

УДК: 591.526(55):574.24

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГОРНЫХ БАРАНОВ И КОЗЛОВ КАВКАЗА И ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

М.-Р. Д. Магомедов

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

В работе дан обобщенный анализ пространственно-временной и половозрастной организации популяций 5 подвидов горных баранов и 3 видов горных козлов Центральной Азии и Кавказа. В качестве характеристик, отражающих состояние и структурно-функциональные особенности организации популяции рассматриваемых видов горных копытных, нами использованы показатели плотности, полового и возрастного состава, размеры и состав отдельных популяционных групп (стадность), пространственно-временные закономерности использования ими территории и особенности изменения этих параметров в зависимости от динамики условий среды обитания. Показаны общие черты и частные особенности в численном распределении различных видов по территории, выявлены факторы, определяющие половозрастную динамику отдельных популяций в зависимости от крутизны (защитных условий) и экспозиции склонов, высоты над уровнем моря и характера растительного покрова. Показано, что выраженные различия половых и возрастных групп горных копытных по целому ряду экологических и структурных параметров связаны с различными их требованиями к защитным и кормовым условиям среды.

The paper gives generalized analysis of spatio-temporal and of sex-age organization of populations of 5 subspecies of mountain ram and 3 species of mountain goat in Central Asia and the Caucasus. As characteristics reflecting state and structural-functional features of organization of the species population of mountain ungulates we used densities, sex and age structure, size and composition of certain population groups (herd), their spatio-temporal peculiarities of use of the territory and features of change of these parameters depending on conditions of dynamics of the environment. Generalities and particularities in the numerical distribution of different species in the territory, identified factors that determine sex-age dynamics of populations depending on the steepness and exposure of the slopes (protective factors), altitude and vegetation cover are shown. Sharp differences of sex and age groups of mountain ungulates on different environmental and structural parameters associated with different requirements for their protection and feeding environment.

Ключевые слова: архар; дагестанский тур; безоаровый козел; сибирский козел; состояние популяции; популяционная структура; половозрастной состав; экорегион Кавказ; экорегион Центральная Азия.

Keywords: arkhar; daghestan tur; bezoar goat; siberian ibex; population status; population structure; sex-age composition; ecoregion Kaukaz; ecoregion Central Asia.

Основой устойчивого функционирования популяций является их структурированность, в первую очередь характер распределения их в пространстве, относительное соотношение особей отдельных половозрастных групп и система взаимоотношений отдельных животных и групп между собой. В реальной природной обстановке все формы структурирования находятся в постоянном тесном взаимодействии, определяют интегрированный ответ популяции на различные воздействия и составляют основу поддержания популяционного гомеостаза. Структурные реакции выступают в качестве важнейших общепопуляционных адаптаций, обеспечивающих оптимальный режим функционирования и, в конечном итоге, устойчивость и приспособляемость популяций к меняющимся условиям среды. Изучение общих принципов организации популяции и правильные подходы к мониторингу состояния основных структурных показателей популяционных систем являются эффективным ключом к познанию функциональной организации и управлению популяциями различных видов [1-6].

В данной работе под структурно-функциональной организацией популяции понимается относительно устойчивое во времени соотношение половых и возрастных групп в популяции, определенным образом распределенных в пространстве и связанных между собой в единое функциональное целое [7].

Целью данной работы является анализ общих принципов организации и факторов, определяющих структурную динамику ряда подвидов и видов горных копытных (козлы и бараны) Кавказа и Центральной Азии.

В частности, объектами наших исследований являлись памирский архар (*Ovis ammon polii*), тянь-шаньский архар (*O. a. karelini*), казахстанский архар (*O.*

а. *collium*), алтайский архар, или аргали (*O. a. ammon*), монгольский архар (*O. a. darvini*), уриал (*O. vignei bochariensis*), дагестанский тур (*Capra caucasica cylindricornis*), безоаровый козел (*C. aegagrus*), сибирский козел (*Capra sibirica*).

В рассматриваемых горных районах эти виды являются наиболее массовыми представителями диких горных копытных. Помимо большой функциональной значимости этих видов в формировании и функционировании высокогорных экосистем, определяемой их высокой численностью в ряде регионов, все они являются ценными видами в качестве охотничьих, спортивных и трофейных объектов. Трудно оценить и эстетическое значение этих видов как неотъемлемых элементов высокогорных ландшафтов.

Материал и методика

Исследования по дагестанскомутуру и безоаровому козлу проводились в условиях Восточного Кавказа, по сибирскому козлу – в горах Памира, Тянь-Шаня и Гобийского Алтая; виды и подвиды горных баранов изучались нами в горах Памира, Тянь-Шаня, Копетдага, Хангая и Гобийского Алтая в Монголии, а также на территории Казахского мелкосопочника. Всего исследованиями охвачен период с 1989 по 2012 г.

При изучении пространственно-временной структуры и характера использования территории популяциями рассматриваемых видов использован материал, основанный на анализе встреч животных в зависимости от характера местообитания. При этом за основу классификации местообитаний брали такие характеристики, как высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склона, соотношение площадей и отдельных элементов ландшафта (скалы, осыпи, пастбища). Кроме полового и возрастного класса и количества встреченных животных, отмечали также характер активности, время встречи, метеорологические условия и характер распределения снежного покрова.

При изучении распределения животных относительно экспозиции склона преимущественно рассматривали распределение по доминирующим по площади склонам – на Восточном Кавказе, к примеру, по южным и северным склонам, потому что они наиболее сильно выделяются по площади и четко различаются во все сезоны года по условиям и характеру использования турами и безоаровыми козлами. В отдельных случаях для упрощения расчетов к южным относили также склоны юго-восточных и юго-западных экспозиций, а к северным – северо-восточных и северо-западных экспозиций. Западные и восточные склоны по характеру использования турами не различаются и на их долю, в частности в Дагестане, приходится незначительные площади [8].

При статистической обработке материала по распределению копытных по высотам безинтервальный ряд высот разделяли на отрезки с интервалом 250 м и распределение животных по высотам переводили в проценты.

Для изучения характера использования территории в зависимости от защитных условий местообитаний рассматривали распределение животных в зависимости от крутизны или скалистости местности. Как известно, убежищами большинства горных копытных в случае опасности являются скальные выходы. Количество скальных выходов, а соответственно и защитные условия местообитаний находятся в прямой зависимости от крутизны склонов, т.е. с увеличением крутизны склонов возрастают защитные условия местообитаний копытных. Крутизну склонов определяли с помощью угломера геологического компаса и по топографическим картам масштаба 1:50 000 и 1:100 000 по формуле $tga = a/b$, где a – вертикальная протяженность склонов; b – проекция расстояния от основания склона до гребня на плоскость.

При изучении характера суточной активности, кроме времени встречи и состояния активности животных, отмечали также количество и половозрастной состав каждой встреченной группы, место встречи (высота над уровнем моря, экспозиция склона, крутизна склона), элементы ландшафта (скалы, осыпи, лесные или пастбищные местообитания), состояние погоды и др.

Для изучения пространственно-временной структуры популяций использовали также косвенные данные, полученные на основе следов деятельности животных: наличие поедей, количество экскрементов, волос, оставляемых животными на скалах, деревьях во время линьки, а также тропили следы после дождя или по свежавыпавшему снегу.

Одной из основных наших задач являлось выполнение учетных работ, позволяющих с высокой степенью достоверности судить о плотности населения того или иного вида в районе проведения исследований. При этом стационарные исследования сочетались с маршрутными. С целью учета абсолютного количества животных в различных точках ареала того или иного вида выбирали наиболее характерные для данного конкретного региона участки площадью 1500–5000 га. В пределах этих участков после привязки к топографической сетке и общего осмотра территории выбирали 5–6 учетных площадок, которые, по возможности, ограничивались гребнями хребтов, представляли собой отдельные крупные склоны, урочища, или же всю территорию разбивали на секторы, границы которых были согласованы с орографическими особенностями местности. Подсчет животных на учетных площадках в зависимости от их площади (100–250 га) и конфигурации производился в течение 3–5 дней, при этом силами двух-трех, а в отдельные годы – пяти-семи учетчиков визуально (подзорные трубы, бинокли) просматривали всю территорию. Чтобы уменьшить возможные ошибки, связанные с перемещением животных, учеты проводили многократно на одной и той же территории в течение всего светлого времени суток. Число отмеченных животных и их половозрастных групп, места их обнаружения, направление движения и время обнаружения наносили на план, крупномасштабную карту или аэрофотоснимки местности.

Координаты местности, где обнаруживались животные или на которую приходилась учетная площадка, записывали в память JPS, с последующим точным нанесением на карту. Крупные скопления животных, насчитывающие более 50 особей, снимали на видеокамеру с целью последующего подсчета общего количества животных. Размер каждой учетной площадки и общую площадь, на которой проводились учеты, определяли планиметрированием топографических карт масштабов 1:50 000, 1:100 000 и 1:200 000, при этом вносили поправку на вертикальную проекцию для определения фактической площади поверхности склонов, вычисленной для каждого конкретного района исследований [9]. Данные по плотности населения, полученные на различных учетных площадках, усредняли и экстраполировали на всю заселенную животными территорию данного района с аналогичными природными условиями.

Результаты и обсуждение

Первой и важнейшей базовой составляющей организационной структуры популяции того или иного вида является ее численность или характер пространственного распределения их плотностей, которые сами по себе являются важнейшими параметрами состояния популяции и служат определяющими параметрами ресурсной значимости вида. Данные по распределению плотностей популяции являются основой планирования управления популяциями, включающего систему охраны или стратегию эксплуатации той или иной популяции.

Дагестанский тур. Проведенные нами учеты показали, что плотность популяций туров в различных районах Дагестана существенно различается и варьирует от 1.8 до 7.3 особей при средней плотности населения по ареалу в 5.1 особи на 100 га и общей численности населения в 20 400 особей (табл. 1) [7, 10–12,].

Таблица 1. Численность и плотность населения туров в различных частях ареала в летний период (май – сентябрь)

Район исследования (горный массив)	Количество отмеченных животных, n	Регион проведения учетов (км^2)	Плотность населения (особь на 100 га)	Площадь массива, (км^2) $S_{\Phi} = K S_{\text{пр}}^*$	Общая численность особей

1. Диклосмта**	–	–	5.6	191	856
2. Шавиклде**	–	–	4.8	296	1 222
3. Аддала	2 169	504	6.8±0.73	349	1 702
4. Нукатль	842	247	5.8±1.17	688	3 445
5. Гутон	1 222	350	7.2±0.55	662	4 003
6. Дюльтыдаг	1 174	488	5.7±0.61	799	3 962
7. Алахундаг	58	115	1.8±0.17	823	1 361
8. Деавгай	212	120	3.3±0.30	440	1 307
9. Базар-Дюзю	7 398	612	7.3±0.28	418	2 562
Всего	12 933	2436	5.1±0.55	4665	20 420

* – S_f – фактическая площадь, $S_{пр}$ – площадь проекции по карте.

** – Рассчитано по данным [13].

Безоаровый козел. В условиях Дагестана безоаровые козлы встречаются в верховьях двух притоков реки Сулак – Андийского и Аварского Койсу и занимают территорию около 2 500 км². Проведенные нами учеты численности безоарового козла в 4 районах Дагестана приведены в табл. 2. Средняя плотность их населения с учетом очагового характера их распространения в пределах всего ареала, составила в Дагестане 1.02±0.19 особей на 1 км². Общая численность оценивается в настоящее время приблизительно в 2 500 особей [14, 15].

Таблица 2. Численность и плотность популяций безоарового козла на территориях проведения исследований

Район проведения исследования	Количество отмеченных животных (n)	Площадь проведения учетов (км ²)	Плотность населения (n/км ²)
1. «Тлохский подъем»	87	41	2.12±0.06
2. Хваршинское ущелье	112	55	2.00±0.60
3. Хребет Нукатль	152	14	11.00±1.35
4. Хребет Богосс	317	36	8.83±1.25
Всего	668	146	4.58±2.31

Сибирский козел. Сибирский козел является одним из наиболее широко распространенных видов горных козлов, он обитает на обширной территории Средней и Центральной Азии от гор Южной Сибири до Гималаев.

В районах проведения наших исследований (Восточный Памир, Центральный Тянь-Шань, Гобийский Алтай) плотность популяций сибирских козлов менялась от 0.20 до 1.45 и составляла в среднем 0.63±0.41 ос./км² (табл. 3).

Таблица 3. Численность и плотность популяций сибирского козла на территориях проведения исследований

Территория проведения исследований	Количество отмеченных животных (n)	Площадь проведения учетов (км ²)	Плотность популяции (ос./км ²)	
			в расчете на площадь всей территории	в расчете на площадь скалистых участков
Восточный Памир	495	2190	0.23	1.67
Центральный Тянь-Шань	118	586	0.20	1.62
Гобийский Алтай	207	143	1.45	1.45
Всего	820	2930	0.63±0.41	1.58±0.67

Горные бараны. Представлены целым рядом викарирующих видов, широко распространенных как по всем высокогорным системам Азии, так и заселяющих отдель-

ные гористые или холмистые территории Средней Азии и Казахстана, Сибири и Дальнего Востока.

Как показали наши исследования, плотность населения баранов испытывает значительные колебания как в пределах собственного ареала популяций отдельных подвидов, так и при сравнении различных подвидов между собой (табл. 4).

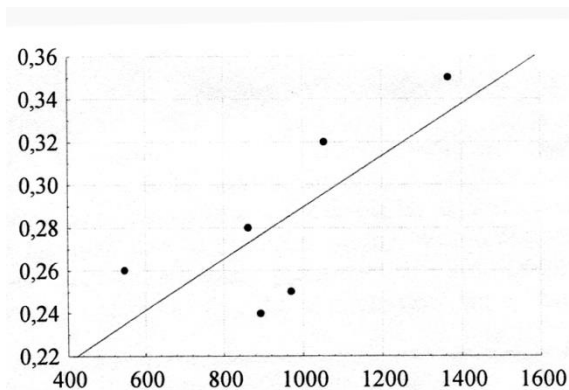


Рис. 1. Зависимость плотности населения казахстанского архара от высоты над уровнем моря ($n = 461$); $Y = 0.169 + 1.203e^{-4x}$; ($r = 0.75$; $P > 0.05$). По оси абсцисс – отметки высот горного массива; по оси ор-

Основная часть ареала тьянь-шаньского архара находится на территории Кыргызстана. Обитает этот подвид и в юго-восточной части Казахстана и в прилегающих к Казахстану и Кыргызстану районах Китая. На территории проведения исследований, которая составила 586 км², нами было отмечено 623 архара. Плотность популяции в период проведения исследований на данной территории составляла приблизительно 1.1 особи на 1 км².

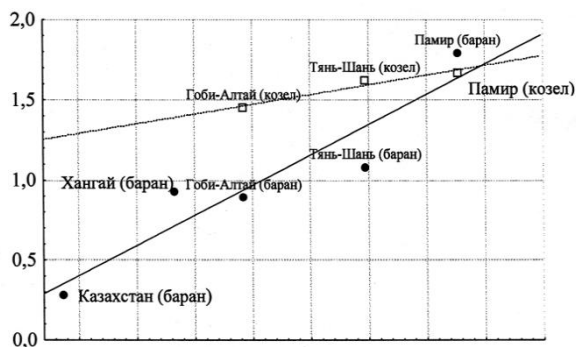


Рис. 2. Зависимость плотности населения горных козлов (обозначено квадратиками, $y = 1.17 + 0.00012x$; $r = 0.97$; $P > 0.05$) и горных баранов (обозначено кружками, $y = -0.268 + 0.00045x$; $r = 0.97$; $P < 0.05$) от высоты территории над уровнем моря в горных системах Центральной Азии и Казахстана. По оси абсцисс – высота местобитаний над уровнем моря (метры). По оси ординат – средняя плотность (особей)

Для оценки численности памирского архара на всей территории Восточного Памира, в пределах Таджикистана, нами была рассчитана средневзвешенная плотность животных, полученная по двум крупным (более 13.2% площади ареала архара в Таджикистане) обследованным территориям. Для конкретно обследованной нами территории (3 004 км²) она составляла в среднем 1.76 особи на 1 км². С учетом заведомо непригодной для его обитания территории (около 26.7% от общей площади его ареала) общая численность его в Таджикистане составляет примерно в 39 900 особей. Отметим, что эти данные, характеризующие численность архаров всего на двух обследованных нами участках, сопоставимы с данными, приведенными А.К. Федосенко [16] для всей территории Таджикистана, – около 13–14 тыс. архаров.

Казахстанский архар обитает в Центральном и Восточном Казахстане. В Центральном Казахстане его ареал занимает большую часть Казахского нагорья, на юг его ареал идет до северного Прибалхашья. Наибольшие показатели плотности казахстанского архара характерны для территории Казахского мелкосопочника. На площади 1 595 км² всего нами была отмечена 461 особь архара, относительно равномерно распределенных по территории. Плотность популяции по отдельным горным массивам существенно не различалась и колебалась в пределах 0.24–0.35 особи на 1 км², составляя в среднем 0.28 ± 0.02 ос./км².

Алтайский архар населяет Южный и Юго-Восточный Алтай, горы Юго-Западной Тувы, Монгольский Алтай, Тарбагатай, северо-западную часть Хангая и западное Прихубсугулье. Основная часть ареала барана Дарвина приходится на горы Гобийского Алтая. Материал по монгольскому архару собирался на 6 участках, рас-

положенных на двух горных массивах в юго-западной части Монголии: Ошготийн-Нуру (Хангай) и Гурван-Сайхан (Гобийский Алтай). В целом, как показали наши исследования, несмотря на некоторые различия в орографических особенностях территории и характере антропогенного воздействия на Хангае и на Гобийском

Алтае, плотности популяции архаров на этих территориях имеют близкие показатели. В среднем плотность населения горного барана на территории Монголии составляет 0.92 ± 0.18 особи на 1 км^2 .

Для всех видов горных копытных обнаруживается прямая положительная связь количества отмеченных животных от высоты горного массива над уровнем моря, что особенно ярко проявляется для казахстанского архара (рис. 1).

Вообще надо отметить, что в странах Средней и Центральной Азии с увеличением высоты над уровнем моря показатели плотности популяций и сибирского козла и горных баранов пропорционально возрастают (рис. 2). Однако интенсивность роста их плотностей с высотой различная. Рост плотности популяций козлов происходит гораздо медленнее, чем горных баранов. Одна из причин этого, возможно, заключается в степени антропогенного воздействия на популяции копытных. Чем выше высота над уровнем моря, тем менее заселены территории и соответственно менее развито браконьерство и тем меньшее количество домашнего скота. Низкая интенсивность роста плотности сибирского козла с высотой, видимо, определяется тем, что, повсеместно обитая на труднодоступных скалистых участках, он меньше подвержен антропогенному влиянию, чем горный баран, обитающий на относительно доступных для человека территориях.

Таблица 4. Сравнительные оценки плотности населения горных козлов и горных баранов на территориях проведения исследований

Род	Вид	Страна	Территория проведения исследований	Плотность популяции, ($n/\text{км}^2$)
Горные козлы (Capra)	Дагестанский тур	Россия	Восточный Кавказ	5.10 ± 0.55
	Безоаровый козел		Восточный Кавказ	4.58 ± 2.31
	Сибирский козел	Таджикистан	Восточный Памир	1.67 ± 0.27
		Киргизстан	Центральный Тянь-Шань	1.62
		Монголия	Гобийский Алтай	1.45 ± 0.26
Горные бараны (Ovis)	Памирский архар	Таджикистан	Восточный Памир	1.79
	Тянь-шаньский архар	Киргизстан	Центральный Тянь-Шань	1.08
	Казахстанский архар	Казахстан	Казахский мелкосопочник	0.28 ± 0.18
	Алтайский архар	Монголия	Южный Хангай	0.93 ± 0.23
	Баран Дарвина		Гобийский Алтай	0.89

В целом максимальные плотности и высокие уровни численности для горных копытных Азии отмечены нами в горах Памира, Гобийского Алтая и Тянь-Шаня. Средние показатели плотности колебались здесь в пределах от 0.93 до 1.8 особи на 1 км^2 , а общие показатели численности составляли соответственно порядка 40.0, 10.0 и 19.0 тыс. особей. Интересно отметить, что в целом плотности населения копытных на Кавказе в несколько раз выше, чем в Средней и Центральной Азии (табл. 4), что связывается нами с зональными особенностями кормовых условий сравниваемых территорий. Если в местообитаниях копытных на Кавказе продуктивность растительности достигает в среднем 20 ц/га и более [17], то на территории Средней и Центральной Азии пастбищные растительные ассоциации диких горных копытных имеют продуктивность 3–8 ц/га, а иногда и еще ниже.

Практически для всех горных копытных характерны сезонные перемещения со сменой местообитаний. Основными факторами, определяющими распределение копытных по территории в летний период, являются кормовые условия местообитаний, наличие водоемов и беспокойство со стороны человека и домашних животных, а в зимний период на первый план выходит характер распределения снежного покрова.

К примеру, в табл. 5 приведено сезонное распределение архаров на Ваханском хребте в условиях Восточного Памира, которое определялось в основном фенологией развития кормовых трав и безопасностью.

Характером сезонного распределения растительности по склонам, связанного в свою очередь с распределением влаги, определяется и приуроченность животных к различным экспозициям склона. На Восточном Памире на обоих хребтах количество животных, отмеченных на северных и западных склонах, больше, чем на южных и восточных.

Таблица 5. Распределение архаров по отдельным элементам рельефа в разные

периоды года на Ваханском хребте

Отдельные элементы рельефа	Период проведения исследований					
	зима		лето		осень	
	n	%	n	%	n	%
Долины	2 454	49.2	1 063	39.3	450	28.3
Основания склонов	1 486	29.8	1168	43.2	892	56.1
Склоны	868	17.4	441	16.3	226	14.2
Гребни хребтов и т.д.	180	3.6	32	1.2	22	1.4
Всего	4 988		2 704		1 590	

Предпочтение архарами северных склонов еще нагляднее выражено на Центральном Тянь-Шане – 58.2%, на южных – 19.8%, количество животных, отмеченных на восточных и западных склонах, еще ниже – 10.4 и 11.6% соответственно. На исследуемых территориях (Памир, Тянь-Шань, Казахстанский мелкосопочник, Гобийский Алтай) архары в основном предпочитали высоты, соответствующие средней

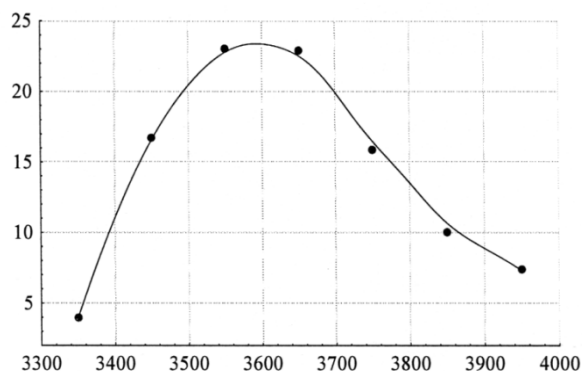


Рис. 3. Распределение тянь-шаньского архара в зависимости от высоты над уровнем моря ($n = 717$). По оси абсцисс – высота над уровнем моря (метры); по оси ординат – количество отмеченных животных (%)

части склонов, на которые в основном приходится и большая площадь предпочитаемых ими пастбищ. Определяется это тем, что средние части склонов отличаются и лучшими защитными условиями для архаров, так как при опасности они могут убежать в любом направлении.

В отличие от других территорий, встречаемость архаров на территории Монголии в большой степени зависит от крутизны склонов, и данная зависимость, как нами было показано ранее для туров на Кавказе [7], носит параболический характер (рис. 3).

С увеличением средней крутизны склонов до 12–15° количество отмеченных архаров возрастает, а дальнейший рост крутизны склонов ведет к сниже-

нию встречаемости животных. В верхних частях склонов, где крутизна превышала 25°, имелось большое количество скальных останцев. На таких участках в основном держались сибирские козлы, а архары были отмечены только в нижних, более пологих частях склонов, крутизна которых в этой части составляла в среднем 21°. Практически все исследователи, изучавшие популяции горных баранов, также указывают на приуроченность этих животных к полого-увалистым участкам, с незначительной крутизной. И это объясняется тем, что по относительно пологим горным склонам горные бараны способны развивать скорость до 60 км/час и могут спокойно уходить от хищников. При этом крутизна склонов в распределении самцов по территории играет меньшую роль, чем в распределении животных других групп. Довольно много самцов нами отмечено как на участках с незначительной крутизной ($\approx 9^\circ$), так и на участках с большей крутизной ($\approx 21^\circ$).

В условиях Монголии, так же как и на Кавказе, большое значение в распределении животных отдельных половых и возрастных групп по территории имеет протяженность склонов (рис. 4). С ростом вертикальной протяженности склонов количество отмеченных особей аргали закономерно снижается ($r = -0.86$; $P < 0.05$). Как правило, в зависимости от вертикальной протяженности склонов встречаемость отдельных половозрастных групп меняется неодинаково. Если с увеличением протяженности склонов относительное количество самок, сеголеток и годовалых особей снижается, то количество самцов возрастает. Склоны в районе проведения исследований были ориентированы в основном на север и имели самые высокие показатели проективного покрытия растений (на Хангае – 15–30%, на Го-

бийском Алтае – 20–70%). По нашему мнению, склоны таких северных экспозиций более привлекательны для самцов благодаря относительно лучшим кормовым условиям, лучшему обзору и возможностям скоростного ухода от хищников вниз по склону. Самки же, как правило, при опасности практически всегда убегают вверх по склону. Возможно, это связано с тем, что более крупным самцам труднее быстро подниматься в гору, чем самкам, а вниз по склону они могут развивать довольно высокие скорости и быстро уходить от опасности.

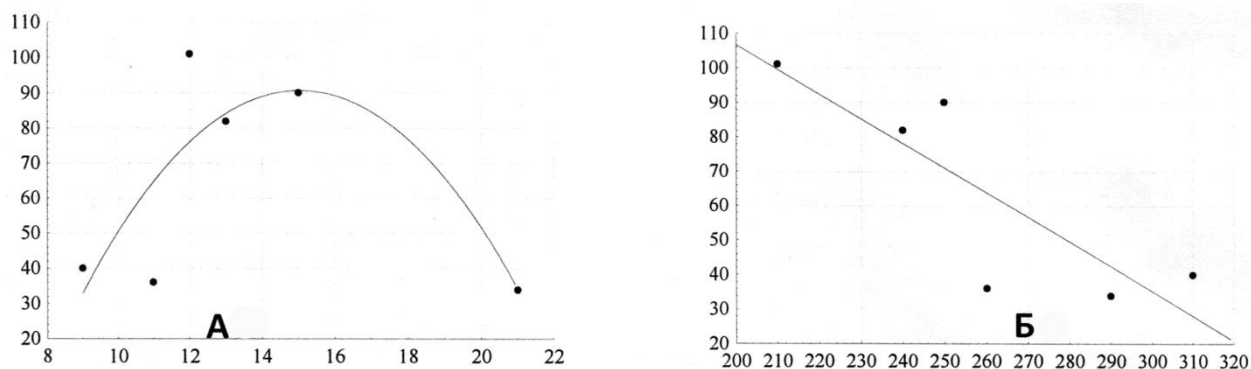


Рис. 4. Зависимость количества отмеченных особей аргали от крутизны ($Y = -268.393 + 47.762x - 1.588x^2$) и вертикальной протяженности ($Y = 249.49 - 0.714x$; $r = -0.86$) склонов в условиях Монголии. По горизонтали: А – крутизна склонов (в градусах); Б – вертикальная протяженность склонов (в метрах). По вертикали – количество отмеченных особей

Важнейшее значение для целей управления и мониторинга популяций горных копытных придается нами структурным параметрам исследуемых популяций (стадность, встречаемость, соотношение полов, возрастное распределение по полам и др.). Наряду с показателями плотности, половозрастная структура является основным параметром популяции, который необходимо учитывать при эксплуатации популяции и дальнейшем мониторинге ее состояния. Данные по возрастной структуре используют для построения демографических таблиц, которые представляют собой совокупность важнейших статистических данных о популяции [1, 18–21]. Сравнительный анализ демографических таблиц различных популяций дает возможность выяснить, какой именно возрастной класс затронут неблагоприятным воздействием или промыслом. После того как выявлен уязвимый возрастной класс, найти причины воздействий на популяцию не составляет трудностей, в том числе и дать оценку роли конкретного фактора (охоты, хищничества, «мора» и т.д.).

Еще раз можно напомнить, что возрастную структуру популяций на основе прямого наблюдения и анализа эмпирическим данным можно получить только для самцов. Использование для этой цели только добытых животных, как следует из практики, обнаруживает очень большую разницу с реальной демографической картиной популяций копытных в природе [22, 23]. Возрастное распределение в популяциях животных с относительно высокой продолжительностью жизни, в т.ч. и копытных, наиболее хорошо описывается логарифмически-полиномиальной формулой, которую мы использовали для выравнивания возрастного ряда [24]. Зная половое соотношение среди взрослых животных популяции и допуская, что к трем годам половое соотношение составляет примерно 1:1, можно вывести формулу возрастных распределений и для самок.

В целом в популяциях архаров по относительному количеству доминируют взрослые самки (табл. 6). Они составляют от 31.2 до 49.4% от всех животных (в среднем $41.20 \pm 2.46\%$). Самцы старше одного года составляют от 19.7 до 39.2% (в среднем $25.8 \pm 3.09\%$). Среднее количество сеголеток и годовалых особей составляет 20.4 ± 1.04 и $12.3 \pm 0.99\%$ соответственно. В популяциях архаров, как и большинства других горных копытных, взрослых самок больше, чем самцов; половое соотношение (соотношение количества самцов к количеству самок) в среднем со-

ставляет 0.66 ± 0.11 , и только в одной популяции (гоби-алтайской) самцов оказалось больше (половое соотношение – 1.26). Количество сеголеток, приходящихся на одну самку, в разных популяциях архаров существенно не различается. Этот показатель колеблется от 0.40 до 0.62 и составляет в среднем 0.50 ± 0.03 .

Таблица 6. Половозрастная структура популяции архаров на отдельных горных системах Центральной Азии

Район исследований (горный массив)	Самки		Сеголетки		Годовалые		Самцы		Всего
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	
Ваханский хребет	1 994	40.4	1 177	23.9	775	15.7	985	20.0	4 931
Сарыкольский хребет	404	39.6	168	16.5	142	13.9	306	30.0	1 020
Тянь-Шань	230	42.3	120	22.1	73	13.4	121	22.2	544
Казахстан	207	44.3	89	21.0	43	9.3	110	23.5	449
Хангай	128	49.4	51	19.7	29	11.2	51	19.7	259
Гоби-Алтай	39	31.2	24	19.2	13	10.4	49	39.2	125
В целом	41.20 ± 2.46		20.40 ± 1.04		12.32 ± 0.99		25.77 ± 3.09		7 328

В условиях Туркменистана, на участках Бадхызского заповедника, у уриалов резко преобладают взрослые самки – 45.34–47.15%, тогда как взрослые самцы составляют всего 9.31–18.7%, т.е. здесь среди взрослых животных на одного самца приходится около 2.5–5 самок. Относительное количество сеголеток равно 31.17%. Соотношение сеголеток к взрослым самкам (общая плодовитость самок популяции) колеблется от 0.48 (Еройландуз и Кызыл-Джар) до 0.69 (Акар-Чешме). Хотя при наблюдениях довольно часто отмечались по два ягненка с одной самкой (двойни), тем не менее, бездетные самки также были отмечены в большом количестве. Соотношение годовалых особей к сеголеткам (выживаемость сеголеток в течение первого года жизни) колебалось от 0.45 до 0.50, т.е. до годовалого возраста здесь доживают около половины сеголеток.

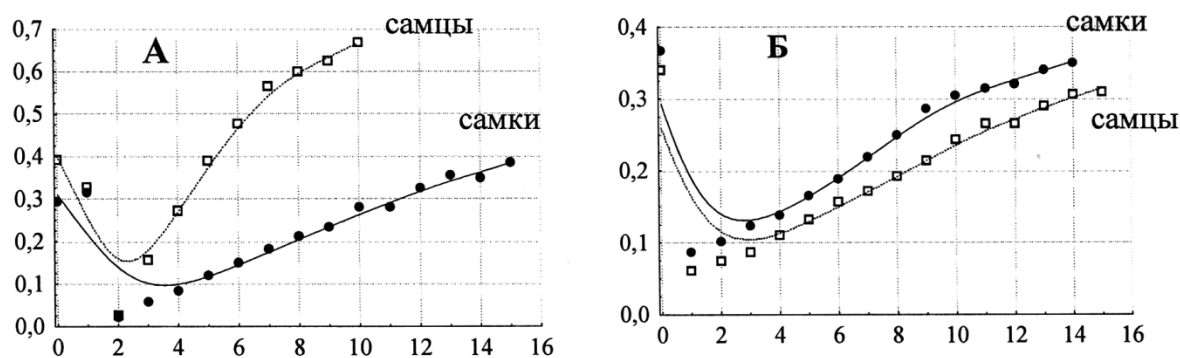


Рис. 5. Удельная смертность самок и самцов в популяциях архаров на Ваханском хребте – А (Памир) и в условиях Гобийского Алтая – Б (Монголия) в зависимости от возраста. По оси абсцисс – удельная смертность, по оси ординат возраст (годы)

На участках Кугитангского заповедника и Копет-Дага в популяции уриалов доминируют взрослые самцы – 38.98% и 62.9%, самки составляли 25.42% и 20.8% соответственно. Здесь же отмечались самые высокие показатели – соотношение количества сеголеток к количеству самок достигало до 0.93.

Соотношение самцов и самок в популяции существенно меняется с возрастом и отражает различную их выживаемость в конкретных условиях среды, что необходимо учитывать при планировании эксплуатационных нагрузок на популяцию в преде-

лах ее ареала. Характер интенсивности гибели животных каждого возраста отражает показатель их удельной смертности (рис. 5).

Во всех случаях относительно высокие показатели удельной смертности характерны для сеголеток и животных старших возрастных групп. Наименьшие показатели удельной смертности имеют молодые животные в возрасте 1–4 года. Обращают на себя внимание более высокие показатели удельной смертности самцов, чем самок. Исключение в этом плане, как уже было отмечено, составляет популяция архаров на Гобийском Алтае и в ряде заповедных территорий Туркменистана, где удельная смертность самок превышает таковую самцов. В качестве основных факторов, определяющих различия в значениях удельной смертности в популяциях горных баранов, можно указать особенности кормовых условий по сезонам года и избирательный по полу и возрасту отстрел животных.

Составной частью социальной структуры копытных, во многом определяющей тип и эффективность функционирования популяций, является стадность. Известно, что размеры групп для каждого вида животных зависят от многих причин, среди которых первостепенное значение имеют экологические особенности вида, текущая плотность его населения, условия обитания, тип питания, сезон года и др. [1, 25–27]. В плане математической обработки наиболее удобным показателем является индекс стадности – отношение количества всех отмеченных животных к количеству встреченных групп, где в качестве дискретного показателя группы принимается и каждое отдельно встреченное животное.

Таблица 7. Средние индексы стадности горных козлов и горных баранов на территориях проведения исследований

Род	Вид	Территория проведения исследований	Средний индекс стадности
Горные бараны (Ovis)	Памирский архар	Восточный Памир	23.24±4.05
	Тянь-шаньский архар	Центральный Тянь-Шань	12.36±1.41
	Казахстанский архар	Казахский мелкосопочник	4.24±0.30
	Монгольский архар	Хангай, Гоби-Алтай	3.67±0.28

В целом средние индексы стадности изучаемых видов (подвидов) горных баранов приведены в табл. 7. Как видно из таблицы, наибольшие показатели стадности характерны для памирского архара. Индекс стадности в среднем в популяции памирского архара составляет 23.24±4.05. В течение года показатель индекса стадности не остается постоянным. Например, для памирского архара наименьшие показатели стадности характерны для летнего периода (14.43). Для зимнего и осеннего периодов этот показатель существенно не различался, но значительно превышал показатель летней стадности, составляя в среднем 23.64 и 23.73 соответственно (табл. 8).

Таблица 8. Стадность популяции памирского архара по сезонам года

Типы групп	Зима			Лето			Осень		
	Количество		Индекс стадности	Количество		Индекс стадности	Количество		Индекс стадности
	групп	особей		групп	особей		групп	особей	
Самочки	108	2928	27.11	172	2102	12.20	38	1284	33.79
Самцовые	59	911	15.44	25	313	12.52	26	175	6.73
Смешанные	44	1149	26.11	9	289	32.11	3	131	43.67
Всего	211	4988	23.64	84	2704	14.43	67	1590	23.73

Анализ встречаемости групп разных размеров отображен на рис. 6. Чаще всего встречаются группы животных до 10 особей. С увеличением размеров групп частота их встречаемости закономерно снижается. Как видно из рисунка, частота встречаемости небольших групп численностью до 10 особей выше в летний период (более 50% всех встреченных групп). В осенний период встречаемость групп такого размера составляет около 40%, а в зимний – примерно 33%. Соответственно,

если в зимний период встречаются группы и более 100 особей, то в летний и осенний периоды такие группы нами не отмечены (рис. 7).

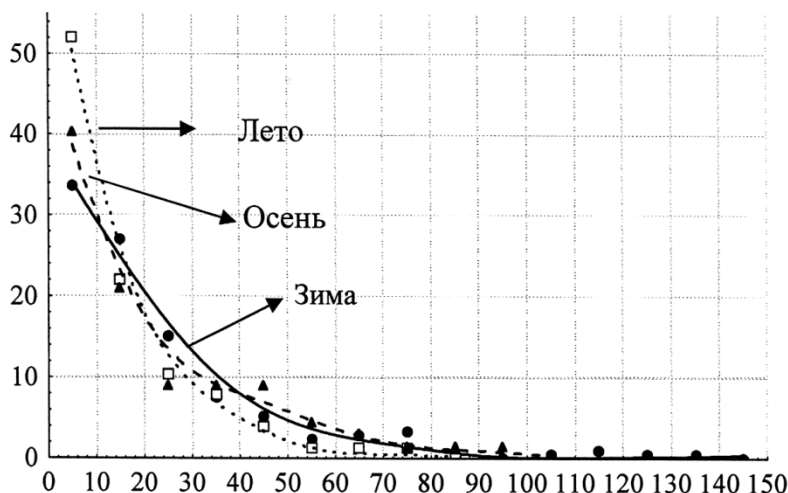


Рис. 6. Встречаемость групп отдельных размеров в популяции памирского архара. По оси абсцисс – размер групп (количество животных в группе); по оси ординат – частота встречаемости этих групп (%)

Наряду с частотой встречаемости групп разных размеров, одним из показателей, отражающих групповое поведение животных, является количество животных, встреченных в разных группах. Наблюдениями показано, что большая часть животных

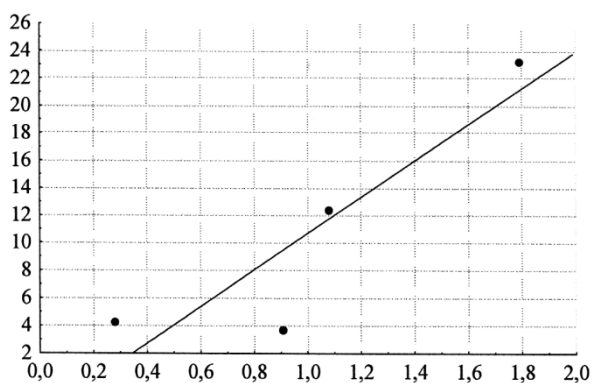


Рис. 7. Зависимость индекса стадности отдельных подвидов горных баранов от плотности популяции $Y = -2.566 + 13.245x$; ($r = 0.90$; $P > 0.05$). По оси абсцисс – плотность популяции отдельных подвидов горных баранов (особей на 1 км^2); по оси ординат –

количество животных, встречающихся в разных группах. Наблюдениями показано, что большая часть животных памирского архара в летний период сосредоточена в группах размером до 30 особей, в осенний период – в группах размером 30–50 особей, в зимний период – в группах размером 10–30 особей. Количество животных, держащихся большими группами, возрастает от летнего периода к зимнему. В целом анализ индекса стадности всех изученных подвидов горных баранов (подвидовой уровень) в зависимости от плотности популяций показал высокую положительную зависимость между этими параметрами на подвидовом уровне (рис. 7).

Все эти приведенные данные, с учетом особенностей размножения и общей плодovitости популяции, выживаемости молодняка, характера смертности различных возрастных и половых групп, используются для создания модели системы

эксплуатируемой популяции с целью прогноза их состояния. Такие модели позволяют учесть и комплекс ведущих естественных факторов, совместное действие которых особенно значимо в регуляции плотности и естественной динамики популяций исследуемых видов. Именно такой подход является основным ключом к разработке общей стратегии управления и слежения за состоянием популяций с целью оптимизации ее долгосрочного использования и мониторинга, в выработке такой политики, которая в общих чертах состоит в том, чтобы максимизировать урожай и не нарушить устойчивости популяций.

Заключение

Таким образом, в качестве характеристик, отражающих состояние и структурно-функциональные особенности организации популяции рассматриваемых видов горных

копытных, нами использованы показатели плотности, полового и возрастного состава, размеры и состав отдельных популяционных групп (стадность), пространственно-временные закономерности использования ими территории и особенности изменения этих параметров популяций в зависимости от динамики условий среды обитания. На основании этих данных можно заключить, что практически все параметры структурной организации популяций находятся в тесной взаимосвязи между собой и отражают особенности функционирования популяций в конкретных условиях среды. Факториальные причины, определяющие состояние популяций, формирующие и поддерживающие определенную структурно-функциональную организацию каждой локальной популяции, могут быть различными. Но все они или являются составляющими кормовых и защитных условий, или оказывают влияние на популяции в четком соответствии с этими двумя ведущими факторами среды.

Кормовые условия горных копытных определяются характером растительности (количественными и качественными параметрами корма) и ее доступностью для животных. Кормовые условия закономерно меняются в зависимости от экспозиций склонов, высоты над уровнем моря, количества осадков и характера их сезонного распределения, присутствия на данной территории конкурирующих видов диких или домашних животных т.д. Защитные условия определяются в основном орографическими особенностями территории, ее удаленностью от населенных пунктов, в частности, высотой над уровнем моря, крутизной и протяженностью склонов, количеством и расположением по склонам скальных выходов, просматриваемостью территории и т.д.

В настоящее время в различных регионах характер и степень влияния отдельных факторов на численность (плотность) популяций горных копытных различается. На территории Восточного Кавказа, Казахстана, Киргизии и на отдельных участках Восточного Памира основным фактором, ограничивающим численность популяций, является браконьерский отстрел животных. Степень влияния браконьерства на численность популяции зависит от орографических особенностей местообитаний, определяющих защитные условия территории.

Следует отметить, что эволюционная приуроченность животных к территориям с защитными условиями сформировалась как ответная реакция на деятельность хищников. В современных условиях, хотя фактор хищничества продолжает сохранять определенное значение в распределении животных, на первый план выходят антропогенные факторы, а именно браконьерство. Эти две причины, определяющие гибель животных, имеют много общего в том плане, что степень их влияния на популяции прямо определяется степенью защищенности территории. Однако, если при нападении хищников даже небольшие защитные элементы ландшафтов (отдельные сопки, скалы или даже скальные останцы) позволяют животным избежать гибели, то при воздействии со стороны человека к защитным условиям предъявляются более жесткие требования (удаленность от населенных пунктов и автодорог, труднопроходимость для человека и автотранспорта, хороший обзор и т.д.). Следует также отметить, что эволюция копытных и хищников происходила параллельно и характер элиминации особей копытных при воздействии со стороны хищников носит направленный, избирательный характер, чаще всего связанный с тем, что хищники изымают из популяции дефектных, больных или же старых особей. Во время охоты обычно отсутствует избирательность особей (при браконьерском отстреле на мясо) или же изымаются наиболее крупные особи, чаще всего самцы-производители (при трофейной охоте).

В целом же кормовые и защитные условия территорий воздействуют на популяцию не изолированно друг от друга, а в тесной взаимосвязи. Так, влияние человека и хищников вынуждает животных придерживаться наиболее защищенных и часто малокормных участков, что создает конкуренцию из-за кормов. По мере истощения кормовой базы животные вынуждены в поисках кормов покидать безопасные участки, за пределами которых они становятся жертвами браконьеров и хищников, или же переходить в зимний период недостаточно упитанными, что в обоих случаях ведет к увеличению смертности.

В последнее время на территориях где не налажена охрана животных, роль защитных условий в пространственном распределении и поддержании эффективной плотности населения популяций копытных все более возрастает, а в ряде районов наличие защитных условий приобретает уже исключительное значение. В настоящее

время численность практически всех рассматриваемых копытных, за исключением отдельных популяций сибирского козла и дагестанского тура, благодаря высокому антропогенному прессу не достигает стадии, когда она определяется кормовыми условиями. Из популяций исследованных нами видов кормовые условия определяют плотность у сибирского козла, у памирского архара на Ваханском хребте и у монгольского архара на Гобийском Алтае. Наибольший антропогенный пресс испытывают популяции безоарового козла и казахстанского архара. Количество ежегодно отстреливаемых особей этих двух видов в настоящее время превышает годовой прирост популяции, что приводит к закономерному снижению их численности и сокращению ареала. Исследованные нами популяции безоарового козла и казахстанского архара по своей природе являются наиболее уязвимыми, т.к. они локализованы на периферии ареала и представляют собой самые северные подвиды, где большую роль в ограничении численности могут играть и климатические условия.

В зависимости от условий обитания у рассматриваемых популяций горных копытных различался и половозрастной состав отмеченных нами групп. Для большинства популяций характерно образование в летний период отдельных самцовых и самочьих групп. Исключение в этом плане составляла памирская популяция сибирского козла, у которой во все периоды встречались группы смешанного типа. Основная причина этого заключалась в ограниченности площади пастбищ и образовании смешанных групп при их совместном использовании и самками и самцами.

У абсолютного большинства стадных копытных, в том числе и у большинства исследованных нами видов, индекс стадности изменяется прямо пропорционально плотности популяции. Нами показано, что индекс стадности зависит и от целого ряда других условий, в которых оказываются популяции. В частности, в работе четко показана зависимость индекса стадности от площади местообитания, что хорошо продемонстрировано на примере популяции сибирского козла на Памире и Тянь-Шане. С увеличением площади местообитаний, при относительно идентичных уровнях плотности населения, индекс стадности закономерно возрастает. В то же время показатели стадности безоарового козла, даже при значительном возрастании общей плотности, остаются довольно низкими, что объясняется закрытостью их местообитаний. С увеличением степени расчлененности территории, независимо от плотности, индекс стадности казахстанского архара также снижается. Индекс стадности казахстанского архара в период гона существенно снижается и с увеличением доли половозрелых самцов в популяции.

Одним из важнейших параметров, характеризующих структурно-функциональную организацию популяции, является половозрастная структура. Половозрастная структура исследованных нами популяций в зависимости от условий местообитаний меняется существенно.

Показано, что во всех случаях плотностная зависимость и неизбежное снижение пищевой конкуренции позволяют популяции быстро восстанавливаться при периодических изъятиях, если эти изъятия не превышают некоторого порога компенсирующей способности. При прочих равных условиях виды с высокой репродуктивностью (кабан, безоаровый козел, сибирский козел, косуля) выносят относительно высокую интенсивность изъятия, чем виды с низкими темпами воспроизводства (дагестанский тур, благородный олень и архар), и часто способны восстановиться в течение следующего репродуктивного цикла. В ряде случаев виды (дагестанский тур, архар, сибирский козел), подверженные прессу охоты, подвергаются отрицательному влиянию других, связанных с охотой, действий человека. Они часто меняют свои пути миграции, пересекают и скапливаются на лавиноопасных участках и менее кормных пастбищах, что снижает их выживаемость и плодовитость. Демографическая структура популяции рассматривается нами как основа или фундаментальная тема в исследовании влияния охоты на популяции и управлении популяциями в кризисных ситуациях.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ № 13-04-00586 и Программы фундаментальных исследований ОВН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий»

ЛИТЕРАТУРА

1. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.

2. Husband T.P., Davis P.B. Ecology and behavior of the Cretan agrimi // *Canad. J. Zool.* 1984. Vol. 62. N 3. P. 411-420.
3. Festa-Bianchet M. Bighorn sheep, climbing accidents, and implications for mating strategy // *Mammalia*. 1987. Vol. 51. N 4. P. 618-620.
4. Баскин Л.М. Зоосоциология млекопитающих с преимущественно групповой структурой популяций // *Вопросы териологии. Структура популяций у млекопитающих*. М.: Наука, 1991. С. 21-64; Абдурахманов М.Г. Экология восточнокавказского тура в Дагестане // *Изв. Сев.-Кавк. науч. центра высш. шк. Ест. науки*. 1982. № 4. С. 48-51.
5. Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 262 с.
6. Шилов И.А. Динамика популяций и популяционные циклы // *Структура популяций млекопитающих*. М.: Наука, 1991. С. 151-172.
7. Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г., Яровенко Ю.А. Дагестанский тур (популяционные и трофические аспекты экологии). М.: Наука, 2001. 137 с.
8. Физическая география Дагестанской АССР / К.К. Гюль, С.В. Власова, И.М. Кисин, А.А. Тертеров. Махачкала: Даг. книжн. изд-во, 1959. 249 с.
9. Зотов А.А., Синьковский Л.П., Шван-Гурийский И.П. Горные пастбища и сенокосы. М.: Агропромиздат, 1987. 254 с.
10. Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г. Закономерности пространственного размещения и численность дагестанского тура на Восточном Кавказе // *Зоол. журнал*. 1994. Т. 73. Вып. 10. С. 120-129.
11. Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г. Зависимость динамики половозрастной структуры популяций дагестанского тура от условий обитания и плотности популяций // *Зоол. журнал*. 1995. Т. 74. Вып. 7. С. 109-118.
12. Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г. Пространственно-временная структура популяции дагестанского тура в условиях Восточного Кавказа и факторы ее определяющие // *Зоол. журнал*. 1996. Т. 75. Вып. 12. С. 1863-1872.
13. Абдурахманов М.Г. Указ. соч. С. 48-51.
14. Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г., Насруллаев Н.И. Закономерности пространственной организации безоарового козла на Восточном Кавказе // *Зоол. журнал*. 2002. Т. 81. № 8. С. 1008-1016.
15. Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г., Насруллаев Н.И. Демографическая структура популяции безоарового козла, *Capra aegagrus (Artiodactyla)*, и закономерности ее формирования в условиях Восточного Кавказа // *Зоол. журнал*. 2004. Т. 83. № 2. С. 234-239.
16. Федосенко А.К. Архар в России и сопредельных странах. М., 2000. 291 с.
17. Магомедов М.-Р.Д., Яровенко Ю.А. Трофо-энергетические связи дагестанского тура (С.с.В.) с пастбищными экосистемами высокогорий Восточного Кавказа // *Зоол. журнал*. 1998. Т. 77. Вып. 4. С. 465-474.
18. Статистический анализ структуры и динамики популяции лося в Окском заповеднике / С.В. Росоловский, Т.В. Попова, С.Г. Приклонский, К.Д. Зыков, Ю.Г. Пузаченко // *Популяционные исследования животных в заповедниках*. М.: Наука, 1988. С. 40-62.
19. Филонов К.П., Калецкая М.Л. Популяционные исследования лося в Дарвинском заповеднике // *Популяционные исследования животных в заповедниках*. М.: Наука, 1988. С. 63-78.
20. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
21. Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 666 с.; Т. 2. 476 с.
22. Тимофеева Е.К. Косуля. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 224 с.
23. Русаков О.С. Современное состояние природных ресурсов, экология и вопросы хозяйственного использования копытных Северо-Запада СССР // *Копытные Северо-Запада СССР*. Л.: Наука, 1979. С. 63-293.
24. Ахмедов Э.Г., Магомедов М.-Р.Д. Закономерности формирования демографической структуры популяции дагестанского тура (*Capra cylindricornis*) // *Зоол. журнал*. 2000. Т. 79. Вып. 4. С. 461-470.
25. Wilson E.O. *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge: Harvard Univ. press, 1975. 696 p.
26. Баскин Л.М. Северный олень. Экология и поведение. М.: Наука, 1970. 149 с.
27. Дарман Ю.А. Стадность косули как популяционный показатель // Тез. докл. 5-го съезда ВТО АН СССР. М., 1990. Т. 2. С. 141-142.

Поступила в редакцию 15.03.2012 г.
Принята к печати 21.12.2012 г.

