986. Создание регулируемых популяций как метод сохранения генофонда и хозяйственного использования восстанавливаемого вида // I Всесоюз. Совещ. По проблемам зоокультуры: Тез. докл. Часть 2. М. С. 31—33.
- Заболоцкий М. А., Заболоцкая М. М., Заболоцкая Л. В. 1999. Перспективы и стратегия восстановления зубра в России в современных условиях (1999 год) // VI съезд Териологического общества: Тезисы докладов. М. С. 95.
- Заповедники СССР. 1990. Заповедники СССР. Заповедники Кавказа. под ред. Соколова В. Е., Сыроечковского Е. Е. М.: Мысль. 365 с.
- Захаров В. М. 1987. Асимметрия животных. М.: Наука. С. 1—213.
- Зубов А. А., Халдеева Н. И. 1993. Одонтология в антропофенетике. М.: Наука. 223 с.
- Зуйтин А. И. 1935. О хромосомах яка (*Poephagus grunniens* L.) // Докл. АН СССР. Т. 6 (9), № 1/2.
- Зуйтин А. И., Иванова В. В. 1936. Новые данные о строении семенников у гибридов между яком и крупным рогатым скотом // Докл. АН СССР. Т. 4 (13), № 2.
- Зыков К. Д., Сапетин Я. В. 1965. Статистический анализ материалов маршрутных учетов лосей по следам // Биология и промысел лося. Вып. 2. М.: Россельхозиздат. С. 90—105.
- Иванов И. И. 1910. Плодовитость гибридов *Bos taurus*, *Bison americanus* // Ветерен. обозрен. № 21.
- Иванов И. И., Филипченко Ю. А. 1915. Описание гибридов между зубром, бизоном и рогатым скотом. Петроград. С. 1—33.
- Иоганзен Б. Г. 1959. Основы экологии. Томск. 388 с.
- Каверзнев В. Н. 1933. Полорогие фауны СССР и их добывание. М.: КОИЗ. 203 с.
- Казенс Д. 1982. Введение в лесную экологию. М.: Мир. 140 с.
- Казьмин В. Д. 1989. Динамика численности и современное состояние кавказско-беловежских зубров в Северо-Осетинском заповеднике и заказнике «Цейский» // Экологические проблемы Ставропольского края и сопред. территорий: тез. докл. науч.-практич. конф. Ставрополь. С. 323—325.
- Казьмин В. Д. 1992. Растительные кормовые ресурсы и их использование вольноживущими зубрами Центрального Кавказа // Автореф. дисс.... канд. биол. наук. Москва: ИЭМЭЖ. 22 с.
- Казьмин В. Д., Смирнов К. А. 1991. Влияние зубра на формирование древесно-кустарниковой растительности буково-грабовых лесов Центрального Кавказа // Флора Нижнего Дона и Северного Кавказа: структура, динамика, охрана, проблемы использования. Тез. докл. Научно-практич. конф. Ростов-на-Дону. С. 52—53.
- Казьмин В. Д., Арбузова М. В., Зембатова А. А. 1992. Травянистая растительность в зимнем питании кавказско-беловежских зубров на Пастбищном хребте Центрального Кавказа // Охрана и изучение редких и исчезающих видов животных в заповедниках. Сб. науч. трудов. М.: ЦНИЛ охотн. хоз-ва и заповед. С. 21—28.
- Казьмин В. Д., Смирнов К. А. 1992. Зимнее питание, кормовые ресурсы и трофическое воздействие зубра на лесные фитоценозы Центрального Кавказа // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. Биол. Т. 97. № 2. С. 26—35.
- Калабухов Н. И. 1950. Экологофизиологические особенности животных и условия среды. Часть 1. Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих. Харьков: Харьк. Гос. Унив.

- Калугин С. Г. 1958. Зубры в естественных условиях Кавказского заповедника // Тр. Кавказ. зап.-ка. Вып. 4. Майкоп. С. 4—36.
- Калугин С. Г. 1965. Разведение зубров в Кавказском заповеднике // Тр. Кавказ. зап.-ка. Вып. 8. Краснодар. С. 155—160.
- Калугин С. Г. 1966. Перспективы использования зубров в народном хозяйстве // Сев.-Кавказск. Совет по координации и планированию научн. исслед. работ по тех. и естеств. наукам. Ростов.
- Калугин С. Г. 1968а. Зубры Северо-Западного Кавказа. Дисс канд. биол. наук. Майкоп. 208 с.
- Калугин С. Г. 1968б. Восстановление зубра на Северо-Западном Кавказе // Тр. Кавказ. зап.-ка. Вып. 10. М.: Лесн. пром. С. 3—94.
- Калугин С. Г., Немцев А. С. 1976. Зубры Северо-Западного Кавказа // Охрана природы Адыгеи. Майкоп. С. 67—72.
- Камьянов Б. Т. 1969. Сравнительное изучение морфологических показателей кавказского зубра в условиях Северного Кавказа // Автореф. дисс.... канд. биол. наук. Нальчик. 17 с.
- Камьянов Б. Т., Нусов Н. И. 1967. Возрастные изменения трубчатых костей по морфологическим и интерьерным показателям у кавказского зубра // Конф., посвящ. 50-летию СССР: Тез. докл. Нальчик. С. 146—151.
- Карцов Г. П. 1903. Беловежская пуца. СПб.: Изд-во Маркса. 419 с.
- Кимура М. 1985. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир. 394 с.
- Кириков С. В. 1979. Распространение зубра на территории Советского Союза в XIX вв. // Зубр: Морфология, систематика, эволюция, экология. М.: Наука. С. 476—487.
- Киселева Е. Г. 1974. Разведение зубров в питомнике Окского заповедника // Березинский заповедник. Вып. 3. Минск. С. 103—138.
- Ковальков М. П., Гоев В. Я., Кононенко Л. М. 1983. К вопросу определения региональной численности диких животных в лесу // Заповедники Белоруссии. Вып. 7. Минск. С. 95—98.
- Козло П. Г. 1972. Некоторые интерьерные показатели зубра // Экология. № 4. С. 16—19.
- Козлов Д. П., Назарова Н. С. 1979. Гельминтофауна зубра и пути ее формирования // Зубр. М.: Наука. С. 471—475.
- Колесник Н. Н. 1930. Методика определения типов конституции животных // Животноводство. № 3. С. 29—38.
- Колесник Н. Н. 1949. Эволюция крупного рогатого скота. Сталинобад: Тадж. фил. АН СССР. 840 с.
- Коли Г. 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 360 с.
- Колодько М. Н. 1928. Первый степной государственный заповедник «Чапли» (Бывш. Аскания-Нова) // Степной заповедник Чапли — Аскания Нова. М.—Л.: Гос. Изд-во. С. 1—29.
- Колосов А. М. 1975. Охрана и обогащение фауны СССР. М. 276 с.
- Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. Л. и др. 1977. Генетика изоферментов. М.: Наука. 278 с.
- Корочкина Л. Н. 1958. Беловежский зубр // Тр. Беловеж. пуши. Минск. С. 7—34.
- Корочкина Л. Н., 1971. Показатели размножения зубров Беловежской пуши // Беловеж. пуца. Вып. 4. Минск: Урожай. С. 176—184.
- Корочкина Л. Н., Буневич А. Н. 1980. Значение биотехнических рубок в питании копытных Беловежской пуши // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 168—169.
- Корочкина Л. Н., Кочко Ф. П. 1983а. Динамика численности вольноживущих зубров Беловежской пуши // Заповедники Белоруссии. Вып. 7. Минск. С. 52—59.
- Корочкина Л. Н., Кочко Ф. П. 1983б. Смертность зубров в естественных условиях Беловежской пуши // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М. С. 180—182.
- Котов В. А. 1969. Трудная для диких копытных животных зима в Кавказском заповеднике // Бюлл. Моск. об-ва исп. прир. Отд. Биол. Т. 74. Вып. 1. С. 57—61.
- Крайнова Л. В. 1947. Восстановление зубра на Кавказе // 20 лет Кавказск. гос. заповедн. М. С. 61—73.
- Крайнова Л. В. 1951. Питание зубров Кавказского гос. заповедника // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. Биол. Т. 56. Вып. 6. С. 3—17.
- Крестовский В. 1876. Беловежская Пуца // Русск. вестник. Вып. 10—11. 193 с.
- Крыжановский В. И. 1969. Стадность у копытных, как фактор, имеющий значение для рациональной организации охотничьего хозяйства // Изучен. ресурсов наземн. позвоноч. фауны Украины. Киев. С. 91—96.
- Кубанцев Б. С. 1972. О половом составе популяций у млекопитающих // Журн. общ. биол. Т. 33. № 2. С. 119—127.
- Кудактин А. Н. 1982. Волк Западного Кавказа // Автореф. дисс.... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Кудрявцев И. В., Белоусова И. П. 1999. Принципиальные подходы к оценке современного состояния и перспектив выживания популяций европейского зубра // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М.: ИПЭЭ. С. 188—198.
- Кузнецов Г. В. 1969. О суточном ритме активности диких копытных // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. Биол. Т. 74 (1). С. 47—55.
- Кулагин Н. М. 1918. К истории распространения зубров в России // Изв. Росс. Акад. Наук. VI серия. Т. XII. № 15. С. 1649—1658.
- Кулагин Н. М. 1919. Зубры Беловежской Пуши. М.: Изд-во Моск. науч. инст. 166 с.
- Лавов М. А., Воронова Т. Н. 1982. Зубры в Березинском заповеднике и на прилегающих территориях // Запов. Белоруссии. Вып. 6. Минск: Урожай. С. 109—112.
- Лаптев И. П. 1962. Стадность копытных, как форма внутривидовых отношений // Тр. ТГУ. Томск. С. 151—153.
- Ларина Н. И., Еремина И. В. 1982. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 56—68.

- Лаухин С. А. 1968. К вопросу о стратиграфическом положении *Bison priscus longicornis* в четвертичных отложениях Сибири // Тез. докл. II научн. конф. геол. ф-та МГУ. М.
- Летопись Природы Кавказского заповедника. 1976—1998 гг.
- Ли Ч. 1978. Введение в популяционную генетику. М.: Мир. 555 с.
- Липкович А. Д. 1985. Состояние популяций зубров заказника «Цейский» Северо-Осетинской АССР // Изучение и охрана редких и исчезающих видов фауны СССР. М. С. 75—76.
- Липкович А. Д. 1989. Современное состояние и перспективы восстановления чистокровных зубров на Северном Кавказе // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных: Тез. Всесоюз. совещ. Ч. 2. М. С. 226—228.
- Липкович А. Д. 1993. Зубры на юге России // К вопросу о возможности сохранения зубра в России. Пушино: Отд. НТИ Пушкин. НТЦ РАН. СССР. М. С. 82—85.
- Литвинова Н. А. 1980. К питанию зубров в Цейском заказнике // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 177—179.
- Лихотоп Р. И., Сологор Е. А. 1983. Состояние популяции зубра в Волынской области // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М.: Наука. С. 188—189.
- Ломов А. А., Банникова А. А., Сипко Т. П., Долгов В. А. 1999. Использование рестрикционного анализа геномной ДНК для решения проблем систематики и филогении млекопитающих (на примере русской вухолы и зубра) // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М.: ИПЭЭ. С. 204—215.
- Лушников Т. П., Графодатский А. С., Иванов С. В. и др. 1989. EcoRI и BamIII-семейства повторов кунциербразных // Генетика. Т. 25. № 8. С. 1445—1461.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 453 с.
- Малиновская Г. М. 1973. Химический состав листьев основных древесно-веточных кормов, поедаемых оленем // Белов. пуша. Вып. 7. Минск. С. 175—184.
- Манзий С. Ф. 1975. Высокая надежность органов стато-локомоции, как фактор выживания диких копытных // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 296—297.
- Манзий С. Ф., Мороз В. Ф. 1980. Морфофункциональный анализ поверхностей грудной и широчайшей спинной мышцы диких парнокопытных // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 352—353.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 479 с.
- Матевосян Е. М. 1964. Гельминтофауна зубробизонов Мордовского заповедника // Тр. Мордовск. гос. заповедника. Вып. 2. Саранск. С. 181—189.
- Машуров А. М. 1980. Генетические маркеры в селекции животных. М.: Наука. 318 с.
- Медников Б. М., Банникова А. А., Ломов А. А., Мельникова М. Н., Шубина Е. А. 1995. Рестриктивный анализ повторяющейся ядерной ДНК, критерий вида и механизм видообразования // Молек. биол. Т. 29. № 6. С. 1308—1319.
- Мельник К. П., Коток В. С. 1980. К морфологии скелета конечностей зубра // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 353—355.
- Мильков Ф. Н., Гвоздецкий Н. А. 1976. Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть СССР. Кавказ. М.: Мысль. 448 с.
- Милютин А. И. 1982. Генетическая оценка подвидовой диагностичности млекопитающих // Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териолог. об-ва. Т. 1. М.: Наука. С. 56—57.
- Мозговой А. А., Попова Т. И. 1951. Работа 264-й Союзной гельминтологической экспедиции 1947 года в государственном заповеднике «Беловежская пуша» // Тр. Гельминтол. Лабор. АН СССР. Т. 5. С. 220—223.
- Мокеев А. Е., Журавок И. С. 1935. Опыт гибридизации крупного рогатого скота // Тр. НИИ гибридизации и акклиматизации животных (Аскания-Нова). Серия 13 (Животноводство). Вып. 1.
- Москвин А. С., Багрова Н. В. 1993. Гельминтофауна зубров Прикско-Террасного заповедника // К вопросу о возможности сохранения зубра в России. Пушино. С. 90—95.
- Мочалов В. 1959. Измерение диких животных фотографированием // Охота и охотн. хоз-во. № 8. С. 42—43.
- Назарова Н. С. 1965. Гельминты Приокско-Террасного заповедника // Сборник заповедно-охотничьего хозяйства. Вып. 2. М. С. 54—64.
- Назарова Н. С., Киселева Е. Г. 1980. Зараженность гельминтами зубров Окского заповедника и опыт их дегельминтизации // Копытные фауны СССР. Экология, морфология, использование и охрана. М.: Наука. С. 184—185.
- Наниев В. И. 1956. Кавказский зубр Домбай // Тр. Северо-Осетинского Гос. Пед. Ин-та. Вып. 20. Орджоникидзе. С. 9—71.
- Насимович А. А. 1936. О некоторых закономерностях зимнего распределения копытных в горах Западного Кавказа // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. Биол. Т. 15. № 1. С. 1120—1134.
- Насимович А. А. 1938. К познанию минерального питания диких животных Кавказского заповедника // Тр. Кавк. гос. запов. Вып. 1. С. 103—150.
- Насимович А. А. 1939. Зима в жизни копытных Западного Кавказа // Вопросы экологии и биоценологии. Вып. 7. С. 3—91.
- Насимович А. А. 1955. Роль режима снежного покрова в жизни копытных на территории СССР. М.: Совет. наука. 403 с.
- Наумов Н. П. 1963. Экология животных. М.: Совет. наука. 618 с.
- Наумов Н. П. 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 46. № 10. С. 1470—1486.
- Немцев А. С. 1980. Формы социальных группировок зубров Кавказского заповедника // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 300—304.
- Немцев А. С. 1983а. Сорок лет восстановления зубров в Кавказском заповеднике // Редкие виды млекоп. СССР и их охрана. М.: Наука. С. 191—193.

- Немцев А. С. 1983б. Происхождение популяции кавказского гибридного зубра и предпосылки ее сохранения // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. М.: Наука. С. 73—74.
- Немцев А. С. 1983в. Отлов зубров ловчими коридорами в Кавказском заповеднике. Сочи: КГЗ. 11 с.
- Немцев А. С. 1983г. Методика учета численности зубров в Кавказском заповеднике. Сочи: КГЗ. 8 с.
- Немцев А. С. 1985а. Краниометрия и фенетика чистокровных и гибридных зубров // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 266—268.
- Немцев А. С. 1985б. Динамика популяции зубров Северо-Западного Кавказа // Экологические исследования в Кавказском заповеднике. Ростов н/Д. С. 49—63.
- Немцев А. С. 1987. Демографический анализ популяции горных зубров // Ресурсы животного мира Северного Кавказа. Ставрополь. С. 129—139.
- Немцев А. С. 1988. Особенности биологии, охрана и пути использования популяции горных зубров Северо-Западного Кавказа // Дисс... канд. биол. наук. Кавказский биосферный заповедник. 261 с.
- Немцев А. С. 1994. Проблемы охраны и перспективы использования популяции горных зубров // Итоги изучения природных экосистем Кавказского заповедника. Сочи. С. 185—193.
- Немцев А. С. 1996. Проект спасения горных зубров Северо-Западного Кавказа. Майкоп: Адыгея. 27 с.
- Немцев А. С., Козырев М. В. 1987. Кормовая база зубров и перспективы роста их численности в Адыгее // Охрана природы Адыгеи. Вып. 3. Майкоп. С. 146—150.
- Никифорова К. В., Краснов И. И., Александрова Л. П., Васильев Ю. М., Константинова Н. А., Чепалыга А. Л. 1980. Хроностратиграфическая схема позднего Кайнозоя Европейской части СССР // Четвертичная геология и геоморфология, дистанционное зондирование: Доклады советских геологов к XXVI сессии МГК. М.: Наука.
- Николис Г., Пригожин И. 1990. Познание сложного. М. С. 1—342.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 736 с.
- Орлов В. Н., Чуиновская Г. А. 1979. Хромосомный набор зубра и других быков трибы *Bovina* // Зубр: Морфология, систематика, эволюция, экология. М.: Наука. С. 435—441.
- Оуэн Д. Ф. 1984. Что такое экология? М.: Мир. 184 с.
- Павлов Б. 1975. Инбредная депрессия и гетерозис // Охота и охотн. хоз-во. № 5. С. 9—10
- Павлов М. П. 1999. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Часть III: Копытные. Киров. 666 с.
- Панов Е. Н. 1970. Общение в мире животных. М.: Знание. 48 с.
- Панов Е. Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Панов Е. Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 508 с.
- Перерва В. И., Литус И. Е., Крыжановский В. И. Состояние поголовья зубров на Украине и перспективы его рационального использования // Вест. Зоол. 1991. № 5. С. 11—15.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Пивоварова Е. П. 1965. О зимнем размещении лосей в охотничьих хозяйствах Владимирской и Калужской областей // Биология и промысел лося. М. С. 106—112.
- Подъяпольский Г. Н. 1970. Картины природы и мир животных Кабардино-Балкарии. Нальчик. 112 с.
- Попадюк Р. В., Чистякова А. А., Чумаченко С. И. и др. 1994. Восточноевропейские широколиственные леса. Ред. Смирновой О. В. М.: Наука. 364 с.
- Попов И. С. 1951. Кормление сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозгиз.
- Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. 1998. Вып. 30. Санкт-Петербург: ВСЕГЕИ. С. 19—20.
- Потапов С. Г., Кудрявцев И. В., Рысков А. П. 1994. Использование таксономического типирования ДНК для анализа геномной вариабильности представителей *Bovidae* // Генетика Т. 30. № 6. С. 858—860.
- Пузаченко А. Ю., Раутиан Г. С. 2001. Половой диморфизм представителей рода *Bison* (*Bovidae*, *Artiodactyla*) по признакам черепа и идентификация пола у *Bison priscus* // Палеонтол. журн. № 1. С. 86—99.
- Пузаченко А. Ю., Раутиан Г. С., Сипко Т. П., Киселева Е. Г. 1999. Дифференциация современных и вымерших форм рода *Bison* по признакам черепа // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М.: ИПЭЭ. С. 330—338.
- Пузаченко Ю. Г. 1995. Представления теории динамики популяций как основа организации исследований // Экология популяций: структура и динамика. Мат. Всеросс. Совещ. 1518 ноября 1994. Пушино. Часть 1. М. С. 97—143.
- Пупков П. М. 1966. Гельминты и вопросы эпизоотологии гельминтозов домашних и диких жвачных животных Центрального Кавказа // Автореф. дисс... канд. биол. наук. Орджорникидзе. 27 с.
- Пуцек З. 1969. Состояние и необходимость исследований по зубру // Итоги разведения зубров. Варшава. С. 136—147.
- Пуцек З., Белоусова И. П., Лапшов В. А., Сипко Т. П., Кудрявцев И. В. 1996. Зубр (*Bison bonasus* L.): итоги и перспективы исследований: проект междунар. программы сохранения редкого вида // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 12. С. 1873—1883.
- Радде Г. 1899. Коллекции Кавказского музея. Т. 1. Зоология. Тифлис. С. 1—520.
- Раутиан Г. С., Агаджанян А. К. 1999. Дифференциация ряда видов *Bovinae* по частотам групп крови // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М.: ИПЭЭ. С. 339—348.
- Раутиан Г. С., Агаджанян А. К., Мироненко И. В. 2000а. Дифференциация трибы быков и буйволов (*Bovina*) по морфологическим и генетическим признакам // Палеонтол. журн. № 5. С. 95—104.
- Раутиан Г. С., Калабушкин Б. А., Немцев А. С. 2000б. Новый подвид зубра *Bison bonasus montanus* ssp. nov. (*Bovidae*, *Artiodactyla*) // Докл РАН. Т. 375. № 4. С. 563—567.

- Раутиан Г. С., Пузаченко А. Ю., Немцев А. С. 2000в. Краниометрический статус современных горных зубров // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии: Мат. Междунар. конф. г. Москва, 21—23 апреля 1999. М.: С. 260—263.
- Раутиан Г. С., Немцев А. С., Пузаченко А. Ю. 2002. Сравнительная краниометрия горных зубров *Bison bonasus montanus* (Bovidae, Artiodactyla) // Биоразнообразии и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике. Сборник трудов / Кавказский государственный природный биосферный заповедник. Вып. 16. Новочеркасск: ЗАО «ДОРЭС». С. 156—176.
- Раутиан Г. С., Пузаченко А. Ю., Сипко Т. П. 1998. Асимметрия черепа современных и субрецентных *Bison bonasus* (Bovidae, Artiodactyla) // Зоол. журн. Т. 77. № 12. С. 1403—1413.
- Раутиан Г. С., Пузаченко А. Ю., Сипко Т. П., Киселева Е. Г. 1997. Сравнительный анализ асимметрии фенотипических признаков и морфометрических признаков у рецентных и субрецентных зубров // Динамика биоразнообразия животного мира. М. С. 13—18.
- Раутиан Г. С., Пузаченко А. Ю., Буневич А. Н. 2003а. Участие кавказского подвида в формировании современных беловежских зубров // Териофауна России и сопредельных территорий. (VII съезд Териологического общества). Материалы Международного совещания. Москва, 6—7 февраля 2003 г. М. С. 286—287.
- Раутиан Г. С., Мироненко В. Р., Сипко Т. П. 2003б. Флуктуирующая асимметрия у горных зубров (*Bison bonasus montanus*) // Териофауна России и сопредельных территорий. (VII съезд Териологического общества). Материалы Международного совещания. Москва, 6—7 февраля 2003 г. М. С. 287.
- Раутиан Г. С., Сипко Т. П. 1997. Генетическое разнообразие популяций зубра в популяциях с разным уровнем антропогенного пресса // Динамика биоразнообразия животного мира. М.: ИПЭЭ РАН.
- Ревин Ю. Н., Сопин Л. В., Железнов Н. К. 1988. Снежный баран. Новосибирск: Наука. 193 с.
- Рекомендации... 1988. Рекомендации, выработанные на совещании экспертов ФАО/ЮНЕП СССР по восстановлению лошади Пржевальского в Монголии // Сборник мат. совещ. экспертов ФАО/ЮНЕП СССР 29—31 мая 1985 г. М.: Центр Междунар. Проект. ГКНТ. С. 8—26.
- Решетов В. Ю. 1974. Сравнительно-остеологический анализ посткраниального скелета бизонов в связи с историей рода *Bison* // Териология. Т. 2. Новосибирск: Наука. С. 57—64.
- Решетов В. Ю., Суханов В. Б. 1979. Посткраниальный скелет // Зубр. М.: Наука. С. 142—195.
- Рикер У. Е. 1983. Количественные показатели и модели роста у рыб // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть. С. 346—402.
- Рожков Ю. И., Рожкова Л. В. 1987. Генетическая изменчивость α -амилазы парнокопытных // Сельскохозяйственная биология. № 6. С. 62—68.
- Розанов А. С. 1982. Дополнительные возможности определения природы фенотипических признаков и изучения популяций позвоночных // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 91—103.
- Романов С. 1977. Питомники животных // Охота и охотн. хоз-во. № 3. С. 18—20.
- Рубайлова Н. Г. 1965. Отдаленная гибридизация домашних животных. М.: Сельхозгиз. С. 3—239.
- Рубцова Р. А. 1980. Гистологическая структура кожи и волосяного покрова зубровых гибридов разной кровности и домашнего скота // Вопросы гибридизации копытных. М.: Наука. С. 101—108.
- Рудько П. Д. 1958. Изменение морфологической структуры сельскохозяйственных животных под влиянием содержания и эксплуатации. Таджикистан, сельхоз ин-т. 90 с.
- Рухлядев Д. П. 1948. К изучению гельминтофауны и гельминтозов охраняемых млекопитающих животных в условиях природы // Дисс. канд. биол. наук. М. 236 с.
- Рухлядев Д. П. 1963. К профилактике гельминтозов диких парнокопытных животных в условиях естественных биоценозов // Гельминты человека и животных и борьба с ними. М. С. 450—452.
- Рухлядев Д. П. 1964а. Гельминтозы диких парнокопытных в районах Крыма и Кавказа // Труды IX Международного конгресса биологов-охотоведов. М. С. 605—608.
- Рухлядев Д. П. 1964б. Гельминтофауна диких парнокопытных животных районах Крыма и Кавказа в экологозоогеографическом освещении. Саратов: Саратовский ун-в. 450 с.
- Рухлядев Д. П. 1967. К гельминтофауне реликтовых животных. Паразитические черви зубров // Паразитология. Т. 1. № 4. С. 319—321.
- Рысков А. П., Кудрявцев И. В., Васильев В. А. и др. 1993. Молекулярно-генетические подходы к анализу генетического разнообразия у представителей *Bison* и *Bos*: Геномная дактилоскопия и таксономическое типирование ДНК // К вопросу о возможности сохранения зубра в России. Пушино: Отд. НТИ Пушин. НТЦ РАН. С. 74—82.
- Рысков А. П., Кудрявцев И. В., Васильев В. А. и др. 1994. Диагностические возможности молекулярно-генетических подходов к таксономии трибы Bovini // Зоол. журн. Т. 73. № 11. С. 115—123.
- Рычков Ю. Г., Жукова О. В., Шереметьева В. А. и др. 2000. Генофонд и геогеография народонаселения / Ред. Ю. Г. Рычков. Т. 1. Генофонд населения России и сопредельных стран. СПб.: Наука. 611 с.
- Сатуниин К. А. 1898. Кавказский зубр // Естественн. и геогр. № 2 Тифлис. С. 1—21.
- Сатуниин К. А. 1914. Кавказский зубр // Очерки родоноведения Кавказа. № 4. Тифлис. С. 1—14.
- Свирижев Ю. М. 1987. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М. 365 с.
- Северцов С. А. 1926. Судьба зубров // Охотник. № 4. С. 12—13.
- Северцов С. А. 1941. Динамика населения зубра (*Bison bonasus* L.) // Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л.: Изд-во АН СССР. С. 111—128.
- Семагина Р. Н. 1999. Флора Кавказского биосферного природного заповедника // Роль заповедников Кавказа в сохранении биоразнообразия природных экосистем. Сочи.: Изд. ЦПУ. С. 35—37.
- Семевский Ф. Н. 1972. Оценка регулирующей роли факторов динамики численности // Журн. общ. биол. Т. 33. № 5. С. 569—577.
- Семенов Р. А., Судьбин А. В. 1980. Динамика размножения, структуры популяции и хронологическая изменчивость морфофизиологических показателей красно-серой полевки на Полярном Урале // Внутрипопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 54—64.

- Семенова С. К., Васильев В. А., Морозова Е. В. и др. 1999. ДНК дактилоскопия представителей подсемейства Bovinae с использованием теломерных маркеров (TTAGGG)₄ // Генетика. Т. 35. № 1. С. 101—104.
- Семенова С. К., Васильев В. А., Морозова Е. В. и др. 2000. ДНК дактилоскопия и генетическое разнообразие зубра (*Bison bonasus*), бизона (*Bison bison*) и серого украинского скота (*Bos taurus*) // Генетика. Т. 36. № 11. С. 1535—1545.
- Сипко Т. П. 1990. Об определении статуса горных зубров Северо-Западного Кавказа // Материалы конференции, посвященной 50-летию регулярных исследований в Беловежской пушче. Минск: Каменюки. С. 154—155.
- Сипко Т. П., Белоусова И. П. 1993. Анализ состояния генофонда зубра в питомниках России // К вопросу о возможности сохранения зубра в России. Пушино: Отд. НТИ Пушин. НТЦ РАН. С. 56—62.
- Сипко Т. П., Каштанов С. Н. 1990. Генетические исследования популяций зубров // Эволюционные и генетические исследования млекопитающих. Тр. Всесоюз. совещ. Ч. II. Владивосток: Дальзаповедник. С. 104—106.
- Сипко Т. П., Ломов А. А., Банникова А. А., Медников Б. М. 1997. Оценка степени генетической дивергенции некоторых полорогих методом рестрикционного анализа ДНК // Цитол. Генет. Т. 31. № 4. С. 76—81.
- Сипко Т. П., Раутиан Г. С., Киселева Е. Г. 1999. Состояние зубра и его популяций в европейской части России // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М.: ИПЭЭ. С. 403—419.
- Сипко Т. П., Раутиан Г. С., Удина И. Г., Ракицкая Т. А. 1996. Полиморфизм биохимических маркеров зубра (*Bison bonasus*) // Генетика. Т. 32. № 3. С. 400—405.
- Сипко Т. П., Раутиан Г. С., Удина И. Г., Уханов С. В., Берендяева З. И. 1995. Изучение полиморфизма групп крови у зубра (*Bison bonasus*) // Генетика. Т. 31. № 1. С. 93—100.
- Сипко Т. П., Уханов С. В., Удина И. Г. 1993. Иммуногенетический анализ популяций зубра СНГ // К вопросу о возможности сохранения зубра в России. Пушино: Отд. НТИ Пушин. НТЦ РАН. С. 62—73.
- Сипко Т. П., Черкащенко В. И. 1989. Иммуногенетический анализ зубров // Сборн. науч.-тех. совещ. «Проблемы Красной книги СССР». М. С. 31—37.
- Сипко Т. П., Удина И. Г., Бадагуева Ю. Н., Сулимова Г. Е. 1994. Сравнительная характеристика полиморфизма ДНК гена каппа-казеина у представителей семейства Bovidae // Генетика. Т. 30. № 2. С. 225—229.
- Скрябин К. И. 1949. Трематоды животных и человека // Изв. Акад. Наук СССР. Т. 3. С. 623—625.
- Слоним А. Д. 1962. Частная экологическая физиология. М.: АН СССР. 498 с.
- Слоним А. Д. 1971. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа. 448 с.
- Смирнов А. Ф., Павлова В. А., Слепцов М. К., Стекленин Е. П. 1996. Изменчивость сателлитной ДНК II и IV у крупного рогатого скота, некоторых представителей подсемейства Bovinae и их гибридов // Генетика. Т. 32. № 9. С. 1263—1269.
- Смирнов В. С. 1964. Методы учета численности млекопитающих // Тр. ИЭРиЖ. Вып. 39. Свердловск. 86 с.
- Смирнов Н. А. 1923—1924. О некоторых млекопитающих Западного Закавказья в каменном веке // Изв. Азерб. Гос. Ун-та. Вып. 3. С. 141—149.
- Собанский Г. Г. 1974. Снежинки в жизни млекопитающих // Природа. № 10. С. 49—52.
- Большой энциклопедический словарь. 1991. Т. 1. М.: Советская энциклопедия.
- Соколов В. Е. 1979а. Систематика млекопитающих. Т. 3. М.: Наука. 528 с.
- Соколов В. Е. 1979б. Кожный покров зубра // Зубр. М.: Наука. С. 128—141.
- Соколов В. Е., Кузнецов Г. В. 1978. Суточные ритмы активности млекопитающих. М.: Наука. 312 с.
- Соколов В. Е., Темботов А. К. 1993. Позвоночные Кавказа: Млекопитающие: копытные. М.: Наука. 525 с.
- Соколов И. И. 1953. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae) // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 14. С. 1—295.
- Соколов И. И. 1959. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla) Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 3. Зоол. инст. АН СССР. Нов. Сер. № 71. М.—Л.: Совет. наука. 639 с.
- Соколов И. И. 1962. Семейство Bovidae Gray, 1821 (= Cavicornia Illiger, 1811). Полорогие // Основы палеонтологии. М.: Гос. науч.-тех. издат. С. 383—408.
- Соколов И. И. 1971. Посткраниальный скелет представителей рода Бизонов. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 48. С. 198—219.
- Солбриг О., Солбриг Д. 1982. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир. 488 с.
- Сопин Л. В. 1982. Эволюция полового диморфизма и его количественное определение // Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териолог. об-ва. С. 81—82.
- Сороковой П. Ф. 1974. Методические рекомендации по исследованию и использованию групп крови в селекции крупного рогатого скота. Дубровицы: ВИЖ. 40 с.
- Сороковой П. Ф., Букаров Н. Г., Загдсурен Е. 1982. Группы крови у монгольского скота, яков и их гибридов // Генетика. Т. 18. № 2. С. 306—312.
- Сороковой П. Ф., Машуров А. М., Будникова А. В. и др. 1976. Результаты изучения групп крови и полиморфных белков у скота холмогорской породы племзавода «Холмогорский» // Бюлл. науч. работ ВИЖа (Дубровицы). Вып. 48. С. 24—30.
- Сотникова М. В., Саблин М. В. 1993. Поздневиллафранкская ассоциация хищных млекопитающих из местонахождения Палан-Тюкан (Восточное Закавказье, республика Азербайджан) // Материалы по мезозойской и кайнозойской истории наземных позвоночных. Тр. Зоол. инст. АН СССР. Т. 249. С. 134—145.
- Справочник... 1990. Справочник по прикладной статистике. Ред. У. Ледерман. Т. 1. М.: Финансы и статистика. 510 с.
- Спурр Г., Барнес В. 1984. Лесная экология. М.: Мир. 471 с.

- Стрельченко Н. С., Андреева Л., Машуров А. М. 1987. Уровень хроматидных обменов у крупного рогатого скота // Генетика количественных признаков животных. Таллин. С. 11—13.
- Сукачев В. Н. 1966. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Совет. наука. С. 7—19.
- Сулимова Г. Е., Бадагуева И. Н., Удина И. Г. 1996. Полиморфизм гена каппа-казеина в популяциях подсемейства Bovinae // Генетика. Т. 32. № 11. С. 1576—1582.
- Тарасов М. А. 1975. Состояние популяции зубра в Тебердинском заповеднике // Копытные фауны СССР. Экология, морфология, использование и охрана. М.: Наука. С. 282—284.
- Тарасов М. А. 1977. Факторы, определяющие динамику численности копытных в Тебердинском заповеднике и прилегающих районах // Редкие млекопитающие фауны СССР. М.: Наука. С. 156—166.
- Тарасов М. А. 1980. Структура популяции зубров и использование ими территории в Тебердинском заповеднике // Копытные фауны СССР: Тез. докл. М.: Наука. С. 108—109.
- Татарников К. А., Дякун Ф. А. 1969. Реакклиматизация зубров в лесах Волынской области // Зоол. Журн. Т. 98. № 4.
- Тимофеева Е. К. 1974. Лось. Л.: Изд. ЛГУ. 167 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. 1930. О фенотипическом проявлении генотипа. Экспериментальная биология. Сер. А. I. С. 65—72.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 408 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 277 с.
- Треус В. В., Ясинецкая Н. И., Треус М. Ю., Чиряева О. Г., Никитин Н. С., Смирнов А. Ф. 1997. Гетерохроматиновые и эухроматиновые районы хромосом некоторых представителей подсемейства Bovinae // Генетика. Т. 33. № 9. С. 1273—1280.
- Туркин Н. В., Сатуниин К. А. 1904. Звери России. Т. 4. Вып. 9. М. С. 491—494.
- Удина И. Г., Соколова С. С., Сипко Т. П., Сулимова Г. Е. 1994. Сравнительная характеристика полиморфизма ДНК локусов DQB и DRB главного комплекса гистосовместимости у представителей семейства Bovidae // Генетика. Т. 30. № 3. С. 356—360.
- Удина И. Г., Бадагуева И. Н., Сулимова Г. Е., Захаров И. А. 1995. Распределение аллелей гена каппаказеина в популяциях зубра (*Bison bonasus*) // Генетика. Т. 31. № 12. С. 1704—1706.
- Усов С. 1865. Зубр // Вестник естественных наук. № 6. С. 96—116.
- Уханов С. В., Машуров А. М., Сороковой П. Ф., и др. 1984. Проблема учета аллелофонда сельскохозяйственных животных и птиц. Сообщение III. Генетические особенности холмогорского скота по антигенам эритроцитов // Генетика. Т. 20. № 10. С. 1683—1690.
- Уханов С. В., Столповский Ю. А., Банникова Л. В. и др. 1993. Генетические ресурсы крупного рогатого скота. М.: Наука. 170 с.
- Усов С. 1865. Зубр // Вестн. ест. наук. № 6. С. 2—91.
- Федоров А. Н., Гречко В. В., Слободянюк С. Я., Федорова Л. В., Тимохина Г. И. 1992. Таксономический анализ повторяющихся элементов ДНК // Молек. биол. Т. 26. № 2. С. 464—469.
- Федоров П. В. 1957. Стратиграфия четвертичных отложений и история развития Каспийского моря // Тр. ГИН АН СССР. Вып. 10.
- Федоров П. В. 1963. Стратиграфия четвертичных отложений Крымско-Кавказского побережья и некоторые вопросы геологической истории Черного моря // Тр. ГИН АН СССР. Вып. 88.
- Федоров П. В. 1972. Подразделение хазарских отложений и их положение в шкале каспийского плейстоцена // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. Геол. Т. 47. № 2.
- Федоров П. В. 1978. Плейстоцен Понто-Каспия // Тр. ГИН АН СССР. Вып. 310.
- Филатов Д. П. 1910. Летняя и зимняя поездка в С.-З. Кавказ в 1909 г. для ознакомления с кавказским зубром // Ежегод. Зоол. муз. Имп. Акад. наук. Т. 15. № 4. С. 171—217.
- Филатов Д. П. 1912. О кавказском зубре // Зап. Имп. Акад. наук. физ.-мат. отд. Сер. 8. Т. 30. № 8. 49 с.
- Флеров К. К. 1932. Обзор диагностических признаков беловежского и кавказского зубров // Изв. АН СССР. Сер. 7. Отд. матем. и естеств. наук. Т. 10. С. 1579—1590.
- Флеров К. К. 1965. Сравнительная краниология современных представителей рода Бизонов // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Т. 70. Вып. 1. С. 40—54.
- Флеров К. К. 1972. Древнейшие представители и история рода *Bison* // Териология. Т. 1. Новосибирск: Наука. С. 81—86.
- Флеров К. К. 1979. Часть I. Систематика и эволюция // Зубр: Морфология, систематика, эволюция, экология. М.: Наука. С. 9—127.
- Флинт В., Перерва В. 1986. Перспективы восстановления численности зубров в СССР // Охота и охотн. хоз-во. № 3. С. 4—7.
- Флора СССР. 1934—1964. Т. 1—30. М.—Л.
- Фонд антигенов пород крупного рогатого скота и родственных ему видов: Справочник-каталог и методика учета маркерных генов. 1994. Новосибирск: РАСХН, Сиб. Отд. СибНИИЭСХ, ИЭМЭЖ. 128 с.
- Формозов А. Н. 1976. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука. 296 с.
- Фортунатов Б. К. 1922. Гибридные стада за последние годы // Аскания-Нова. Сб. статей. М.: Гос. Изд-во. С. 319—342.
- Фортунатов Б. К. 1924. Гибридные стада за последние годы // Аскания-Нова. Сб. статей. М. С. 97—101.
- Фортунатов Б. К. 1928а. Степной заповедник // Степной заповедник Чапли-Аскания-Нова. М.—Л.: Гос. Изд-во. С. 30—49.
- Фортунатов Б. К. 1928б. Зоопарк // Степной заповедник Чапли-Аскания-Нова. М.—Л.: Гос. Изд-во. С. 50—108.

- Фостер Р. Б. 1983. Гетерогенность и нарушения растительности // Биология охраны природы. М.: Мир. С. 115—134.
- Хайнд Р. 1975. Поведение животных. М.: Мир. 850 с.
- Ходашева К. С., Елисеева В. И. 1970. Роль позвоночных животных — потребителей веточных кормов в круговороте зольных элементов (на примере лесостепных дубрав) // Средообразующая деятельность животных. М.: Изд-во МГУ. С. 52—54.
- Холодова М. В., Белоусова И. П. 1989. Потребление и усвоение питательных веществ и энергии зубрами // Зоол. журн. Т. 68. № 12. С. 107—117.
- Холодова М. В., Белоусова И. П. 1993. Изучение эффективности усвоения кормов и энергетики зубров и бизонов в Центральном зубровом питомнике Приокско-Террасного биосферного заповедника // К вопросу о возможности сохранения зубра в России. Пушино: Отд. НТИ Пушкин. НТЦ РАН СССР. С. 85—90.
- Цалкин В. И. 1951. К истории литовского зубра // Докл. АН СССР. Т. 77. № 2. С. 349—352.
- Царяпин Г. М., Высоков В. Ф. 1963. Акклиматизация зубров в Нальчикском гослесохотничьем хозяйстве // Мат. III Польско-советской конф. Варшава. С. 99—102.
- Цейтлин С. М. 1974. Геология пещерных палеолитических стоянок Алтая (бассейн р. Чарыш) // Бюлл. Комисс. по изуч. четвертич. периода. № 42. С. 108—115.
- Черкащенко В. И. 1984. Генетические особенности крупного рогатого скота турано-монгольской группы по полиморфным системам крови в связи с сохранением генофонда // Автореф. дисс... канд. биол. наук. Л. Пушкин. 20 с.
- Черпаков В. В. 1985. Патология лесообразователей и их сообществ // Экологические исследования в кавказском биосферном заповеднике. Ростов: Изд-во Рост. ун-та. С. 64—80.
- Черпаков В. В., Цилосани Г. А. 1981. Отрицательное воздействие бактериозов в процессе естественного возобновления букового самосева // Защита леса от вредителей и болезней. Т. II. Тбилиси: Мецниереба. С. 64—80.
- Черткова А. Н., Косупко Г. А. 1964. Гельминты зубров Хоперского заповедника // Охотничье хозяйство и заповедники СССР. № 1. М. С. 79—81.
- Шаров А. А. 1984. Изучение методом моделирования взаимосвязи между регулирующей и стабилизирующей ролями фактора динамики численности популяции // Экология. № 2. С. 88—90.
- Шварц С. С. 1967. Популяционная структура вида // Зоол. журн. № 10. С. 1456—1467.
- Шварц С. С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск. 381 с.
- Шейнер Ф. Е. 1961. О причинах изменения ареала бизонов // Бюлл. Моск. об-ва исп. прир. Отд. Биол. Вып. 16. С. 92—114.
- Шенников А. П. 1938. Методика полевых геоботанических исследований. М.—Л.: Изд-во АН СССР.
- Шилов И. А. 1964. Уровни разнокачественности в популяционных системах и их экологическое значение // Экология. № 2. С. 3—10.
- Шильдер В. 1895. Кубанская охота великого князя Сергея Михайловича в 1894 г // Природа и охота. № 5, 7, 8.
- Шмальгаузен И. И. 1968. Факторы эволюции: Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука. 471 с.
- Шостак С. В. 1973. Динамика стадности и структура групп беловежской популяции оленя // Беловеж. пуца. Вып. 7. Минск. С. 184—195.
- Шостак С. В. 1978. Численные соотношения европейского благородного оленя с другими копытными // Заповедники Белоруссии. Вып. 2. Минск: Урожай. С. 130—139.
- Шостак С. В., Василюк И. Ф. 1975. Эпизоотологическая ситуация диких копытных в Беловежской пуце // Копытные фауны СССР; Экология, морфология, использование и охрана. М.: Наука. С. 155—157.
- Шубина Е. А., Медников Б. М. 1986. Семейства повторяющихся последовательностей в ДНК дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* // Молек. биол. Т. 20. № 4. С. 947—956.
- Шумов А. В. 1980. Хромосомы подрода *Bos* (*Bison*) и их гибридов с крупным рогатым скотом // Вопросы гибридизации копытных. М.: Наука. С. 91—94.
- Шумов А. В., Прозоров А. А., Гусаров И. В. 1998. Восстановление европейского зубра // Вопросы экологии и безопасности жизнедеятельности. Сб. статей. Вып. 2. Вологда. С. 28—30.
- Шумов А. В., Рубцова Р. А. 1980. Гибридизация зубра с домашним скотом // Вопросы гибридизации копытных. М.: Наука. С. 33—40.
- Шурхал А. В., Подогаас А. В., Алтухов Ю. П. 1984. Генетический полиморфизм и редкие варианты альфа-один-антитрипсина в населении Москвы, исследованные с помощью изоэлектрофокусирования в сверхтонком геле // Генетика. Т. 20. № 12. С. 2066—2069.
- Эккерт Н. И., Феддерс В. В. 1912. Пастереллез Болингера у диких и домашних животных в районе Беловежской пуцы // Сб. работ памят. проф. К. М. Садовского и воспоминания о нем. СПб.
- Юргенсон П. Б. 1956. Восстановление зубров в СССР // Государственная племенная книга зубров и бизонов (чистокровных, чистопородных и гибридных). М.: Изд-во Мин. сель. хоз. СССР. Т. 1. С. 5—16.
- Яблоков А. В. 1980. Фенетика. М.: Знание. 133 с.
- Язан Ю. П. 1964. О некоторых морфологических и экологических сдвигах у бобров в связи с реакклиматизацией их в Печоро-Ильчском заповеднике. // Тр. Печоро-Ильчск. зап-ка. Вып. 9. Сыктывкар. С. 75—82.
- Язан Ю. П. 1975. Принципы регулирования норм и сроков добывания копытных // Копытные фауны СССР. М.: Наука. С. 234—236.
- Язан Ю. П., Глушков В. 1977. Поведение лосей // Охота и охотн. хоз-во. № 4. С. 14—15.
- Язан Ю. П., Немцев А. С. 1985. Кавказский чистопородный горный зубр // Охота и охотн. хоз-во. № 1. С. 16—17.

- Alibert P., Renaud S., Dod B., et al. 1994. Fluctuating asymmetry in the *Mus musculus* hybrid zone: A heterotic effect in disrupted co-adapted genomes // Proc. Roy. Soc. London. V. 258. P. 53–59.
- Allen J. A. 1876. The American bison living and extinct // Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. V. 4. № 10. 206 p.
- Baccus R., Ryman N., Smith M. H. 1983. Genetic variability and differentiation of large grazing mammals // J. Mammal. V. 64. P. 109–120.
- Ballou J. D., Lacy R. C. 1995. Identifying genetically important individuals for management of genetic diversity in pedigree populations // Population management for survival and recovery. Ballou J. D., Gilpin M., Foote T. J. (eds.). New York: Columbia Univ. Press. P. 76–111.
- Baranov A. S., Pucek Z., Kiseleva E. G., Zakharov V. M. 1997. Developmental stability of skull morphology in European bison, *Bison bonasus* // Acta Theriol. Suppl. 4. (Developmental homeostasis in natural populations of mammals: phenetic approach. Zakharov V. M., Yablokov A. V., Eds.). P. 79–85.
- Baranov A. S., Zakharov V. M. 1997. Developmental stability in hybrids of European bison *Bison bonasus* and domestic cattle // Acta Theriol. Suppl. 4. (Developmental homeostasis in natural populations of mammals: phenetic approach. Zakharov V. M., Yablokov A. V., Eds.). P. 87–90.
- Baryshnikov G. 1999. Bison from Early Paleolithic sites in the Caucasus and Crimea // (J.-Ph. Brugal, F. David, J. G. Enloe, J. Jaubert, eds.) Le bison: gibier et moyen de subsistance du Paléolithique aux Paléindiens des Grandes Plaines. Actes du colloque international, Toulouse 1995. Antibes. P. 312–331.
- Baryshnikov G., Hoffecker J. 1994. Mousterian hunters of the northwestern Caucasus: Preliminary results of recent investigations // J. Field Archaeol., V. 21. P. 1–14.
- Baryshnikov G., Hoffecker J., Burgess R. 1996. Paleontology and zooarchaeology of Mezmaiskaya Cave (northwestern Caucasus, Russia) // J. Archaeol. Sci., V. 23. P. 313–335.
- Basur P. K., Moon Y. S. 1967. Chromosomes of cattle, bison and their hybrid, the catalo. Amer. // J. Vet. Res. V. 28. P. 126.
- Bhambhani R., Kuspira J. 1969. The somatic karyotypes of American bison and domestic cattle. // Can. J. Genet. and Cytol. V. 11. N 2.
- Bingaman L., Ballow J. D. 1986. DEMOGRAPHY: Lotus 123 Spreadsheet Demographic Model, Washington, DC.: Nat. Zool. Park. P. 1.
- Boegschoten G. J., Sondaar P. J. 1972. On the fossil Mammalia of Cyprus // Koninklijke Klederlandse Akad. Van Wetenschappen. V. 75. P. 306–338.
- Bohlken H. 1958. Vergleichende Untersuchungen an Wildrindern (Tribus Bovini Simpson, 1945) // Zool. J. Phys. Bd. 68. S. 113–202.
- Bohlken H. G. 1961. Haustiere und Zoologische Systematik // Z. Tierzucht. u. Zuchtungsbiol. Bd. 76. S. 107–113.
- Bohlken H. 1976. Beitrag zur Systematik der resenten Formen der Gattung Bison // Z. Zool. Syst. Evol. V. 1. № 5. P. 54–110.
- Braend, M., Gasparski, J. 1967. Hemoglobins and Transferrins of European Bison and Their Cattle Hybrids // Nature. 214. P. 98–99.
- Braend, M., Gasparski, J., and Krasinska, M. 1969. Variation of Hemoglobin in Cattle-Bison Crosses // Hereditas. V. 62. P. 185–192.
- Bruce S. 1990. Weir genetic data analysis // by Sinauer Associates, Inc.
- Büchner E. 1895. Das allmahliche Aussterben des Wisents (*Bison bonasus* L.) in Foreste von Bialowiesha // Memores de l'academie imperiale des sciences de St. Petersburg. V. 3. № 2. P. 1–30.
- Burzynska B., Topczewski J. 1995. Genotyping of *Bison bonasus* kappa-casein gene following DNA sequence amplification // Anim. Genet. V. 26. № 5. P. 335–336.
- Cavalli-Sforza L. L., Edwards A. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedure // Amer. J. Hum. Genet., V. 19. P. 233–257.
- Chakraborty R. 1980. Gene-diversity analysis in nested subdivided populations // Genetics. V. 96. P. 721–726.
- Christopherson R. J., Hudson B. J., Richmond R. J. 1978. Comparative winter bioenergetics of American bison, yak, Scottish Highland and Hereford calves // Acta Theriol. V. 23. P. 49–54.
- Cordier P. 1953. Essai de reconstitution des especy animales eteintes // La methode gressive du retour a l'ancetre. Riv. soient. V. 40. P. 14–17.
- Coswami S. L. and Salacrishnan, C. R. 1982. Frequency of sister chromatid exchanges in cattle and buffaloes // Abstr. «5th European colloquium on cytogenetics of domestic animals, Milano–Gargano, Italy, June, P. 7–11.
- Cox D. R., Hinkley D. V. 1974. Teoretical statistics, Champ and Hill, London.
- Czaja M., Gasparski J. M. 1960. Some red-cell antigens of *Bison bonasus* as compared to red-cell antigens of domestic cattle // Nature. V. 185. N 4707. P. 185–186.
- De Giuli C., Masini F., Torre D. 1986. The latest Villafranchian faunas in Italy: the Pirro Nord Fauna (Apricena, Gargano) // Palaeontographia Italica (Pisa), V. 74, P. 51–62.
- Dehnel A. 1961. Die ersten Hybriden zwischen *Bos taurus* dom. L. male und *Bison bonasus* L. female // Acta Theriol. V. 5. N 3. P. 45–50.
- Dobzhansky T. 1950. Genetics of natural populations: XIX. Origin of heterosis through natural selection in populations of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. V. 35. P. 288–302.
- Drozd J. 1961. A study on helminths and helmintiasis in bison, *Bison bonasus* (L) in Poland // Acta Parasitol. Pol. Fasc. 7. P. 45–87.
- Drozd J., Demiaszkiewicz A., Lachowicz J. 1994. The Helminth Fauna of Free-ranging European Bison, *Bison bonasus* (L.) Studied again 8 Years after Reduction of Bisons in Bialowieza Forest // Acta Parasitol. V. 39. N 2. P. 88–91.
- Dubrovo I. A., Burchak-Abramovich N. I. 1986. New data on the evolution of bovine of the tribe Bovini // Quartärpaläontologie. Berlin. V. 6. P. 13–21.
- Duerst J. U. 1905. Grundzuge der Naturgeschichte der Haustiere, neubearbeitet, Wilkens M. Ed., Leipzig. 408 S.

- EBPB. 1947—1998.: 1947—1965. Book of European Bison, 1947—1965. Warszawa: PWN Polish Sci. Publ.; 1977—1998. European Bison Pedigree Book, Warszawa: State Publ. Agric. and Forestry.
- EBPB. 1966. Pedigree Book of the European Bison: Reprint of Numbers 1—3, 1932/37, Zabinski J., Ed. Warszawa: Int. Soc. Protec. Eor. Bison. P. 7—24.
- EBPB 1996. (European Bison Pedigree Book) 1995. Raczynski J., Ed. Bialowieza. 65 p.
- Efron B., Tibshirani R. J. 1993. An Introduction to the Bootstrap. Chapman and Hall. 436 p.
- Egerton P. J. 1964. The bison in Canada // *Oryx*. V. 7. № 6. P. 305—314.
- Empel W. 1962. Morphologie des Schädels von *Bison bonasus* // *Acta Theriol.* V. 4. № 6. P. 53—111.
- Empel W., Roskosz T. 1963. Das skelett der Gliedmassen des Wisents, *Bison bonasus* // *Acta Theriol.* V. 13. № 7 (Bisoniana). P. 259—300.
- Evans H. J., Buckland R. A., Summer A. T. 1973. Chromosome homology and heterochromatin in goat, sheep, and ox studied by banding techniques // *Chromosoma*. V. 42. P. 383.
- Fedyk S., Sypa P. 1971. Chromosomes of European bison, domestic cattle and their hybrids // *Acta Theriol.* V. 16. N 30. P. 465—468.
- Ferguson M. M., Drahuschak L. R. 1990. Disease resistance and enzyme heterozygosity in rainbow trout // *Heredity*. N 64. P. 413—417.
- Flerov K. K. 1969. Die Bison-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar // *Paläontol. Abh., Abteil. A*, Bd. 3. № 3/4. S. 489—520.
- Frick C. 1937. Horned Ruminants of North America // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* V. 69. P. IXXXVIII + 1—669.
- Fuller W. A. 1959. The horns and teeth as indicators of age in bison // *J. Wildlife Manag.* V. 25. № 3. P. 342—344.
- Fuller W. A. 1960. Behaviour and social organization of the wild bison of Wood Buffalo Park // *Arctic*. V. 13. № 1. P. 3—19.
- Fuller W. A. 1961. The ecology and management of the American bison // *Terre et vie*. V 108. № 3. P. 286—304.
- Gallagher D. S., Womack J. E. 1992. Chromosome conservation in the Bovidae // *J. Heredity*. V. 83. P. 287—298.
- Gallagher D. S., Davis S. K., De Donato M., et al. 1999. A molecular cytogenetic analysis of the tribe Bovini (Artiodactyla: Bovidae: Bovinae) with an emphasis on sex chromosome morphology and NOR distribution // *Chromosome Res.* V. 7. № 6. P. 481—492.
- Gasparski J. M. 1964a. Pokrewienstwo i rozniice miedzy wlasciwosciami antygenowymi krwi zubrow (*Bison bonasus*) i bydla domowego (*Bos taurus dom.*) // *Biulet. ZHDZ.* V. 4. P. 47—62.
- Gasparski J. M. 1964b. Homozygous and heterozygous antigenic substances in the blood of domestic cattle // *Genetica Pol.* V. 5. № 2. P. 141—142.
- Gasparski J. M. 1965. Investigation in the blood groups of wisents and hybrids in comparison with the blood groups of cattle // *Proc. 9th Eur. Anim. Blood Group Conf. Prague*. P. 93—97.
- Gasparski J. M. 1967. Current Status of Studies on the European Bison Blood Properties // *Acta Theriol.* V. 12. № 24. P. 361—365.
- Gasparski, J. M. 1972. Serum Amylase Isozymes in Wisents and CattleWisent Hybrids // 12th Eur. Conf. Anim. Blood Groups and Biochemical Polymorphism (Budapest, 1970). Budapest. P. 181—182.
- Gasparski J. M., Dubinski S. 1962. Studies of the antigenic factors of the blood of aurochs (*Bison bonasus*) // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 97. P. 285—295.
- Gasparski J. M., Gerner-Nowakowa A. 1963. Investigations of antigenic factors of the FV blood group system in aurochs (*Bison bonasus*) // *Immunogenetics Letter*. V. 3. N 1. P. 65—67.
- Gasparski J. M., Krasinska M., Szykiewicz E. 1963. A serologic specificity observed in immunization of cattle with wisent red cells // *Acta Theriol.* V. 7. N 15. P. 311—316.
- Gebczynski M. and Tomaszewska-Guszkiewicz K. 1987. Genetic variability in the European bison // *Biochem. Sys. Ecol.* V. 15. P. 285—288.
- Gebczynska Z., Kowalczyk J., Zlolecka A. 1974. A comparison of the digestibility of nutrients by European bison and cattle // *Acta Theriol.* V. 19. P. 283—289.
- Geraads D. 1992. Phylogenetic analysis of the tribe Bovini (Mammalia: Artiodactyla) // *Zool. J. Linnean Soc.* V. 104. P. 193—207.
- Graczyk R. 1987. European Bison, *Bison bonasus bonasus* (Linnaeus, 1758), in Wielkopolska. Poznan., 35 s.
- Groves, C. P. 1981. Systematic relationship in the Bovini (Artiodactyla, Bovidae) // *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*. V. 19. P. 264—278.
- Gupta A. P. 1978. Developmental stability in species hybrids and backcross progenies of *Drosophila* // *Evolution*. V. 32. P. 580—687.
- Halloran A. F. 1957. Live and dressed weights of American bison // *J. Mammal.* V 38. № 1. P. 1—139.
- Harris, M., Hopkinson, D. A. 1976. Handbook of Enzyme Electrophoresis in Human Genetics, Amsterdam: North Holland. 257 p.
- Hartl G. B., Pucek Z. 1994. Genetic depletion in the European bison (*Bison bonasus*) and the significance of electrophoretic heterozygosity for conservation // *Conser. Biol.* V. 8. № 1. P. 167—174.
- Haynes G. 1984. Tooth wear rate in northern bison // *J. Mammal.* V. 65. № 3. P. 487—491.
- Heaney L. R. 1978. Island area and body size in insular mammals: Evidence from the three-colored squirrel (*Callosciurus prevosti*) of Southeast Asia // *Evolution*. V. 32. P. 29—44.
- Heck H. 1968. Der Bison (*Bison bison*) WittenbergLuterstadt. P. 1—63.
- Hediger R., Ansari H., Stranzinger G. 1991. Chromosome banding and gene localization support conservation of chromosome structure between cattle and sheep // *Cytogenet. Cell. Genet.* V. 51. P. 127—134.
- Hilzheimer M. 1918. Dritter Beitrag zur Kenntnis der Bisonten // *Arch. Naturgesch.* V. 84. № 6. P. 41—87.
- Hinde R. A. 1970. Animal Behavior: A Synthesis of Ethology and Comparative Physiology. Ed. 2. New York: McGrawHill Book Co. 855 p.
- Hoffecker J., Baryshnikov G., Potapova O. 1991. Vertebrate remains from the Mousterian site of Ilkaya 1 (Northern Caucasus, USSR): New analysis and interpretation // *J. Archaeol. Sci.* N 18. P. 113—147.

- Ianuzzi L., Di Bernardino D., Gustavsson I. et al. 1987. Centromeric loss in translocation of centric fusion type in cattle and water buffalo // *Hereditas*. V. 1. P. 73—81.
- Inman H. 1970. Buffalo Jones' adventures on the plains. Lincoln. 107 P.
- ISIS. 1991. SPARKS (Single Population Animal Record Keeping System) Apple Valley Min.: International Species Information System. 52 p.
- Jaczewski Z. 1958. Reproductions of the European bison in reserves // *Acta Theriol.* V. 9. № 1. P. 333—371.
- Janecek L. L., Honeycutt R. L., Adkins R. M., Davis S. K. 1996. Mitochondrial gene sequences and the molecular systematics of the artiodactyl subfamily Bovinae // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 6. N 1. P. 107—119.
- Kahlke R.-D. 1994. Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen *Mammuthus Coelodonta* Faunenkomplexes in Eurasien (Grossäuger). Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Gesellschaft. № 546. S. 1—164.
- Kat P. W. 1982. The relationship between heterozygosity for enzyme loci and developmental homeostasis in peripheral populations of aquatic bivalves (Unionidae) // *Amer. Natur.* V. 119. P. 824—832.
- Kobrynozok F., Roskosz T. 1980. Correlation of skull dimensions in the European bison // *Acta Theriol.* V. 25. P. 349—364.
- Koffman M. 1942. Parasitfaunan hos bisonoxe, visent (*Bison europeus*) Bidrag till känuedomer om parasiter hos husdjur och vilt i Sverige. III // *Scand. Vet. Tidskr.* V. 32. N 3. P. 150—192.
- Kolfschoten T. 1990. The evolution of the mammal fauna in the Netherlands and the middle Rhine area (Western Germany) during the Late Pleistocene // *Meded. Rijks Geol. Dienst.* V. 43. № 3. P. 3—69.
- Koulischer L., Tyskens J., Mortelmans J. 1967. Mammalian cytogenetics: I. The chromosomes of three species of Bovidae: *Bos taurus*, *Bison bonasus*, *Cephalophus grimmii* // *Acta Zool. Pathol. Antverp.* V. 43. P. 135—139.
- Koulischer L., Tyskens J., Mortelmans J. 1972. Mammalian cytogenetics: VI. The chromosomes of a male specimen of *Anoa depressicornis quarlesi* // *Acta Zool. Pathol. Antverp.* V. 56. P. 21—24.
- Krallinger H. 1927. Ueber die Chromosomenforschung in der Sagetierklasse. Anat. Anz. V. 63. P. 209—212.
- Krasińska M. 1963. Weitere Untersuchungen über Kreuzungen des Wisent, *Bison bonasus* (L. 1758) mit dem Hausrind, *Bos taurus dom.* (L., 1758) // *Acta Theriol.* V. 7. N 14. P. 301—310.
- Krasińska M. 1967a. Crosses of wisent and domestic cattle // *Acta Theriol.* V. 12. P. 67—75.
- Krasińska M. 1967b. The history of the European bison population in the Bialowieza Forest and the results of its protection // *Acta Theriol.* V. 12. P. 323—333.
- Krasińska M. 1969. The postnatal development of F1 hybrids of European bison and domestic cattle // *Acta Theriol.* V. 14. P. 69—117.
- Krasińska M. 1971a. Hybridization of European bison with domestic cattle, Part VI // *Acta Theriol.* V. 16. P. 413—432.
- Krasińska M. 1971b. Postnatal development of B1 hybrids of European bison and domestic cattle // *Acta Theriol.* V. 16. P. 432—438.
- Krasińska M. 1979. Postnatal development of European bison and domestic cattle hybrids of backcrosses B2 and B3 // *Acta Theriol.* V. 24. P. 211—220.
- Krasińska M., Pucek Z. 1967. The state of studies on hybridisation of European bison and domestic cattle // *Acta Theriol.* V. 12. P. 211—220.
- Krasiński Z. F. 1978. Dynamics and structure of the European bison population in the Bialowieza Primeval Forest // *Acta Theriol.* V. 23. N 9. P. 333—376.
- Krasiński Z. F., Bunevich A. N., Krasińska M. 1994. Charakterystyka populacji zębrazu nizinnego w polskiej i białoruskiej części Puszczy Białowieskiej // *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody*. T. 13. N 4. P. 25—67.
- Krasiński Z., Raczynski J. 1967. The reproduction biology of European bison living in reserves and in freedom // *Acta Theriol.* V. 12. N 29. P. 407—444.
- Krasiński Z. A., Krasińska M. 1992. Free ranging European bison in Borecka Forest // *Acta Theriol.* V. 34. N 3. P. 301—317.
- Kruskal J. B. 1964. Nonmetric Multidimensional Scaling: A Numerical Method // *Psychometrika*. V. 29. № 2. P. 115—129.
- Kruskal J. B. 1977. Relations between multidimensional scaling and cluster analysis // *Classification and clustering*. ed. by J. Van Ryzin. New York/San Francisco-London: Academic Press. P. 115—129.
- Lacy R. C. 1989. Analysis of founder representation in pedigrees: Founder equivalents and founder genome equivalents // *Zoo Biol.* V. 8. P. 111—124.
- Lacy R. C. 1993. GENES: A computer program for the analysis of pedigrees and genetic management of populations. Chicago: Chicago Zool. Soc. 62 p.
- Lacy R. C. 1995. Technical Report: Clarification of genetic terms and their use in the management of captive populations // *Zoo Biol.* V. 14. P. 565—578.
- Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L. 1985. Developmental instability as an indicator of reduced genetic variation in hatchery trout // *Transact. Amer. Fish. Soc.* V. 114. P. 230—235.
- Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L. 1992. Genetic, environmental, and developmental causes of meristic variation in rainbow trout // *Acta Zool. Fen.* V. 191. P. 730. V. 191. P. 79—95.
- Leithner O. 1927. Der Ur // *Ber. Int. Ges. Erhalt. Wisent.* V. 2. № 12. P. 1—52.
- Lewontin R. C. 1956. Studied on homeostasis and heterozygosity: 1. General considerations. Abdominal bristle number in second chromosome homozygotes of *Drosophila melanogaster* // *Amer. Natur.* V. 90. N 853. P. 237—255.
- Lott D. E. 1974. Sexual and aggressive behaviour of American bison (*Bison bison*) // *IUCN Publ. N. S. V.* 1. № 24. P. 382—394.
- Makaveyev T. 1968. Albumins, transferrins, serum amylase and blood groups in Bulganian water buffalo // *XI Eur. Conf. on Anim. Blood Groups and Bioch. Polymorph.* Warsaw. P. 235—238.
- Markova A. K., Smirnov N. G., Kozharin A. V., et al. 1995. Late Pleistocene Distribution and Diversity of Mammals in Northern Eurasia (Paleofauna Database) // *Paleontol. Evol.* V. 28—29. P. 5—143.

- Markow T. A., Ricker J. P. 1991. Developmental stability in hybrids between the sibling species pair, *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans* // *Genetica*. V. 84. P. 115–121.
- Matsumoto H. 1918. On some fossil bisontines of Eastern Asia, *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ.* (ser. 2) Geology. V. 3. № 3. P. 83–102.
- McHugh T. 1958. Social behaviour of the American buffalo (*Bison bison*) // *Zoologica (USA)*. V. 43. № 1. P. 30–96.
- McHugh T. 1972. The time of the buffalo. Knopf A. A. Ed. New York. 339 p.
- McKenna M. C. and Bell S. K. 1997. Classification of Mammals above the Species Level, New York: Columbia Univ. Press. 631 p.
- Meagher M. 1973. The bison of Yellowstone National Park // *National Park Service Scientific Monogr. Ser. V. 1.* 161 p.
- Melander Y. 1959. The mitotic chromosomes of some cavicorn mammals (*Bos taurus* L., *Bison bonasus* L., *Ovis aries* L.) // *Hereditas*. V. 45. N. 4. P. 4.
- Miyamoto M. M., Tanhauser S. M., Lajpis P. J. 1989. Systematic relationship in the artiodactyl tribe Bovini (family Bovidae), as determined from mitochondrial DNA sequences // *System. Zool.* V. 38. P. 342–349.
- Mohr E. 1952. Die neue BrehmBücherei: Der Wisent. Leipzig: Akad. Verlag. Geest & Portig. 75 S.
- Moya-Solá S. 1987. Los bovidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España) // *Paleontología i Evolución. Mem. Espec. (Sabadel)*. V. 1. P. 181–235.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations // *Amer. Natur.* V. 106. N 949. P. 283–292.
- Nei M. 1975. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam: North Holland Publ. Co. 278 p.
- Nevo E., Beiles A., Ben-Shlomo R. 1984. The evolutionary significance of genetic diversity: Ecological, demographic and life history correlates // *Evolutionary Dynamics of Genetic Diversity* (G. S. Mani, ed.). Berlin: Springer Verlag. P. 13–213.
- Nevo E., Noy R., Lavi B., et al. 1985. Levels of genetic diversity and resistance to pollution in marine organisms // *FAO Fish. Rep.* N 352, suppl. P. 175–182.
- Nilsson. 1964. Standartpollendiagramme und C-14 Datierungen aus Agrods Mosse im Mitteleren Scenen // *Lunds Univ. Arskrift. adv.* 2. V. 59. P. 7.
- Nordmann, A. 1838. Ueber das Vorkommen des Auerochsen in Caucasus *Bulletin scient. publi'e par l'Acad. des sciences de St. Ptb.* T. 3. № 20.
- O'Brien S. F., Evermann J. F. 1988. Interactive influence of infectious disease and genetic diversity in natural populations // *Trends Ecol. Evol.* N 3. P. 254–259.
- Olech W. 1987. Analysis of inbreeding in European bison // *Acta Theriol.* V. 30. P. 373–387.
- Olech W. 1989. The participation of ancestral genes in the existing population of European bison // *Acta Theriol.* V. 34. P. 397–407.
- Onopiuk W. 1984. Historia, warunki utuzumania i analiza wpiywu inbredu na rozrod i dlugosc zycia zubrow w Bialowiezy // *Master Degree Theses. Warszawa: Agric. Univ.* 96 p.
- Orbangi J. 1961. A bator az europai ez amerikai boleny szorretenek ossrchansanlito vizsgalata hor. 111 S.
- Parsons P. A. 1989. Environmental stresses and conservations // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 20. P. 29–49.
- Peden D. G., Kraay G. J. 1979. Comparison of blood characteristics in plains bison, wood bison, and their hybrids // *Can. J. Zool.* V. 57. N 9. P. 1778–1784.
- Pfizenmayer E. W. 1929. Biologische und morphologische Notizen uber den Kaukasus wisent // *Abh. Bayer. Akad. Wissensch. S.* 497–504.
- Pucek Z. 1986. European bison // *Species*. V. 7. P. 9–10.
- Pucek Z. 1991. History of the European bison and problems of its protection and management // *Global Trends in Wildlife Management*. Bobek, B., Perzanowski, K., Regein, W. (Eds.) (Trans. 18th IUGB Congress, Krakow 1987). Krakow-Warszawa: Swiat Press. P. 19–39.
- Pucek Z., Seal U. S., Miller P. (eds.) 1996. Population and habitat viability assessment for the European bison (*Bison bonasus*). IUCN / SSC Conservation breeding Specialist Group: Apple Valey, Minnesota, USA. 138 p.
- Pytel S. M. 1969. The morphology of alimentary canal of the European bison // *Acta Theriol.* V. 14. N 27. P. 349–402.
- Raczynski J. 1978. *Zubr*. Warszawa. 283 s.
- Rao S. R. 1977. Cluster analysis, as applied to the study of race intermixing in human population // *Classification and clustering*, ed. by J. Van Ryzin. New York/San Francisco/London: Academic Press. P. 115–129.
- Radde G. und Koenig E. 1894. Das Ostufer des Pontus und seine kulturelle Entwicklung im Verlaufe der letzten dreissig Jahre. Dr. A. Petermanns Mittheilungen. Bd. 24. Erg. anzugsheft. № 112. Gotha.
- Remane A. 1956. Die Grundlagen des Naturlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Akad. Verlag. 364 s.
- Ritz L. R., Glowatzki-Mullis M. L., MacHugh D. E., Gaillard C. 2000. Phylogenetic analysis of the tribe Bovini using microsatellites // *Anim. Genet.* V. 31. N 3. P. 178–185.
- Sandlung O. T., Hinar K., Broun A. H. (eds.) 1992. Conservation of biodiversity for sustainable development. Scand. Univ. Press. 337 p.
- Schnedl W., Czaker R. 1974. Centromeric heterochromatin and Comparison of G-banding in cattle, goat, and sheep chromosome (Bovidae) // *Cytogenet. Cell. Genet.* V. 13. N 3.
- Shackleton D. 1968. Comparative aspect of social organisation of American bison // *Univ. Western Ontario, Canada. London.* № 4. P. 1–67.
- Sher A. V. 1997. An Early quaternary bison population from Untermassfeld: *Bison menneri* sp. nov // *Monogr. Rom.-Germ. Zentralmus. Mainz.* Bd. 40. № 1. P. 101–180.
- Sipko T. P., Rautian G. S., Udina I. G., Strel'chenko N. S. 1997. Conservation of Genetic Resources from Endangered and Economically Important Ungulate Species via Establishment of Cryobanks // *Physiol. Genet. Biol. Rev.* New York: Harwood Acad. Publ. V. 13. P. 35–98.

- Skinner M. F., Kaisen O. C. 1947. The fossil bison of Alaska and preliminary revision of the genus // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* V. 89. Art. 3. P. 127—256.
- Slatis H. M. 1960. An analysis of inbreeding in the European bison // *Genetics*. V. 45. P. 275—287.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. 1981. *Biometry*. San-Francisco: Freeman and Co. 859 p.
- Soper J. D. 1941. History, range and home life of the northern bison // *Ecol. Monogr.* V. 11. N 4.
- Soulé E. M. 1979. Heterozygosity and developmental stability: Another look // *Evolution*. V. 33. P. 396—401.
- Soulé E. M. 1980. Thresholds for survival: criteria for maintenance of fitness and evolutionary potential // *Conservation Biology: An Evolutionary Ecological Perspective* / Soule M. E., Wilcox B. A. (eds). Sinauer, Sunderland, MA. P. 151—170.
- Soulé E. M. 1982. Allometric variation. 1. The theory and some consequences // *Amer. Naturalist*. V. 120. № 6. P. 751—764.
- Soulé E. M., Cuzin-Roudy J. 1982. Allometric variation. 2. Developmental instability of extreme phenotypes // *Amer. Natur.* V. 120. № 6. P. 765—786.
- Soskosz T. 1962. Morphologie der Virbelsaule des Wisents // *Acta Theriol.* V. 6. № 5. P. 114—164.
- Stormont C., Miller W. J., Suzuki Y. 1961. Blood groups and the taxonomic status of American buffalo and domestic cattle // *Evolution*. V. 15. P. 196—208.
- Susuki S., Amano T. 1973. Serological observations on Brazilian zebu cattle // *Anim. Blood Groups and Bioch. Genet.* N. 4. P. 233—235.
- Tankerville M. 1965. The white cattle of Chillingham // *Agriculture*. V. 63. № 4. P. 176—179.
- Toll G. L., Halnan C. R. 1976. The Giemsa banding pattern of Australian swamp buffalo (*Bubalus bubalis*): Chromosome homology with other Bovidae // *Can. J. Genet. Cytol.* V. 18. P. 303.
- Udina I. G., Sipko T. P., Rautian G. S., et al. 1994. The study of DNA-polymorphism of European bison by PCR-analysis of kappa-casein gene and loci DQB and DRB of the major histocompatibility complex // *The 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Guelph, August 7-14, 1994. Guelph, Ontario, Canada. V. 21. P. 147—150.
- Van Gelder R. G. 1977. Mammalian hybrids and generic limits // *Am. Mus. Novit.* N 2635. P. 1—25.
- Van Valen L. 1962. A study of fluctuating asymmetry // *Evolution*. V. 10. P. 139—146.
- Wall D. A., Davis S. K., Read B. M. 1992. Phylogenetic relationships in the subfamily Bovinae (Mammalia, Artiodactyla) based on ribosomal DNA // *J. Mammal.* V. 73. P. 262—275.
- Wallace B. 1953. On co-adaptation in *Drosophila* // *Amer. Natur.* V. 87. P. 343—358.
- Ward J. H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function // *J. Am. Statist. Ass.* V. 58. P. 236.
- Ward R. D., Skibinski D. O. F., and Woodwark M. 1992. Protein heterozygosity, protein structure, and taxonomic differentiation // *Evol. Biol.*, V. 26 ed. Max K. Hecht et al. New York. Plenum Press. P. 73—159.
- Ward T. J., Skow L. C., Gallagher D. S., Schnabel R. D., Nall C. A., Kolenda C. E., Davis S. K., Taylor J. F., Derr J. N. 2001. Differential introgression of uniparentally inherited markers in bison populations with hybrid ancestries // *Anim. Genet.* V. 32. N 2. P. 89—91.
- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations // *Genetics*. N 16. P. 97—159.
- Wroblewski K. 1927. *Zubr Puzchy Bialowieskiey*. Poznan. 232 p.
- Wurster D. H., Benirschke K. 1968. Chromosome studies in the superfamily Bovidae // *Chromosoma*. V. 25. N 2. P. 121—128.
- Ying K. L., Peden J. R. 1977. Chromosome homology of wood bison and plain bison // *Can. J. Zool.* V. 55. P. 1759—1762.
- Zakharov V. M. 1992. Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fen.* V. 191. P. 7—30.
- Zakharov V. M., Sikorski M. D. 1997. Inbreeding and developmental stability in a laboratory strain of the bank vole *Clethrionomys glareolus* // *Acta Theriol. Suppl.* 4. (Developmental homeostasis in natural populations of mammals: phenetic approach. Zakharov V. M., Yablokov A. V., Eds.). P. 73—78.
- Zaykin D. V., Pudovkin A. I. 1993. Two programs to estimate significance of Chi-square values using pseudo-probability test // *J. Hered.* V. 84. P. 152.

Приложение 1
Список гибридных и чистокровных зубров, основателей современных линий разведения зубров и предков *Bison bonasus montanus*

№¹	Кличка	Пол	Доля²	Дата рождения	Дата падежа	Отец¹	Мать¹	Место рождения³	Примечания
E1	Планет	м	0	≈1881	≈1900	—	—	Пшина	предки из БП в 1863 и 1893 г.
E2	Беллона	ф	0	1883	1896	—	—	Зоо Берлин	предки из БЗ с 1873
E3	Беролина	ф	0	12.05.1891	21.09.1907	Планет, E1	Беллоне, E2	«-»	
E7	Плюто	м	0	≈1897	2.02.1915	—	—	Пшина	предки из БП в 1863 и 1893 г.
E15	Бегрюндер	м	0	28.05.1903	7.10.1919	Плюто, E7	Беролина, 3f	Зоо Берлин	
E16	Плавия	ф	0	1906	12.07.1932	—	—	Пшина	предки из БП в 1863 и 1893 г.
E19	Бегас	м	0	20.06.1914	17.10.1932	Бегрюндер, E15	Плавия, E16	Зоо Берлин	
E21	Бермуда	ф	0	10.06.1917	10.06.1926	Бегрюндер, E15	Плавия, E16	«-»	
E23	Белизар	м	0	6.05.1921	3.02.1932	Бегас, E19	Плавия, E16	«-»	
E25	Беттина	ф	0	17.06.1922	1945	Бегас, E19	Бермуда, E21	«-»	
E32	Плутарх	м	0	≈1900	21.02.1917	—	—	Пшина	предки из БП в 1863 и 1893 г.
E33	Плаге	ф	0	≈1900	17.07.1921	—	—	«-»	«-»
E35	Плевна	ф	0	27.06.1912	4.09.1922	Плутарх, E32	Плаге, E33	«-»	не имеет генетич. вклада в популяции Кавказа
E36	Плеяде	ф	0	5.06.1913	11.1920	Плутарх, E32	Плаге, E33	«-»	
E42	Планта	ф	0	1904	13.02.1931	—	—	«-»	предки из БП в 1863 и 1893 г.
E45	Плебейер	м	0	1917	15.09.1937	—	—	«-»	«-»
E46	Плацида	ф	0	1918	17.05.1926	—	—	«-»	предки из БП в 1863 и 1893 г.
E49	Плакетте	ф	0	25.10.1924	6.12.1944	Пребейер E45	Планта E42	«-»	«-»
E50	Белосток	м	0	1900	15.02.1911	—	—	БЗ	
E51	Биала	ф	0	1900	1.07.1907	—	—	«-»	
E54	Бианка	ф	0	5.05.1906	10.06.1911	Белосток, E50	Биала, E51	АН	
E55	Бим	м	0	16.05.1907	2.05.1924	Белосток, E50	Биала, E51	«-»	
E58	Быстрая	ф	0	22.05.1909	1.09.1924	Белосток, E50	Бианка, E54	«-»	
E65	Петер	м	0	1913	29.09.1925	—	—	Гатчина	
E85	Биберштейн	м	0	1907	10.1912	—	—	БЗ	
E86	Бильдунг	ф	0	1907	01.1916	—	—	«-»	
E87	Биль	м	0	06.1913	13.11.1929	Биберштейн, E85	Бильдунг, E86	Будапешт	
E89	Бильма	ф	0	1913	4.09.1939	—	—	БЗ	
E93	Бизерта	ф	0	25.10.1924	16.08.1943	Биль E87	Бильма E89	Стокгольм	
E95	Гарде	ф	0	1907	1922	—	—	БЗ	
E96	Гатчина	ф	0	1911	8.05.1932	—	—	«-»	
E100	Кавказ	м	0	1907	26.02.1925	—	—	Кавказ	

№¹	Кличка	Пол	Доля²	Дата рождения	Дата падежа	Отец¹	Мать¹	Место рождения³	Примечания
E101	Гаген	м	0	23.09.1911	13.09.1933	Кавказ, E100	Гарде, E95	Гамбург	
E109	Шарбина	ф	0	20.01.1918	1926	Гаген, E101	Пляде, E36	Шабров	
E113	Шаттен	м	0	20.08.1922	8.01.1932	Гаген, E101	Гатчина, E96	«-»	
E117	Шалль	м	0	25.09.1923	7.03.1933	Гаген, E101	Шарбина, E109	«-»	
E122	Бирке	ф	0	1901	20.05.1920	—	—	БЗ	
E123	Бибер	м	0	1906	13.10.1921	—	—	«-»	
E124	Биене	ф	0	5.05.1910	13.11.1931	Бибер, E123	Бирке, E122	Шенбрун	
E125	Биллион	ф	0	13.05.1915	10.07.1931	Бибер, E123	Биене, E124	«-»	
E126	Бирон	м	0	19.07.1915	16.06.1931	Бибер, E123	Бирке, E122	«-»	
E147	Бисмарк	м	0	10.12.1925	4.04.1934	Бирон, E126	Биллион E125	«-»	
E157	Боргильд	ф	0	8.08.1926	13.11.1950	Шаттен, E113	Бетина, E25	Бойтценбург	
E158	Платен	м	0	14.11.1926	5.12.1933	Плебейер E45	Планта E42	Пшина	
E161	Бискайя	ф	0	2.05.1927	23.07.1944	Билль E87	Бильма E89	Стокгольм	
E163	Борус	м	0	29.09.1927	9.07.1944	Шаттен E113	Беттина E25	Бойтценбург	
E173	Платане	ф	0	15.06.1928	10.02.1945	Плебейер E45	Плакетте E49	Пшина	
E193	Бодо	м	0	14.06.1930	14.05.1946	Шалль, E117	Боргильд, E157	Бойтценбург	
E195	Плесс	м	0	10.07.1930	1944	Плебейер E45	Плакетте E49	Пшина	
E220	Плотце	ф	0	28.08.1932	26.08.1948	Плебейер E45	Платане E173	«-»	
E229	Плиш	м	0	15.06.1933	6.11.1951	Платтен E158	Плакетте E49	«-»	
E242	Пума	ф	0	1.05.1934	14.07.1953	Борус E163	Бизерта E93	Беловеж (П)	
E247	Пулилька	ф	0	20.05.1935	17.07.1953	Борус E163	Бискайя E161	«-»	
E257	Пустота	ф	0	16.05.1936	14.05.1944	Борус E163	Бискайя E161	«-»	
E268	Плоткарка	ф	0	20.06.1936	20.04.1960	Плесс E195	Платане E173	Пшина	
E484	Плюск	м	0	1938	1949	Плесс E195	Плакетта E49	«-»	
E501	Пужанка	ф	0	18.07.1938	17.07.1953	Борус E163	Бизерта E93	Беловеж (П)	
E517	Пуля	ф	0	20.05.1939	16.05.1950	Борус E163	Пулилька E247	«-»	
E519	Поганка	ф	0	23.06.1939	28.06.1955	Плиш E229	Бизерта E93	«-»	
E520	Поляна	ф	0	9.08.1939	1959	Плиш E229	Бискайя E161	«-»	
E542	Пузон	м	0	21.05.1940	1954	Плиш E229	Пустота E257	«-»	
E543	Пуф	м	0	26.05.1940	22.04.1951	Плиш E229	Пума E242	«-»	
E546	Плювиус II	м	0	15.09.1940	1957	Плесс E195	Плакетте E49	Пшина	
E600	Пугинал	м	0	1.07.1942	1962	Плиш E229	Пулилька E247	Беловеж (П)	
E624	Пурпура	ф	0	29.04.1943	1964	Плиш E229	Пума E242	«-»	
E673	Пуца	ф	0	14.04.1945	1954	Пуф E543	Поганка E519	«-»	
E675	Пустош	м	0	13.05.1945	1960	Плиш E229	Пужанка E501	«-»	

№¹	Кличка	Пол	Доля²	Дата рождения	Дата падежа	Отец¹	Мать¹	Место рождения¹	Примечания
E676	Пуслав	м	0	1.07.1945	1965	Плиш E229	Пуля E517	«-»	
E679	Плещух II	м	0	29.06.1945	1957	Плюск E484	Плотце E220	Пшина	
E680	Плудрак II	м	0	17.08.1945	1963	Плюск E484	Плоткарка E268	«-»	
E696	Пустулечка	ф	0	15.06.1946	1964	Пузон E542	Поляна E520	Беловеж (П)	
E718	Плишка	ф	0	23.06.1947	1963	Плювиус II E546	Плоткарка E268	Пшина	
E723	Пулومка	ф	0	15.08.1947	1967	Пузон E542	Пума E242	Неполомейце	
E754	Бета	ф	0	5.05.1948	1966	Пугинал E600	Пуля E517	Беловеж (Б)	
E761	Пумекс	м	0	16.05.1949	1964	Пузон E542	Пуца E673	Неполомейце	
E775	Пленница	ф	0	30.08.1949	1964	Плювиус II E546	Плоткарка E268	Пшина	
E801	Муравка	ф	0	29.05.1959	1973	Пуслав E676	Пустулечка E696	ПТЗ	
E833	Белужка	ф	0	8.05.1951	1966	Пустош E675	Плоткарка E268	Беловеж (Б)	
E837	Белочка	ф	0	22.06.1951	1971	Пустош E675	Плишка E718	«-»	
E860	Пухатек	м	0	11.06.1952	1968	Пумекс E761	Пулумка E723	Неполомейце	
E874	Берлога	ф	0	4.08.1952	1969	Пустош E675	Плоткарка E268	Беловеж (Б)	
E875	Бегония	ф	0	22.08.1952	1969	Пустош E675	Плишка E718	«-»	
E914	Беакица	ф	0	22.09.1953	1972	Пустош E675	Плоткарка E268	«-»	
Г2 "Б"⁴	Бизонка Б	ф	1	1896	18.04.1905	—	—	Гамбург	
Г3 "Б"⁴	Бизон В	м	1	1896	18.04.1900	—	—	«-»	
Г7 "Б"⁴	Старшая	ф	1	1.04.1903	8.02.1924	Бизон В, Г3	Бизонка Б, Г2	АН	
С13	Санька	ф	.5	28.10.1909	9.04.1934	Белосток, Е50	Старшая, Г7 "Б"	«-»	
Г21 "Б"⁴	Лифляндец	м	1	1910	14.12.1913	—	—	Рига	
Г15 "Б"⁴	Американ	м	1	7.03.1912	5.02.1918	—	—	АН	
С33	Орлица	ф	.25	31.05.1912	17.01.1923	Бим, Е55	Санька, С13	«-»	
С45	Разбой	м	.5	31.05.1915	28.06.1935	Американ, Г15 "Б"	Быстрая, Е58	«-»	
С63	Сова	ф	.625	24.04.1920	2.12.1938	Лифляндец, Г21 "Б"	Орлица, С33	«-»	
С71	Сойка	ф	.5	20.03.1922	21.03.1930	Разбой, 45	Санька, С13	«-»	
С73	Ржанка	ф	.375	2.04.1922	10.03.1935	Разбой, 45	Орлица, С33	«-»	
С100	Вий	м	.25	29.04.1926	6.04.1937	Петер, Е65	Сойка, С71	«-»	
С143	Жучка	ф	.313	21.05.1930		Белзар, Е23	Сова, С63	«-»	
С185	Лена	ф	.313	15.05.1934		Вий, С100	Ржанка, С73	«-»	
К1 = С106	Волна	ф	.25	17.08.1926	19.08.1945	Бирон, Е126	Санька, С13	«-»	
К2 = С132	Еруня	ф	.25	26.04.1929	22.01.1947	Белзар, Е23	Санька, С13	«-»	
К3 = С209	Журавль	м	.156	20.07.1936	20.09.1941	Бодо, Е193	Жучка, С143	«-»	пал от геморрагической септицемии
К4 = С233	Жанка	ф	.156	9.05.1938	1957	Бодо, Е193	Жучка, С143	«-»	
К5 = С245	Лири	ф	.156	17.05.1939	28.05.1951	Бодо, Е193	Лена, С185	«-»	

№¹	Кличка	Пол	Доля²	Дата рождения	Дата падежа	Отец¹	Мать¹	Место рождения³	Примечания
K6	Валькирия	f	.125	7.10.1940	1963	Бодо, Е193	Волна, К1	Киша	
K7	Ельма	f	.125	12.12.1940	1964	Бодо, Е193	Еруня, К2	«-»	
K8 = С133	Едра	f	.5	26.04.1929	23.08.1942	Белзар, Е23	Аутка (бизон)	АН	завезена из Зоо Москвы в 1941 г. пала от геморрагической септицемии
K9 = С140	Жах	m	.25	25.04.1930	11.09.1941	Бирон, Е126	Полезная, С46	«-»	«-»
K10 = Г38"Б"4	Бостон	m	1	4.04.1931	5.09.1941	Воин С	Башка	«-»	«-»
K11 = С189	Зорька	f	.375	28.07.1934		Жах, К9	Едра, К8	Москва Зоо	завезена в 1941 г. 17.02.1948 продана в Зоо Свердловск
K12	Витязь	m	.203	21.04.1942	26.09.1945	Журавль, К3	Волна, К1	Киша	убит в н-и целях
K13	Ермыш	m	.203	30.04.1942	12.02.1953	Журавль, К3	Еруня, К2	«-»	убит вне КГЗ
K14	Луган	m	.156	25.05.1942		Журавль, К3	Лира, К5	«-»	28.05.1947 продан в Зоо Алма-Ата
K15	Желанная	f	.180	11.06.1944	16.07.1944	Ермыш, К13	Жанка, К4	«-»	причина не ясна
K16	Евменид	m	.164	11.07.1944	11.07.1944	Ермыш, К13	Ельма, К7	«-»	мертвоорожденный
K17	Лаура	f	.180	29.07.1944		Ермыш, К13	Лира, К5	«-»	мертвоорожденный
K18	Евлагия	f	.227	12.08.1944	12.08.1944	Ермыш, К13	Еруня, К2	«-»	
K19	Желна	f	.180	27.04.1945		Ермыш, К13	Жанка, К4	«-»	
K20	Вайгач	m	.164	27.05.1945		Ермыш, К13	Валькирия, К6	«-»	
K21	Елка	f	.164	29.05.1945	1961	Ермыш, К13	Ельма, К7	«-»	
K22	Лаба	f	.180	8.06.1945		Витязь, К12	Лира, К5	«-»	
K23	Волвянка	f	.227	9.07.1945	9.07.1945	Ермыш, К13	Волна, К1	«-»	мертвоорожденный
K24	Еня	f	.227	20.07.1945	20.07.1945	Ермыш, К13	Еруня, К2	«-»	мертвоорожденный
K25	Енисей II	m	.164	20.05.1946	18.07.1946	Ермыш, К13	Ельма, К7	«-»	убит Зорькой
K26	Вольный	m	.164	24.05.1946		Ермыш, К13	Валькирия, К6	«-»	26.03.1947 продан в Зоо Москвы
K27	Жулан	m	.180	25.05.1946		Ермыш, К13	Жанка, К4	«-»	26.03.1947 продан в Зоо Москвы
K28	Лоуб	m	.180	28.05.1946		Ермыш, К13	Лира, К5	«-»	26.03.1947 продан в Зоо Ростов
K29	Ея	f	.227	12.09.1946		Ермыш	Еруня, К2	«-»	31.01.1949 продан в Зоо Свердловск
K30	Ерик	m	.164	22.04.1947		Ермыш, К13	Ельма, К7	«-»	
K31	Жерлянка	f	.180	25.05.1947		Ермыш, К13	Жанка, К4	«-»	
K32	Любава	f	.180	26.05.1947		Ермыш, К13	Лира, К5	«-»	
K33	Верба	f	.164	28.07.1947	29.06.1948	Ермыш, К13	Валькирия, К6	«-»	
K34	—	f	.164	27.01.1948	27.01.1948	Ермыш, К13	Валькирия, К6	«-»	выкидыш
K35	—	m	.180	20.02.1948	20.02.1948	Ермыш, К13	Лира, К5	«-»	выкидыш
K36	Жанетта	f	.180	27.05.1948	10.05.1957	Ермыш, К13	Жанка, К4	«-»	
K37	Лаванда	f	.191	31.05.1948	1.07.1948	Ермыш, К13	Лаба, К22	«-»	

№¹	Кличка	Пол	Доля²	Дата рождения	Дата падежа	Отец¹	Мать¹	Место рождения³	Примечания
K38	Елань	f	.164	1.06.1948		Ермыш, K13	Ельма, K7	«-»	
K39	Женева	f	.191	1.06.1948		Ермыш, K13	Желна, K19	«-»	
K40	Елогуй	m	.184	6.06.1948		Ермыш, K13	Елка, K21	«-»	
K41	Лабрадор	m	.191	4.07.1948		Ермыш, K13	Лаура, K17	«-»	
K42 = E695	Пушанин	m	0	4.07.1946	1960	Пузан, E542	Поганка, E519	Беловеж (П)	
K43	Валдай	m	.164	10.04.1949	18.05.1949	Ермыш, K13	Валькирия, K6	Киша	27.02.1951 в Зоо Риги
K44	Лель	m	.180	5.05.1949		Ермыш, K13	Лира, K5	«-»	
K45	Жеманница	f	.180	16.05.1949		Ермыш, K13	Жанка, K4	«-»	
K46	Ладога	f	.191	4.06.1949	5.06.1949	Ермыш, K13	Лаба, K22	«-»	
K47	Желанный	m	.191	7.07.1949	3.07.1949	Ермыш, K13	Желна, K19	«-»	
K48	Ершик	m	.215	14.06.1949		Ермыш, K13	Ея, K29	«-»	27.02.1951 в Зоо Ереван
K49	Ежевика	f	.184	5.07.1949	6.07.1949	Ермыш, K13	Елка, K21	«-»	
K50	Елатьма	f	.164	26.08.1949		Ермыш, K13	Ельма, K7	«-»	
K51	Лохман	m	.191	7.10.1949	6.12.1950	Ермыш, K13	Лаура, K17	«-»	паралич из-за кровоизл. после травмы
K52	Камелия	f	.063	3.05.1950		Пушанин, E695	Валькирия, K6	«-»	
K53	Жест	m	.090	8.05.1950		Пушанин, E695	Желна, K19	«-»	10.03.1951 в Зоо Киев
K54	Ель	f	.082	12.05.1950		Пушанин, E695	Елка, K21	«-»	
K55	Лютня	f	.090	14.05.1950		Пушанин, E695	Любава, K32	«-»	
K56	Ливадия	f	.078	16.05.1950		Пушанин, E695	Лира, K5	«-»	
K57	Ертаул	m	.113	18.05.1950		Пушанин, E695	Ея, K29	«-»	10.03.1951 в Зоо Харьков
K58	Ладья	f	.090	19.05.1951	19.10.1951	Пушанин, E695	Лаба, K22	«-»	ценуроз правого полушария
K59	Жетон	m	.078	21.05.1950		Пушанин, E695	Жанка, K4	«-»	10.03.1951 в Зоо Харьков
K60	Жерих	m	.090	7.05.1950	7.05.1950	Пушанин, E695	Жерлянка, K31	«-»	затоптан стадом
K61	Еруслан	m	.164	14.05.1950	14.05.1950	Пушанин, E695	Ельма, K7	«-»	абортирован 8 мес.
K62 = E746	Пухар	m	0	3.05.1948	20.09.1957	Ермыш, K13	Пуллка, E247	Неполномице	1/32 саусаc.
K63	Касатка	f	.063	30.04.1951	21.07.1955	Плиш, E229	Ельма, K7	Киша	от пастеррилеза = геморрагическая септицемия
K64	Жерлица	f	.090	8.05.1951		Пушанин, E695	Жерлянка, K31	«-»	кастрат. Пропал
K65	Егорлык	m	.082	8.05.1951	1956	Пушанин, E695	Елка, K21	«-»	
K66	Ласка	f	.090	15.05.1951		Пушанин, E695	Лаба, K22	«-»	плохой отел
K67	Жалейка	f	.090	18.05.1951	19.05.1951	Пушанин, E695	Желна, K19	«-»	
K68	Лукаш	m	.090	18.05.1951	15.12.1955	Пушанин, E695	Любава, K32	«-»	
K69	Жалобный	m	.078	19.05.1951	20.05.1951	Пушанин, E695	Жанка, K4	«-»	убит стадом
K70	Есаул	m	.082	23.05.1951	24.07.1953	Пушанин, E695	Елань, K38	«-»	забит для н-и.
K71	Камыш	m	.063	23.05.1951	24.09.1952	Пушанин, E695	Валькирия, K6	«-»	от септицемии — перелом латер. надмышцелка бедра

№¹	Кличка	Пол	Доля²	Дата рождения	Дата падежа	Отец³	Мать¹	Место рождения³	Примечания
K72	Жданный	м	.096	25.05.1951	14.02.1959	Пушанин, Е695	Женева, К39	«-»	кастрат отстрелян
K73	Жница	ф	.090	5.06.1951		Пушанин, Е695	Жанетта, К36	«-»	
K74	Ендова	ф	.113	23.10.1951		Пушанин, Е695	Ея, К29	«-»	
K75 = E773	Беляк	м	0	1.05.1949	26.09.1955	Пугинал, Е600	Пуля, Е517	Беловеж (Б)	убит браконьерами
K76 = E800	Беркут	м	0	21.05.1950	23.09.1960	Пугинал, Е600	Пурпура, Е624	«-»	убит зубром
K77 = E835	Мураш	м	0	3.06.1951	29.04.1956	Пуслав, Е676	Пустуленка, Е696	ПТЗ	от злокач. отека
K78	Жалость	ф	.078	28.04.1952		Пушанин, Е695	Жанка, К4	Киша	
K79	Жезл	м	.090	2.05.1952	23.02.1960	Пухар, Е746	Желна, К19	«-»	кастрат, отстрел
K80	Ланка	ф	.090	5.05.1952		Пушанин, Е695	Лаба, К22	«-»	
K81	Люттик	м	.090	7.05.1952	21.03.1959	Пухар, Е746	Любава, К32	«-»	отстрел
K82	Карагач	м	.063	14.05.1952	29.10.1068	Пушанин, Е695	Ельма, К7	«-»	отстрел
K83	Житель	м	.090	14.05.1952	18.11.1962	Пухар, Е746	Жеманница, К45	«-»	отстрел
K84	Камета	ф	.063	18.05.1952		Пушанин, Е695	Валькирия, К6	«-»	
K85	Лесовик	м	.090	23.05.1952	27.10.1962	Пушанин, Е695	Лаура, К17	«-»	отстрел
K86	Еж	м	.082	26.05.1952	15.03.1959	Пушанин, Е695	Елатама, К50	«-»	отстрел
K87	Жнейка	ф	.090	26.05.1952		Пушанин, Е695	Жанетта, К36	«-»	отстрел
K88	Жернов	м	.090	9.06.1952	6.12.1957	Пушанин, Е695	Жерлянка, К31	«-»	
K89	Жесть	ф	.096	3.06.1952		Пушанин, Е695	Женева, К39	«-»	
K90	Ельник	м	.082	7.06.1952	20.05.1955	Пушанин, Е695	Елка, К21	«-»	пал по неизв. причине
K91	Еланча	ф	.082	25.06.1952		Пушанин, Е695	Елань, К38	«-»	
K92	Лагуна	ф	.090	26.04.1953		Пухар, Е746	Лаба, К22	Умпыр	
K93	Казарка	ф	.039	27.04.1953		Пухар, Е746	Ливадия, К56	«-»	
K94	Ездок	м	.113	29.04.1953	10.01.1964	Пушанин, Е695	Ея, К29	Киша	кастрат, пал
K95	Калым	м	.063	15.05.1953		Пушанин, Е695	Валькирия, К6	«-»	
K96	Люттик	м	.090	15.05.1953	22.02.1960	Пушанин, Е695	Любава, К32	«-»	кастрат, отстрел
K97	Жданка	ф	.078	16.05.1953	18.05.1953	Пушанин, Е695	Жанка, К4	«-»	пала от травмы головы
K98	Жнец	м	.090	24.05.1953	16.03.1959	Пухар, Е746	Жанетта, К36	«-»	отстрел
K99	Карабах	м	.063	26.05.1953	21.02.1964	Пушанин, Е695	Ельма, К7	«-»	кастрат, отстрел
K100	Катунь	ф	.041	14.06.1953		Беляк, Е773	Ель, К54	«-»	
K101	Канва	ф	.045	13.07.1953		Беркут, Е800	Лютня, К55	Умпыр	
K102	Жердочка	ф	.090	14.07.1953		Беляк, Е773	Жеманница, К45	Киша	
K103	Левада	ф	.090	21.07.1953		Пушанин, Е695	Лаура, К17	«-»	
K104	Камбий	м	.031	7.08.1953	18.11.1962	Беляк, Е773	Камелия, К52	«-»	отстрел
K105	Железный	м	.096	7.08.1953	12.04.1954	Пушанин, Е695	Женева, К39	«-»	от ушиба грудн. обл. позвоночника
K106	Едок	м	.082	20.08.1953	26.12.1958	Пухар, Е746	Елка, К21	Умпыр	отстрел

№¹	Кличка	Пол	Доля²	Дата рождения	Дата падежа	Отец¹	Мать¹	Место рождения³	Примечания
K107	Железка	ф	.090	18.11.1953		Пушанин, Е695	Желна, К19	«-»	
K108	Ездovýй	м	.082	10.05.1954	26.10.1958	Беркут, Е800	Елань, К38	Киша	отстрел
K109	Любань	ф	.090	27.05.1954	24.06.1956	Пушанин, Е695	Любава, К32	«-»	уби́лась при перегоне стада
K110	Калу́га	ф	.063	30.05.1954		Пушанин, Е695	Валькирия, К6	«-»	
K111	Лал	м	.090	18.05.1954	9.04.1956	Беркут, Е800	Лаба, К22	Умпыр	от злокач. отека
K112	Кача	ф	.045	27.05.1954		Беркут, Е800	Ласка, К66	«-»	
K113	Жребий	м	.096	7.08.1954	18.06.1961	Пушар, Е746	Женева, К39	«-»	
K114	Елабуга	ф	.082	4.05.1954	1960	Беркут, Е800	Елатьма, К50	«-»	
K115	Елан	м	.113	15.07.1954	11.03.1960	Пушанин, Е695	Ея, К29	Киша	убит
K116	Жилка-Кана	ф	.045	17.06.1954		Мураш, Е835	Жерлица, К64	«-»	
K117	Железняк	м	.090	7.05.1954	26.12.1958	Беркут, Е800	Жерлянка, К31	Умпыр	отстрел
K118	Жмудька	ф	.090	31.07.1954		Пушанин, Е695	Жанетта, К36	«-»	
K119	Кича	ф	.045	17.07.1954		Пушар, Е746	Жница, К73	«-»	
K120	Лапушка	ф	.090	16.05.1955		Беркут, Е800	Лаба, К22	«-»	
K121	Косматка	ф	.031	19.05.1955	20.07.1955	Мураш, Е835	Касатка, К63	«-»	от пацероллеза
K122	Канун	м	.045	19.05.1955		Мураш, Е835	Лютня, К55	«-»	
K123	Канитель	ф	.045	23.05.1955		Мураш, Е835	Ласка, К66	«-»	
K124	Каретка	ф	.045	26.05.1955	4.06.1955	Мураш, Е835	Ланка, К80	«-»	уто́нула в Умпыре
K125	Жердинка	ф	.090	5.05.1955		Пушанин, Е695	Жеманница, К45	Киша	
K126	Леший	м	.090	29.05.1955	12.08.1957	Пушанин, Е695	Лаура, К17	«-»	убит Пушаром
K127	Команч	м	.031	6.05.1955		Беляк, Е773	Камелия, К52	«-»	
K128	Лу́дева	ф	.090	11.05.1955		Пушанин, Е695	Любава, К32	«-»	
K129	Ельня	ф	.082	16.06.1955		Мураш, Е835	Елка, К21	Умпыр	
K130	Кадмий	м	.039	16.06.1955		Мураш, Е835	Ливадия, К56	«-»	
K131	Кавалькада	ф	.041	6.06.1955		Мураш, Е835	Ель, К54	«-»	
K132	Желток	м	.090	16.06.1955	16.02.1960	Беркут, Е800	Желна, К19	«-»	отстрел
K133	Каток	м	.057	16.06.1955		Мураш, Е835	Ендова, К74	«-»	
K134	Жатва	ф	.090	20.06.1955		Беркут, Е800	Жанетта, К36	Киша	
K135	Елгава	ф	.082	23.06.1955		Пушанин, Е695	Елань, К38	«-»	
K136	Кама	ф	.045	25.06.1955		Беляк, Е773	Жнейка, К87	«-»	
K137	Каска	ф	.045	25.06.1955	1963	Беляк, Е773	Жерлица, К64	«-»	
K138	Калитка	ф	.063	20.07.1955		Пушанин, Е695	Валькирия, К6	«-»	
K139	Еловик	м	.113	3.08.1955	18.12.1961	Пушанин, Е695	Ея, К29	«-»	отстрел
K140	Еловка	ф	.082	16.07.1955		Мураш, Е835	Елатьма, К50	Умпыр	
K141	Жи́ряк	м	.090	18.07.1955	14.02.1960	Мураш, Е835	Жерлянка, К31	«-»	отстрел

№¹	Кличка	Пол	Доля²	Дата рождения	Дата падежа	Отец¹	Мать¹	Место рождения³	Примечания
K142	Каспий	м	.045	16.06.1955		Мураш, Е835	Жница, К73	«-»	
K143	Жолудь	м	.096	28.08.1955	19.11.1964	Беркут, Е800	Женева, К39	Киша	отстрел
K144	Лан	м	.131	12.06.1956	5.02.1960	Еж, К86	Лаба, К22	Умпыр	отстрел
K145	Елик	м	.082	12.06.1956	11.02.1961	Беркут, Е800	Елка, К21	«-»	отстрел
K146	Желонка	ф	.131	27.05.1956	13.09.1960	Еж, К86	Желна, К19	«-»	пала
K147	Ерник	м	.082	12.06.1956	11.02.1961	Беркут, Е800	Елатама, К50	«-»	отстрел
K148	Каватина	ф	.039	13.06.1956		Беркут, Е800	Ливадия, К56	«-»	
K149	Кавалер	м	.041	20.05.1956		Беркут, Е800	Ель, К54	«-»	
K150	Кадр	м	.057	3.07.1956		Мураш, Е835	Ендова, К74	«-»	
K151	Канонир	м	.045	18.05.1956		Беркут, Е800	Ласка, К66	«-»	
K152	Калитва	ф	.045	14.06.1956		Мураш, Е835	Жница, К73	«-»	
K153	Капсоль	м	.041	4.06.1956		Мураш, Е835	Епанча, К91	«-»	
K154	Карамель	ф	.045	19.07.1956		Беркут, Е800	Ланка, К80	«-»	
K155	Качка	ф	.048	7.05.1956	8.05.1956	Беркут, Е800	Жесть, К89	«-»	
K156	Карнавал	м	.045	14.06.1956	8.04.1963	Беркут, Е800	Лютня, К55	«-»	
K157	Каемка	ф	.045	15.09.1956		Мураш, Е835	Лагуна, К92	«-»	
K158	Кайма	ф	.020	14.09.1956		Мураш, Е835	Катунь, К100	«-»	
K159	Каста	ф	.063	7.06.1956		Пушанин, Е695	Валькирия, К6	Киша	
K160	Люфа	ф	.090	10.07.1956		Пушанин, Е695	Любава, К32	«-»	
K161	Елус	м	.113	21.07.1956	17.10.1964	Пушанин, Е695	Ея, К29	«-»	отстрел
K162	Ласт	м	.090	24.06.1956		Пушанин, Е695	Лаура, К17	«-»	
K163	Жакетка	ф	.090	25.07.1956		Пушанин, Е695	Жеманница, К45	«-»	
K164	Камедь	ф	.031	10.06.1956		Беляк, Е773	Камелия, К52	«-»	
K165	Жженка	ф	.090	20.05.1956	20.05.1956	Пушанин, Е695	Жанетта, К36	«-»	
K166	Капустник	м	.031	6.06.1956		Беляк, Е773	Камета, К84	«-»	вывоз в Нальчик
K167	Канонада	ф	.039	8.06.1956		Беляк, Е773	Жалость, К78	«-»	
K168	Катушка	ф	.045	11.05.1956	24.06.1956	Беляк, Е773	Жнейка, К87	«-»	утонула
K169	Лесна	ф	.090	30.06.1956	30.06.1956	Лютик, К81	Левада, К103	«-»	аборт
K170	Ежиха	ф	.082	10.05.1956		Пушанин, Е695	Елань, К38	«-»	
K171=E873	Беслан	м	0	24.06.1952	1961	Плудрак, Е680	Бета, Е754	Беловеж	отстрел
K172	Желон	м	.131	1.06.1957	25.12.1963	Еж, К86	Желна, К19	Умпыр	разорван волками
K173	Египет	м	.082	1.06.1957		Беркут, Е800	Елка, К21	«-»	отстрел
K174	Ластик	м	.090	27.05.1957	25.11.1963	Беркут, Е800	Лаба, К22	«-»	отстрел
K175	Жиряк II	м	.131	15.05.1957	28.12.1963	Еж, К86	Жерлянка, К31	«-»	отстрел
K176	Ежак	м	.082	4.06.1957	11.02.1961	Беркут, Е800	Елатама, К50	«-»	отстрел

№1	Кличка	Пол	Доля ²	Дата рождения	Дата падежа	Отец ¹	Мать ¹	Место рождения ³	Примечания
K177	Кадиф	м	.041	25.05.1957		Беркут, Е800	Ель, К54	«-»	
K178	Каравелла	ф	.045	1.06.1957		Беркут, Е800	Лютня, К55	«-»	
K179	Карбид	м	.039	27.05.1957		Беркут, Е800	Ливадия, К56	«-»	
K180	Кастег	м	.045	4.06.1957		Беркут, Е800	Ласка, К66	«-»	
K181	Калиф	м	.045	4.06.1957		Беркут, Е800	Жница, К73	«-»	
K182	Каркас	м	.045	5.06.1957		Беркут, Е800	Ланка, К80	«-»	
K183	Каста II	ф	.048	30.05.1957		Беркут, Е800	Жесть, К89	«-»	
K184	Капалуха	ф	.041	21.06.1957		Беркут, Е800	Епанча, К91	«-»	
K185	Кабина	ф	.045	19.05.1957		Беркут, Е800	Лагуна, К92	«-»	
K186	Казна	ф	.020	18.06.1957		Беркут, Е800	Казарка, К93	«-»	
K187	Катушка	ф	.020	5.06.1957		Беркут, Е800	Катушь, К100	«-»	
K188	Карта	ф	.063	16.09.1957		Пушанин, Е695	Валькирия, К6	Киша	
K189	Карабугаз	м	.063	15.05.1957	15.05.1957	Пушанин, Е695	Ельма, К7	«-»	мерворожденный урод
K190	Елун	м	.113	4.06.1957	26.07.1957	Пушанин, Е695	Ея, К29	«-»	убит Пухаром
K191	Любезная	ф	.090	21.03.1957		Пушанин, Е695	Любава, К32	«-»	07.1959 вывоз в Нальчик
K192	Мишка	м	.090	28.04.1957		Пушанин, Е695	Жанетта, К36	«-»	07.1959 вывоз в Нальчик
K193	Елат	м	.082	29.05.1957	26.02.1964	Пушанин, Е695	Елань, К38	«-»	пал
K194	Жиздра	ф	.096	25.05.1957		Пушанин, Е695	Женева, К39	«-»	
K195	Жучек	м	.090	30.05.1957	15.01.1961	Пушанин, Е695	Жеманница, К45	«-»	отстрел
K196	Камышевка	ф	.063	29.05.1957		Калым, К95	Камелия, К52	«-»	
K197	Каскад	м	.061	29.06.1957		Камбий, К104	Жерлица, К64	«-»	
K198	Карс	м	.055	24.06.1957		Камбий, К104	Жалость, К78	«-»	
K199	Коронадо	ф	.063	26.06.1957		Калым, К95	Камета, К84	«-»	
K200	Капель	ф	.076	30.06.1957		Калым, К95	Жнейка, К87	«-»	07.1959 вывоз в Нальчик
K201	Калкан	м	.045	4.06.1957		Пушанин, Е695	Жердочка, К102	«-»	
K202	Катер	м	.061	16.05.1957		Камбий, К104	Левада, К103	«-»	
K203=E991	Мурузк	м	0	7.06.1955	1965	Плеулд, Е679	Муравка, Е801	ПТЗ	
K204=E990	Мускат	м	0	30.05.1955	1967	Пуслав, Е676	Молния, Е696	«-»	
K205	Канифоль	ф	.045	10.05.1958	10.05.1958	Пушанин, Е695	Жерлица, К64	Киша	от нелаг. отела (телочка была недоразвита)
K206	Лук (доп 20)	м	.090	20.05.1958	2.12.1963	Пухар, Е746	Лаура, К17	«-»	отстрел
K207	Лак (доп 21)	м	.094	6.03.1958	29.10.1965	Пухар, Е746	Любава, К32	«-»	отстрел
K208	Жун (доп 22)	м	.090	23.05.1958	21.10.1965	Пухар, Е746	Жеманница, К45	«-»	отстрел
K209	Кадос	м	.031	5.07.1958	28.10.1961	Пушанин, Е695	Камелия, К52	«-»	пал
K210	Карлик	м	.031	5.07.1958		Пушанин, Е695	Камета, К84	«-»	
K211	Камень	м	.039	19.05.1958	23.10.1959	Пухар, Е746	Жалость, К78	«-»	найден скелет

№¹	Кличка	Пол	Доля²	Дата рождения	Дата падежа	Отец¹	Мать¹	Место рождения³	Примечания
K212	Каралырь	м	.023	2.08.1958		Пуцанин, Е695	Кана, К116	«-»	
K213	Калий	м	.023	6.06.1958		Пухар, Е746	Каска, К137	«-»	
K214	Каштан	м	.045	10.10.1958	1962	Пуцанин, Е695	Жатва, К134	«-»	
K215	Капрон	м	.041	1.09.1958		Пуцанин, Е695	Елгава, К135	«-»	на Умпыр
K216	Катамаран	м	.023	25.08.1958		Пуцанин, Е695	Кама, К136	«-»	
K217	Ермолка	ф	.113	23.05.1958		Пухар, Е746	Ея, К29	«-»	
K218	Жирафа	ф	.096	3.06.1958		Пуцанин, Е695	Женева, К39	«-»	
K219	Егоза	ф	.082	5.07.1958		Пуцанин, Е695	Елань, К38	«-»	
K220	Каломна	ф	.045	5.07.1958		Пуцанин, Е695	Жердочка, К102	«-»	
K221	Карга	ф	.031	6.06.1958		Пухар, Е746	Калуга, К110	«-»	
K222	Кабина	ф	.045	20.05.1958		Пухар, Е746	Жердинка, К125	«-»	
K223	Капля	ф	.031	25.05.1958		Пухар, Е746	Каста, К159	«-»	
K224	Казань	ф	.045	5.06.1958		Пухар, Е746	Люфа К160	«-»	
K225	Канарейка	ф	.045	20.05.1958		Пухар, Е746	Жакетка, К163	«-»	
K226	Жаркая	ф	.090	28.05.1958		Беркут, Е800	Желна, К19	«-»	Умпыр
K227	Камка	ф	.041	21.05.1958		Беркут, Е800	Ель, К54	«-»	
K228	Калория	ф	.045	10.06.1958		Беслан, Е873	Ласка, К66	«-»	
K229	Камбала	ф	.045	11.06.1958		Беслан, Е873	Жница, К73	«-»	
K230	Карета	ф	.045	7.06.1958		Беслан, Е873	Ланка, К80	«-»	
K231	Карболка	ф	.045	9.05.1958		Беслан, Е873	Лагуна, К92	«-»	
K232	Карусель	ф	.020	14.06.1958		Беслан, Е873	Казарка, К93	«-»	
K233	Ласковая	ф	.138	15.05.1958	18.05.1958	Жребий, К113	Лаба, К22	«-»	утонула в Умпыре
K234	Егерь	м	.080	20.05.1958	11.02.1961	Беркут, Е800	Елатьма, К50	«-»	отстрел
K235	Кардан	м	.039	20.05.1958	24.05.1958	Беслан, Е873	Ливадия, К56	«-»	пал
K236	Кантарь	м	.045	13.05.1958		Беслан, Е873	Лютня, К55	«-»	
K237	Кашель	м	.057	5.06.1958	20.04.1959	Беркут, Е800	Ендова, К74	«-»	пал
K238	Каравай	м	.041	14.05.1958		Беслан, Е873	Еланча, К91	«-»	
K239	Кармадон	м	.048	17.07.1958	1962	Беркут, Е800	Жесть, К89	«-»	пал
K240	Качан	м	.020	26.06.1958		Беслан, Е873	Катунь, К100	«-»	
K241	Камертон	м	.023	12.07.1958		Беслан, Е873	Канва, К101	«-»	
K242	Косточка	ф	.045	8.06.1958		Пухар, Е746	Левада, К103	«-»	07.1959 вывезен в Нальчик
K243	Жупел	м	.076	24.06.1958	21.10.1965	Калым, К95	Жнейка, К87	«-»	отстрел
K244	Карамик	м	.063	11.03.1958		Камбий, К104	Калитка, К138	«-»	
K245	Ера	ф	.113	14.05.1959		Мурзук, Е991	Ея, К29	«-»	
K246	Ларчик	м	.090	20.05.1959	1965	Мускат, Е990	Любава, К32	«-»	браконьеры

№¹	Кличка	Пол	Доля²	Дата рождения	Дата падежа	Отец¹	Мать¹	Место рождения³	Примечания
K247	Елец	м	.082	1.06.1959		Мускат, Е990	Елань, К38	«-»	
K248	Жаргад	м	.121	11.06.1959	11.1959	Калым, К95	Жеманница, К45	«-»	пропал без вести
K249	Кава	ф	.047	18.07.1959		Камбий, К104	Камелия, К52	«-»	
K250	Карапет	м	.061	18.06.1959		Камбий, К104	Жерлица, К64	«-»	
K251	Камора	ф	.031	15.06.1959		Мурзук, Е991	Камета, К84	«-»	
K252	Карьера	ф	.045	18.08.1959		Мурзук, Е991	Левада, К103	«-»	
K253	Касса	ф	.031	11.05.1959		Мурзук, Е991	Калуга, К110	«-»	
K254	Кастелян	м	.054	16.05.1959	9.10.1965	Калым, К95	Кана, К116	«-»	отстрел
K255	Каюта	ф	.039	11.06.1959	1963	Камбий, К104	Каска, К137	«-»	пала
K256	Картон	м	.038	18.05.1959		Камбий, К104	Кама, К136	«-»	
K257	Кабул	м	.031	7.06.1959		Мускат, Е990	Калитка, К138	«-»	
K258	Казий	м	.031	12.08.1959		Мускат, Е990	Каста, К159	«-»	
K259	Касторка	ф	.016	6.07.1959	6.07.1959	Мурзук, Е991	Камедь, К164	«-»	аборт
K260	Кадет	м	.020	10.05.1959		Мускат, Е990	Канонада, К167	«-»	
K261	Ларс	м	.090	13.05.1959	19.11.1964	Жребий, К113	Лаба, К22	Умпыр	отстрел
K262	Кадушка	ф	.082	18.05.1959		Беркут, Е800	Елка, К21	«-»	
K263	Жакан	м	.148	11.08.1959	7.10.1965	Жребий, К113	Жерлянка, К31	«-»	отстрел
K264	Камбоджа	ф	.039	17.06.1959		Беслан, Е873	Ливадия, К56	«-»	
K265	Костелян II	м	.045	4.05.1959		Беслан, Е873	Лютня, К55	«-»	
K266	Кашалот	м	.041	5.06.1959		Беркут, Е800	Ель, К54	«-»	
K267	Картина	ф	.045	10.06.1959		Беркут, Е800	Ласка, К66	«-»	
K268	Кавалергард	м	.045	10.07.1959		Беркут, Е800	Жница, К73	«-»	
K269	Карий	м	.045	11.08.1959	7.10.1965	Беслан, Е873	Ланка, К80	«-»	хромота -отстрел
K270	Качур	м	.048	25.05.1959	3.02.1964	Беркут, Е800	Жесть, К89	«-»	пал
K271	Казуля	ф	.020	30.05.1959		Беркут, Е800	Катунь, К100	«-»	
K272	Кардинал	м	.020	2.06.1959		Беслан, Е873	Казарка, К93	«-»	
K273	Качка	ф	.023	21.07.1959		Беслан, Е873	Канва, К101	«-»	
K274	Кантус	м	.045	28.05.1959		Беслан, Е873	Железка К107	«-»	
K275	Кабарга	ф	.045	5.07.1959		Беркут, Е800	Жмудька, К118	«-»	
K276	Казначей	м	.023	11.07.1959		Беслан, Е873	Кача, К112	«-»	
K277	Кастрюля	ф	.023	11.05.1959		Беркут, Е800	Кича, К119	«-»	
K278	Капгаж	м	.045	2.09.1959		Беслан, Е873	Лапушка, К120	«-»	
K279	Камча	ф	.021	7.05.1959		Беслан, Е873	Кавалькада, К131	«-»	
K280	Канава	ф	.023	7.08.1959		Беслан, Е873	Канитель, К123	«-»	
K281	Жаркий	м	.113	14.05.1959	13.08.1959	Жребий, К113	Желонка, К146	«-»	пал

№ ¹	Кличка	Пол	Доля ²	Дата рождения	Дата падежа	Отец ¹	Мать ¹	Место рождения ³	Примечания
K282	Кабан	м	.058	11.08.1959	7.10.1965	Жребий, K113	Кайма, K158	отстрел	
K283=E1090	Белок	м	0	29.05.1957		Пустош, E675	Пленница, E775	Беловеж (Б)	4.10.1958 — в Кише
K284=E1052	Бересклет	м	0	14.12.1956		Пухатек, E860	Бегония, E875	«-»	4.10.1958 — в Кише
K285=E1040	Берит	м	0	11.05.1956	03.1964	Пухатек, E860	Берлога, E874	«-»	4.10.1958 — в Кише
K286=E1041	Берест	м	0	22.05.1956		Пухатек, E860	Белочка, E837	«-»	3.04.59 выпущены на кордоне Умпыр «-»
K287=E1047	Бескис	м	0	5.08.1956		Пухатек, E860	Белужиха, E833	«-»	«-»
K288=E1097	Бекас	м	0	17.08.1957		Пухатек, E860	Белужиха, E833	«-»	«-»
K289=E1091	Бегунок	м	0	3.04.1957		Пухатек, E860	Беакца, E914	«-»	пропал в 1962
K290		м	.090	1960		Муруз, E991	Лаура, K17	Киша	
K291		м	.090	1960		Мускат, E990	Любава, K32	«-»	
K292		м	.023	1960	1960	Берест, E1041	Канитель, K123	Умпыр	

Примечания: — нет данных, «-» — то же, что и в предыдущей строке;

¹ Номера животных приведены по четырем источникам, обозначаемым буквой перед номером: К — по Архиву Кавказского государственного природного биосферного заповедника (КТЗ, папки № 187, 188); С — по списку гибридных зубров Асканийского происхождения (Заблоцкий, 1939); Е — по ЕВРВ (1945—1995); Г — по ГПК (1956);

² Доля генотипа, унаследованная от бизонов;

³ АН — Аскания Нова, БЗ — Беловежский зверинец; БП — Беловежская пушча; Киша — Кишинский зубропарк в КТЗ; Умпыр — Умпырский зубропарк в КТЗ; Беловеж (Б) и Беловеж (П) — Белорусская и Польская части Беловежской пушчи;

⁴ Буквой «Б» обозначены чистокровные степные бизоны (№ № см. ГПК, 1956).

Приложение 2

По Александрову (1958); Калугину (1968) и Казьмину и др. (1992)
(названия растений даны по Флоре СССР, 1934—1964 и Гроссгейм, 1939—1967)
Растения, поедаемые зубрами современных кавказских популяций

№ 1	Название растения русское	Название растения латинское	Поедаемые части ²	Балл поедае- мости (1—5)	В каком месяце отмечено поедание
ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ					
Злаки					
1	Белоус	<i>Nardus glabriculumis</i> Sakalo	л.	1	V—VI
2	Бор	<i>Milium</i> sp.	л.	4	III—V
3	Бор развесистый	<i>M. effusum</i> L.	л. с.	4	VI—XI
4	Бор Шмидта	<i>M. schmidtianum</i> C. Koch.	л. с.	4	VI—VIII
5	Вейник	<i>Calamagrostis</i> sp.	л.	4	VI—VII
6	Вейник персидский	<i>C. persica</i> Boiss.	л.	3	VI
7	Вейник тростниковый	<i>C. arundinacea</i> (L.) Roth.	л.	3—4	IX—XI
8	Душистый колосок	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	л. с. цв. пл.	3	
9	Ежа сборная	<i>Dactylis glomerata</i> L.	л. с.	5	I—XII
10	Коротконожка перистая	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. B.	л. с.	5	III—XI
11	Коротконожка лесная	<i>B. silvaticum</i> (Huds.) P. B.	л. с.	5	VI—IX
12	Костер	<i>Bromus</i> sp.	л.	4	I—VII, XII
13	Костер Бенекена	<i>B. benekeni</i> (Lge.) Trimen	л. с.	4	III, XI
14	Костер береговой	<i>B. riparius</i> Rehm.	л. с.	3	III—VI
15	Костер полевой	<i>B. arvensis</i> L.	л. с.	4	IV—V
16	Лисохвост шелковистый	<i>Alopecurus sericeus</i> Alb.	л. с. цв. пл.	3	—
17	Луговик дернистый	<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P. B.	л. м.	3	III, X
18	Молиния	<i>Molinia coerulea</i> (L.) Moench.	л. с. кол.	4	IV—IX
19	Мятлик	<i>Poa</i> sp.	л. с. стар.	4	III—XI
20	Мятлик грузинский	<i>P. iberica</i> F. et M.	л. с. стар.	4	III—XII, IX—XI
21	Мятлик луговой	<i>P. pratensis</i> L.	л. с.	4	III—VIII
22	Мятлик узколистный	<i>P. angustifolia</i> L.	л. с.	—	V—VI, IX
*	4 вида	сем. Poaceae			
23	Овсец	<i>Avenastrum</i> sp.	л.	2	VI—VIII
24	Овсяница	<i>Festuca</i> sp.	л. стар.	4	III—IV
25	Овсяница бороздчатая	<i>F. sulcata</i> Hack.	л. стар.	4	III—VI—XII
26	Овсяница горная	<i>F. montana</i> M. B.	л. с. кол.	4	III—VI—XII
27*	Овсяница исполинская	<i>F. gigantea</i> (L.) Vill.	л. с. кол. стар.	4	I—XII
28	Овсяница луговая	<i>F. pratensis</i> Huds.	л.	3	IX—X
29	Полевица волосовидная	<i>Agrostis capillaris</i> L.	л. с.	4	IX—X
30	Полевица белая	<i>A. alba</i> L.	л.	4	VIII—X
31	Полевица плосколистная	<i>A. planifolia</i> C. Koch.	л. с.	4	VI
32	Полевица крупноцветная	<i>A. macrantha</i> Schischk.	л. с.	3	VII
33	Пырей ползучий	<i>Agropyron repens</i> (L.) P. B.	л.	4	III—VII
34	Пырей собачий	<i>A. coerulea</i> Moench.	л. с. кол.	4	IV—IX
35	Рожь лесная	<i>Secale silvestre</i> Host.	л.	4	VII—VIII
36	Рожь Куприянова	<i>S. kuprijanovii</i> A. Grossh.	л.	3	VIII
37	Тимофеевка	<i>Phleum</i> sp.	л.	4	III—IV
38	Тимофеевка горная	<i>Ph. montanum</i> C. Koch.	л.	4	VI—VII
39	Тимофеевка луговая	<i>Ph. pratense</i> L.	л. с. к.	5	VI—X
40	Тимофеевка степная	<i>Ph. phleoides</i> (L.) Simk.	л. с.	5	VI—IX
41	Французский райграс высокий	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) M. et K.	л. с.	4	VI—VIII
Осоковые					
42	Камыш лесной	<i>Scirpus silvaticus</i> L.	л.	4	VI—VII

№¹	Название растения русское	Название растения латинское	Поедаемые части²	Балл поедае- мости (1—5)	В каком месяце отмечено поедание
43	Ожика волосистая	<i>Luzula pilosa</i> (L.) W.	л.	1	IV—V
*	Осока	<i>Carex</i> sp. L.			
44	Осока лесная	<i>C. silvatica</i> Huds.	л.	4	I—VIII, XII
45	Осока кавказская	<i>C. caucasica</i> Stev.	л.	3	VIII—X
46*	Ситник	<i>Juncus</i> sp.	л.	2	III—IV, VI
47	Ситник расходящийся	<i>J. effusus</i> L.	л.	2	IX—X
Бобовые					
48	Астрагал ложносладолистный	<i>Astragalus glycyphylloides</i> D. C.	л. с.	4	VI—VII
49	Вика	<i>Vicia</i> sp.	л. с.	4	VI—VIII
50	Вязель пестрый	<i>Coronilla varia</i> L.	л. с.	4	VII—VIII
51	Горошек заборный	<i>Vicia sepium</i> L.	л. с.	4	VI—VIII
52	Клевер	<i>Trifolium</i> sp.	л.	5	III—IV
53*	Клевер луговой	<i>T. pratense</i> L.	л. с. цв.	5	VI—VIII
54	Клевер седоватый	<i>T. canescens</i> W.	л.	5	VI—VIII
55	Клевер сомнительный	<i>T. ambiquum</i> M. B.	л. с.	4	VI—VIII
*	Клевер ползучий	<i>T. repens</i> L.			
56	Козлятник восточный	<i>Galega orientalis</i> Lam.	л. с.	5	VI—X
57	Козлятник кавказский	<i>Hedysarum caucasicum</i> M. B.	л. с. п.	5	V—X
*	Лядвинец рогатый	<i>Lotus corniculatus</i> L.			
58*	Мышиный горошек	<i>Vicia cracca</i> L.	л. с.	2	VII
59	Сочевичник весенний	<i>Orobus vernus</i> L.	л. с.	3	V—XI
60	Сочевичник	<i>Orobus</i> sp.	л. с.	3	
61*	Чина луговая	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	л. с.	5	VI—VIII
Разнотравье					
62	Агазиллис широколистная	<i>Agasyllis latifolia</i> (M. B.) Boiss.	л.	2	IX—XI
63*	Аконит (Борец) восточный	<i>Aconitum orientale</i> Mill.	л. с.	1	VIII
64	Аконит носатый	<i>A. nasutum</i> Fisch.	л. с.	1	VII
65	Алтей	<i>Althae</i> sp.	л.	1	VI
*	Астранция Биберштейна	<i>Astrantia biebershteinii</i> Trautv.			
66	Астранция большая	<i>A. maxima</i> Pall.	верх.	3	V—XI
67	Бальзамин-недотрога	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	л. с.	3	VI—IX
68	Бедренец	<i>Pimpinella</i> sp.	верх.	2	VI—X
*	Бедренец розовый	<i>P. rhodantha</i> Boiss.			
69	Белокудренник черный	<i>Ballota nigra</i> L.	верх. л.	2	V—XI
70	Белокудренник вонючий	<i>B. ruderalis</i> Sw.	л. с.	1	V
71	Бодяк	<i>Cirsium dealbatum</i> M. B.	л. с.	2	V—VI, VIII—X
72	Бодяк полевой	<i>C. arvense</i> (L.) Scop.	л.	4	VIII
73	Бодяк окутанный	<i>C. obvallatum</i> D. C.	верх. л.	4	V—XI
74	Бородавник	<i>Lapsana</i> sp.	л. с.	2	V—VIII
75	Бородавник крупноцветковый	<i>L. grandiflora</i> M. B.	л. с.	1	VII
76*	Бородавник средний	<i>L. intermedia</i> M. B.	л. с.	1	VII
77*	Борщевик	<i>Heracleum</i> sp.	л. м.	5	VI—XI
*	Буквица	<i>Betonica</i> sp. L.			
78	Буквица крупноцветковая	<i>Betonica grandiflora</i> L.	л. с.	3	VI, VIII—XI
79*	Бутень	<i>Chaerophyllum</i> sp.	л. с.	3	V—VIII
80	Бутень золотистый	<i>Ch. aureum</i> L.	л. с.	4	VI—VII
81	Бутень Шмальгаузена	<i>Ch. schmalhauseni</i> N. Alb.	л. с.	3	VI—VIII
82	Валериана	<i>Valeriana</i> sp.	л. с.	2	VI
83	Володушка многолистная	<i>Bupleurum polyphyllum</i> Ldb.	л. с.		

№¹	Название растения русское	Название растения латинское	Поедаемые части²	Балл поедае- мости (1—5)	В каком месяце отмечено поедание
*	Володушка	<i>Bupleurum</i> sp.			
84	Василек узкочешуйчатый	<i>Centaurea stenolepis</i> Kern.	л. с.	2	VII—IX
85	Василек волосистоголовый	<i>C. trichocephala</i> M. B.	л. с.	4	IX—XI
86	Василек иволистный	<i>C. salicifolia</i> M. B.	л. с.	3	VI
87	Василек фригийский	<i>C. phrygia</i> L. s. L.	л. с. цв.	3	VII—VIII
*	Василек	<i>Centaurea</i> sp.			
88	Василистник водосборолистный	<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	л. с.	1	VII—VIII
89	Василистник малый	<i>T. minus</i> L.	л. с.	3	VI
90	Василистник простой	<i>T. simplex</i> L.	л. с.	2	VI—VII
91	Вербейник	<i>Lysimachia</i> sp.	л. с.	3	VI—VII
92	Вербейник мутовчатый	<i>L. verticillaris</i> Spreng.	л. с.	3	VI—VIII
*	Вербейник обыкновенный	<i>L. vulgaris</i> L.			
93	Вербейник точечный	<i>L. punctata</i> L.	л. с.	3	VII, IX—XI
94	Вероника дубровка	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	л. с.	3	V—VIII
95	Вероника горчавковидная	<i>V. gentianoides</i> Vahl.	л. с.	2	IV—V
96	Вероника нитевидная	<i>V. filiformis</i> Sm.	л. с. цв.	2	III—IV
*	Ветреница	<i>Anemone</i> sp.			
97	Ветреница пучковатая	<i>A. fasciculata</i> L.	л. с.	4	VI
98	Вечерница лесная	<i>Hesperis silvestris</i> Grantz.	л. с.	4	VI
99	Вечерница ночная фиалка	<i>H. matronalis</i> L.	л. с.	2	V—VII
100	Волжанка обыкновенная	<i>Aruncus vulgaris</i> Raf.	л.	3	VIII
101	Воронец колосовидный	<i>Actaea spicata</i> L.	л.	2	VII
102	Вороний глаз неполный	<i>Paris incompleta</i> M. B.	л.	1	V
103	Ворсянка волосистая	<i>Dipsacus pilosus</i> L.	л. с.	4	VI—X
104	Вьюнок	<i>Convolvulus sepium</i> R. Br.	л. с.	3	VII—IX
*	Гвоздика	<i>Dianthus</i> sp.			
105	Герань	<i>Geranium</i> sp.	л.	1	IV—V
106	Герань кровяно-красная	<i>G. sanguineum</i> L.	л.	3	VI—VIII
107	Герань лесная	<i>G. silvaticum</i> L.	л. с.	1	VII—VIII
*	Герань раскидистая	<i>G. divaricatum</i> Ehrh.			
108	Герань Роберта	<i>G. robertianum</i> L.	л. с.	3	V—VII
109	Глухая крапива	<i>Lamium album</i> L.	верх.	2	IV—VI
110	Головчатка	<i>Cephalaria</i> sp.	л. с. бут.	4	VII—VIII
111	Головчатка бархатная	<i>C. velutina</i> E. Bobr.	л.	3	VI—VIII
112	Головчатка гигантская	<i>C. gigantea</i> (Led.) E. Bobr.	л.	4—5	V—IX
113	Головчатка кавказская	<i>C. caucasica</i> Litv.	л.	4	IV—XI
114	Головчатка коротковисящая	<i>C. brevipalea</i> (S. et L.) Litv.	л. бут.	5	VII, IX—XI
115*	Горчавка	<i>Gentiana</i> sp.	л.	1	V
116	Гравилат	<i>Geum</i> sp.	л. с. цв.	3	VII, IX—XI
117	Гравилат городской	<i>G. urbanum</i> L.	л. с. цв.	2	V—VII
118	Гулявник сжатый	<i>Sisymbrium strictissimum</i> L.	л. с.	1	VII
119	Девясил	<i>Inula</i> sp.	л. с.	2	V
*	Девясил восточный	<i>Inula orientalis</i> Lam.			
120	Девясил иволистный	<i>I. salicina</i> L.	л. с.	1	VII
121	Дороникум крупнолистный	<i>Doronicum macrophyllum</i> Fisch.	л.	4	IX—XI
122	Дрема	<i>Melandrium</i> sp.	л.	1	IX—XI
123	Дрема белая	<i>M. album</i> (Mill) Garcke	л.	2	VIII
124	Дудник лесной	<i>Angelica silvestris</i> L.	л.	3	IX—X
125	Душевик	<i>Calamintha</i> sp.	л. с.	2	VIII
126	Душевик обыкновенный	<i>C. ceinopodium</i> Benth.	л. с.	3—4	VI—X
127	Душица обыкновенная	<i>Origanum vulgare</i> L.	л. с. цв.	3	VII

№¹	Название растения русское	Название растения латинское	Поедаемые части²	Балл поедае- мости (1—5)	В каком месяце отмечено поедание
128	Живокость опушенноплодная	<i>Delphinium dasycarpum</i> Stev.	верх.	1	VI—VIII
129	Звездчатка ланцетовидная	<i>Stellaria holostea</i> L.	л. с.	2	IV—VII
130	Зверобой	<i>Hypericum</i> sp.	л. с. цв.	3	VII—VIII
131	Зверобой жестковолосый	<i>H. hirsutum</i> L.	л. с.	3	VII—IX
*	Зверобой изящный	<i>H. elegans</i> Steph. ex Willd.			
132*	Зверобой продырявленный	<i>H. perforatum</i> L.	л. с. бут.	3	VII
133	Золотарник (золотая розга)	<i>Solidago virgaurea</i> L.	л. с.	4	VII—VIII
134	Иван-чай узколистный	<i>Chamaenerium angustifolium</i> (L.) Scop.	л. с.	3	VII—VIII
135	Калужница многолепестковая	<i>Caltha polypetala</i> Hochst.	л. с.	3	VII
136	Кипрей горный	<i>Epilobium montanum</i> L.	л. с.	2	VII
137	Кислица	<i>Oxalis acetosella</i> L.	л. с.	1	V—VI
*	Козелец	<i>Scorzonera</i> sp.			
138	Козлобородник восточный	<i>Tragopogon orientalis</i> L.	л.	2	V
139	Колокольчик	<i>Campanula</i> sp.	л. с.	1	IV—VI
140	Колокольчик скученный	<i>C. glomerata</i> L.	л. с. цв.	1	VII
141	Колокольчик широколистный	<i>C. latifolia</i> L.	л. с. цв.	2	VII—VIII
142	Коровяк	<i>Verbascum</i> sp.	л.	1	VII
143	Короставник горный	<i>Knautia montana</i> (M. B.) D. C.	л.	3	VI, IX—X
144	Короставник полевой	<i>K. arvensis</i> (L.) Coult.	л.	3	VII, IX—XI
145	Крапива двудомная	<i>Urtica dioica</i> L.	л. с.	1	V—IX
146	Крапива жгучая	<i>U. urens</i> L.	л.	1	IX—X
147*	Крестовник	<i>Senecio</i> sp.	л. с. цв.	3	VIII—XI
148	Крестовник дубровый	<i>S. nemorensis</i> L.	л.	3	IX—XI
149	Крестовник широколистный	<i>S. platyphyllus</i> (M. B.) D. C.	л. с. бут.	1	VII
*	Кровохлебка лекарственная	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.			
150	Купена аптечная	<i>Polygonatum officinale</i> All.	л. с.	1	VIII
151	Купена многоцветковая	<i>P. multiflorum</i> All.	л. верх.	3	VI—IX
152	Купена мутовчатая	<i>P. verticillatum</i> (L.) All.	л. с.	4—5	VI—VIII
153	Купырь обыкновенный	<i>Anthriscus scandiaca</i> (Web.) Mansf.	л. с.	4	VI—VIII
154*	Лабазник вязолистный	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Max.	л. с.	3	VI—XI
155	Лабазник шестилепестковый	<i>F. hexapetala</i> Gilib.	л. с.	4	V—XI
156*	Лапчатка прямостоящая	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Hampe.	л. с.	2	VI
157	Лапчатка лесная	<i>P. silvestris</i> Neck.	верх. с.	2	IV—VI
158	Латук	<i>Lactuca</i> sp.	верх. л.	4	V—VIII
159	Лен	(<i>Linum</i> sp.)	л. с. цв.	3	VII
*	Лен зверобоелистный	<i>Linum hypericifolium</i> Salisb.			
160	Лигустикум	<i>Ligusticum</i> sp.	л. с.	4	VI
161	Лигустикум кавказский	<i>L. caucasicum</i> S. et L.	л. с.	4	IX—XI
162*	Лигустикум крылатый	<i>L. alatum</i> (M. B.) Spr.	л.	4	IX—XI
163	Лилия Кессельринга	<i>Lilium kesselringianum</i> Misch.	л. с.	4	VI
164	Лопушник войлочный	<i>Lappa tomentosa</i> Lam.	л.	2	VI—IX
165	Любисток аптечный	<i>Levisticum officinale</i> Koch.	л. с. м.	2	IX—X
166*	Лютик	<i>Ranunculus</i> sp.	л. с.	1	V
167	Лютик винограднолистный	<i>R. ampelophyllus</i> S. et L.	л. с. цв.	2	VI—VII
168	Лютик многоцветковый	<i>R. polyanthemus</i> L.	л. с. цв.	2	VII
169	Лютик остролопастный	<i>R. acutiobus</i> Led.	л. с. цв.	2	VII
170	Лютик Сомье	<i>R. sommieri</i> N. Alb.	л. с. бут.	3	VI—VII
171*	Манжетка	<i>Alchemilla</i> sp.	л. с. цв.	3	VI—X
172	Манжетка очень жестковолосистая	<i>A. valdehirsuta</i> Bus.	л.	2	V—VII
173	Манжетка острочашелистикова	<i>A. oxysepala</i> Juz.	л.	2	IX—XI
174	Манник	<i>Glyceria lithuanica</i> Lind	л. с.	2	VI—X

№¹	Название растения русское	Название растения латинское	Поедаемые части²	Балл поедае- мости (1—5)	В каком месяце отмечено поедание
175	Мать-и-мачеха	<i>Tussilago farfara</i> L.	л.	4	VI—XI
176	Медуница мягчайшая	<i>Pulmonaria mollissima</i> A. Kern.	л. с.	2	V—X
177	Мытник	<i>Pedicularis</i> sp.	л. с. бут.	1	VII
178	Мята	<i>Mentha</i> sp.	л. с. бут.	2	VII
179	Мята лесная	<i>M. silvestris</i> L.	верх.	1	VII—IX
180	Незабудка болотная	<i>Myosotis palustris</i> Lam.	л. с.	1	IV—VI
181	Незабудка лесная	<i>M. silvatica</i> Hoffm.	л. с.	2	IV—VI
182	Незабудка прелестная	<i>M. amoena</i> Boiss.	л. с.	2	IV—VI
183	Норичник	<i>Scorophularia</i> sp.	л. верх.	4	VII—XI
184	Одуванчик	<i>Taraxacum</i> sp.	л. цв.	1	V—VIII
185	Окопник жесткий	<i>Symphytum asperum</i> Lep.	л. с.	3	VI—VIII
186	Окопник кавказский	<i>S. caucasicum</i> M. B.	л.	4	V—VI
187	Окопник крупноцветковый	<i>S. grandiflorum</i> D. C.	л. с.	3	I—II, XII
*	Первоцвет (Примула)	<i>Primula</i> sp.			
188	Первоцвет крупночашечный	<i>Primula macrocalyx</i> Bge.	л. с.	3	IV—V
189	Первоцвет Рупрехта	<i>P. ruprechtii</i> Kusn.	л. с.	1	VII
190	Пижма	<i>Tanacetum</i> sp.	л. с. бут.	3	VII
191	Пикульник обыкновенный	<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	л. с.	1	VI
192	Погремок большой	<i>Alectorolophus maior</i> (Ehrh.) Rchb.	л. с. бут.	1	VII
193	Подбел белый	<i>Petasites albus</i> (L.) Gaerth.	л.	1—3	VI—XI
*	Подбел	<i>Petasites</i> sp.			
194	Белокопытник аптечный	<i>Petasites officinale</i> (L.) Moench.	л. с.	5	IV—XI
195	Подлесник европейский	<i>Sanicula europaea</i> L.	л. с.	2	VI, IX—XI
196	Подмаренник крестовидный	<i>Galium cruciatum</i> Scop.	л.	3	III—IV
197	Подмаренник настоящий	<i>G. verum</i> L.	верх.	2	V—VI
198	Подорожник	<i>Plantago</i> sp.	л.	2	IX—X
199	Подорожник средний	<i>P. media</i> L.	л.	2	VI
200	Полынь обыкновенная	<i>Artemisia vulgaris</i> L.	верх.	1	VII—XI
201	Пролеска сибирская	<i>Scilla sibirica</i> Andr.	л.	1	V
202	Пулавка	<i>Anthemis dumetorum</i> Sosn.	с. верх.	3	IV—VII
203	Пустырник пятилопастный	<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	л. с.	1	VII
204	Раковая шейка, горлец	<i>Polygonum carneum</i> C. Koch.	л. с.	1	VII
205	Репейничек аптечный	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	л.	1	VI
206	Свербига восточная	<i>Bunias orientalis</i> L.	л. с.	4	VII
207	Сверция грузинская	<i>Swertia iberica</i> F. et M.	л.	1	VI
208	Сердечник	<i>Cardamine</i> sp.	л. с.	3	V—XI
209	Серпуха пятилистная	<i>Serratula quinquefolia</i> M. B.	л. с.	4	VII—XI
210	Синюха кавказская	<i>Polemonium caucasicum</i> N. Busch.	л. с.	1	VI—VII
211*	Скабиоза	<i>Scabiosa</i> sp.	л.	1	VI
212	Скабиоза желтоватая	<i>S. ochroleuca</i> L.	л. с.	1	VII
213	Скалигерия голубоватая	<i>Scaligeria glaucescens</i> (D. C.) Boiss.	л. с.	1	VII
214	Скерда	<i>Crepis rumicifolia</i> Boiss et Bal.	верх.	2	V—IX
215	Смолевка	<i>Silene</i> sp.	л. с.	3	VII
216	Смолевка многограссеченная	<i>S. multifida</i> (Ad.) Rohrb.	л. с.	3	VI—VII
217	Смолевка многоцветковая	<i>S. multiflora</i> (Ehrh.) Pers.	л. с.	2	V—VII
218*	Сныть обыкновенная	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	л. с.	4	VI—XI
219	Телекия красивейшая	<i>Telekia speciosa</i> (Schreb.) Baumg.	л.	2	VII—VIII
220	Трахистемон восточный	<i>Trachistemon orientale</i> L.	л. с.	1	VI
221	Тысячелистник опушенный	<i>Achillea pubescens</i> W.	л. с.	2	VI—VII
222	Тысячелистник благородный	<i>A. nobilis</i> L.	л.	1	VII
223	Тысячелистник двузубчатый	<i>A. biserrata</i> M. B.	верх.	3	VI—X

№¹	Название растения русское	Название растения латинское	Поедаемые части²	Балл поедае- мости (1—5)	В каком месяце отмечено поедание
224	Тысячелистник обыкновенный	<i>A. millefolium</i> L.	л. с.	3	V—VIII
225*	Фиалка	<i>Viola</i> sp.	л. с.	1	V
226	Фиалка душистая	<i>V. odorata</i> L.	л.	3	VI
227	Цицербита крупнолистная	<i>Cicerbita grandis</i> (C. Koch.) A. Schchian.	л. с.	3	VI—XI
228	Чемерица Лобеля	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	л.	2—4	V—VI
229	Черда трехраздельная	<i>Bidens tripartites</i> L.	верх.	4	VII—XI
230	Черемша	<i>Allium victorialis</i> L.	л. с.	3	V
231*	Черноголовка обыкновенная	<i>Prunella vulgaris</i> L.	м. с. цв.	2	VI
*	Черноголовка крупноцветковая	<i>P. grandiflora</i> (L.) Laeg.			
232	Чертополох	<i>Carduus</i> sp.	л. с.	2	VII
233	Чертополох колхидский	<i>C. colchicus</i> N. Alb.	л. с.	4	VI
234	Чертополох курчавый	<i>C. crispus</i> L.	л. с.	1	VI
235	Чистец Баланзы	<i>Stachys balansae</i> Boiss.	л.	4	VI
236*	Чистец лесной	<i>S. sylvatica</i> L.	л. с.	3	III—V, VII—X
237	Чистяк	<i>Ficaria</i> sp.	л. с.	1	V
238	Шалфей железистый	<i>Salvia glutinosa</i> L.	л. с.	4	VII, IX—X
239	Щавель альпийский	<i>Rumex alpinus</i> L.	л.	2	VII—VIII
240	Щавель аройниколистный	<i>R. arifolius</i> All.	л.	2	V—VI, IX—XI
241	Щавель туполистный	<i>R. obtusifolius</i> L.	л.	2	VII—VIII
242	Ясколка полиморфная	<i>Cerastium polymorphum</i> Rupr.	л.	1	VI
243	Ясколка даурская	<i>C. dahuricum</i> Fisch.	л.	4	VIII
244	Ясколка пронзеннолистная	<i>C. perfoliatum</i> L.	л. с.	1	VII
245	Ясменник бычий	<i>Asperula taurina</i> L.	л. с. цв.	2—3	V—VIII
246	Ясменник душистый	<i>A. odorata</i> L.	л.	3	V
247	Яснотка белая (глухая крапива)	<i>Lamium album</i> L.	л. с.	3	VII
Лианы					
248	Хмель	<i>Humulus lupulus</i> L.	л. с. цв.	3	V—VII
249	Плющ колхидский	<i>Hedera colchica</i> C. Koch.	л. с.	2	VI
Папоротники и хвощи					
*	Кочедыжник женский	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth.			
250	Щитовник	<i>Dryopteris</i> sp.	л.	2	VI—VIII
251	Щитовник мужской	<i>D. filix mas</i> (L.) Schott.	л.	1	V—VI
252*	Страусопер (Страусник)	<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Todaro	л.	1	VI—VIII
253	Хвощ луговой	<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	с.	1	V—VI
Лишайники					
254	Уснея бородатая	<i>Usnea barbata</i> L.	все растение	4	I—III, XII
255	Уснея цветущая	<i>U. florida</i> Hoffm.	то же	1	I—III, XII
256	Эверния сливовая	<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	то же	1	I—III, XII
Грибы					
257	Белый гриб	<i>Boletus edulis</i> Ft.	шляпка, ножка	1	IV—IX
258	Чинарик	<i>Pleurotus</i> sp.	то же весь	2	IX—X
259	Трутовики	Polzporaceae	то же весь	1	II—XI
ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫЕ					
260	Алыча, слива растопыренная	<i>Prunus divaricata</i> Lbd.	п. л. пл.	2—3	III—VI, VIII

№ ¹	Название растения русское	Название растения латинское	Поедаемые части ²	Балл поедае- мости (1—5)	В каком месяце отмечено поедание
261	Барбарис густоцветковый	<i>Berberis densiflora</i> Boiss et Buhse.	л. вет.	4	III—X
262	Береза	<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	п. л.	1	VI
263	Берека	<i>Sorbus torminalis</i> G.	л.	1	V
264*	Бересклет европейский	<i>Euonymus europaeus</i> L.	п. л. кор.	5	I—X, XII
*	Бересклет бородавчатый	<i>E. verrucosa</i> Scop.			
265	Бирючина	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	л. к. м.	1	VII—XI
266	Боярышник колючий	<i>Crataegus oxyacantha</i> L.	п. л.	3	VIII
267	Брусника	<i>Vaccinia vitis-idaea</i> L.	л. с. пл.	4	VII—IX
268*	Бузина черная	<i>Sambucus nigra</i> L.	п. л. с.	2	VI—IX
269*	Бук восточный	<i>Fagus orientalis</i> Lipsky	п. л. кор.	1	I—II, V, XII
270	Волчегодник обыкновенный	<i>Daphne mezereum</i> L.	л. кор.	3	III, IV—X
271	Волчегодник скученный	<i>D. glomerata</i> Lam.	л. кор.	3	III—IV—X
272	Гордовина	<i>Viburnum lantana</i> L.	л. кор. м.	2	VII—XI
273*	Граб обыкновенный	<i>Carpinus betulus</i> L.	кор.	4	I—VIII, XII
274	Граб кавказский	<i>C. caucasica</i> Grossh.	кор.	4	I—VII, XI
275	Груша обыкновенная	<i>Pyrus communis</i> L.	п. кор. пл.	3—5	V—X
276	Дуб	<i>Quercus</i> sp.	п. л.	1	VII
277*	Ожина (ежевика сизая)	<i>Rubus caesius</i> L.	п. л.	4—5	I—IV, X—XII
*	Ежевика колючая	<i>R. hirtus</i> Waldst. et Kit.			
278	Ель восточная	<i>Picea orientalis</i> L.	кор.	1	II—III
279	Жимолость пушистая	<i>Lonicera xylosteum</i> L.	п. л.	2	VIII
280	Ива козья	<i>Salix caprea</i> L.	п. кор.	4—5	IV—XI
280	Ивы	<i>Salix</i> sp.	п. кор.	4—5	IV—XI
281*	Ильм	<i>Ulmus elliptica</i> C. Koch.	п. л. кор.	4—5	I—VI, VIII—XI
282	Ильм горный	<i>V. montana</i> With.	кор. л. с. м.	3—4	Весь год
283	Калина	<i>Viburnum opulus</i> L.	с. м. л.	1	VII—XI
284	Клен остролистный	<i>Acer platanoides</i> L.	л. с. кор.	4	Весь год
285	Клен полевой	<i>A. campestre</i> L.	л. с. м. кор.	4	Весь год
286*	Клен высокогорный	<i>A. trautvetteri</i> Medw.	л. вет.	3	
287	Крушина	<i>Frangula alnus</i> Mill.	л. м.	2	VII—X
288*	Лещина обыкновенная	<i>Corylus avellana</i> L.	п. л. кор.	4	I—IV, VI, VIII—XII
289*	Липа кавказская	<i>Tilia caucasica</i> R.	л. кор.	1	III
*	Липа мелколистная	<i>T. cordata</i> Mill.			
290	Малина обыкновенная	<i>Rubus idaeus</i> L.	п. л.	3	I—IV, VIII—XI
291	Можжевельник	<i>Juniperus</i> sp.	кор.	1	V—VI
292	Ольха клейкая	<i>Alnus glutinosa</i> Gartn.	кор. л. с. м.	5	Весь год
293*	Ольха серая	<i>A. incana</i> (L.) Moench.	л. вет.	3	
294	Ольха	<i>A. barbata</i> C. A. M.	п. л. кор.	2	IV—VIII
295	Омела белая	<i>Viscum album</i> L.	л. вет.	5	Весь год
296	Орех грецкий	<i>Juglans regia</i> L.	л. вет.	1	—
297	Осина	<i>Populus tremula</i> L.	п. кор.	4—5	I—IV, VI, VIII—XII
298	Падуб колхидский	<i>Ilex colchica</i> Pojark.	л.	2	XII—III
299	Пихта кавказская	<i>Abies nordmanniana</i> L.	кор.	2—3	I—VIII
300	Роза	<i>Rosa</i> sp.	л. пл.	4	VI—XII
301	Роза	<i>Rosa</i> sp.	л. пл.	4	VII—XI
302	Рябина обыкновенная	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	п. л. кор.	4	VI—VIII
303	Рябина Буасье	<i>S. boissieri</i> C. K. Schn.	л. вет.	4	VI—IX
304	Смородина черная	<i>Ribes nigrum</i> L.	л. п. м.	4	VII—IX
305	Смородина Биберштейна	<i>R. biebersteinii</i> Berb.	п. л.	4	VII—VIII
306	Смородина альпийская	<i>R. alpinum</i> L.	л. вет. пл.	3	VII—VIII
307	Сосна крючковатая	<i>Pinus hamata</i> (St.) Sosn.	кор.	1	I—II, VII, XII

№ ¹	Название растения русское	Название растения латинское	Поедаемые части ²	Балл поедае- мости (1—5)	В каком месяце отмечено поедание
308	Терн	<i>Prunus spinosa</i> L.	л. верх.	3	VII—X
309	Тис	<i>Taxus baccata</i> L.	кор.	3	IV—VII
310	Черника обыкновенная	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	л. вет. пл.	4	VI—X
311*	Черника кавказская	<i>V. arctostaphylos</i> L.	л. с. пл.	4	VII—IX
312	Черешня	<i>Cerasus avium</i> (L.) Moensch.	л. п.	3	I—X
313	Черемуха	<i>Padus racemosa</i> (Lam.) Gilib.	л. кор.	4	VI—IX
314	Чубашник кавказский	<i>Philadelphus caucasicus</i> Koehne.	л.	2	VII
315	Яблоня восточная	<i>Malus orientalis</i> Ugl.	кор. пл.	3—4	III—V, IX—X
316	Яблоня дикая	<i>M. communis</i> L.	пл. л. кор. м.	3—4	Весь год
317	Явор	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	п. л. кор.	3	VII—VIII
318	Ясень обыкновенный	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	п. л.	3	III—X, IX—X
КУЛЬТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ					
319	Картофель	<i>Solanum tuberosum</i> L.	кл.	3	VII—VIII
320	Свекла	<i>Beta vulgaris</i> L.	кор.	4	VII—IX
321	Морковь	<i>Daucus carota</i> L.	кор.	4	VII—IX
322	Капуста	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i> L.	л.	4	VI—VIII
323	Кукуруза	<i>Zea mays</i> L.	л. с.	3	VI—IX
324	Подсолнечник	<i>Helianthus annuus</i> L.	л. цв.	3	VI—IX
325	Топинамбур	<i>H. tuberosus</i> L.	кл.	3	VIII—IX

¹ Номера растений соответствуют приведенным в списке Калугина (1968б),

* зарегистрированы как кормовые растения кавказско-беловежских зубров в Цейском заказнике (Северная Осетия) по Казмину и др. (1992).

² бут. — бутоны, м. — молодые побеги, к. — колоски, кл. — клубни, кор. — кора, л. — листья, п. — побеги, пл. — плоды, с. — стебель, стар. — ветошь, цв. — цветы.

*Замечания и вопросы по настоящей монографии
с благодарностью принимаем по электронному адресу
G.S. Rautian<rautian@direct.ru>*

Александр Степанович Немцев

**Галина Сергеевна Раутиан
Андрей Юрьевич Пузаченко
Тарас Петрович Сипко
Борис Алексеевич Калабушкин
Ия Владимировна Мироненко**

ЗУБР НА КАВКАЗЕ

**Технический редактор А. И. Козырева
Корректор Л. А. Кобзарь**

**ИД № 03580 от 19.12.2000 г.
ПД № 10-10002 от 20.03.2001 г.**

Сдано в набор 25.07.2003 г. Подписано в печать 19.11.03. Формат бумаги 60 x 84/8. Бумага писчая. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 18,8. Тираж 500 экз. Заказ 331.

Общество с ограниченной ответственностью «Качество». 385000, г. Майкоп, ул. Крестьянская, 221/2, тел./факс:
(87722) 2-36-87, 7-09-92.