

В. А. Зайцев

КАБАРГА

**ЭКОЛОГИЯ,
ДИНАМИКА
ЧИСЛЕННОСТИ,
ПЕРСПЕКТИВЫ
СОХРАНЕНИЯ**



Москва 2006

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Центр охраны дикой природы
Сихотэ-Алинский биосферный заповедник

В. А. Зайцев

Кабарга

**экология, динамика численности,
перспективы сохранения**



Серия «Сохранение редких видов фауны России»

Москва
Издательство Центра охраны дикой природы
2006

Зайцев В. А. Кабарга: экология, динамика численности, перспективы сохранения. — М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2006. — 120 с.

ISBN 5-93699-052-4

В конце XX и начале XXI веков в России происходит интенсивное истребление кабарги, сопровождающееся падением ее численности. В книге рассматриваются современное состояние населения кабарги в России и зарубежных странах, проблемы, связанные с определением ее численности, результаты исследований экологии кабарги на охраняемых природных территориях, охотничьих участках и в условиях неволи. Исследованы механизмы регулирования распределения особей и плотности населения, динамика численности и причины ее изменения. Определены теоретические основы сохранения кабарги и намечены необходимые меры, предотвращающие дальнейшее падение численности и способствующие ее восстановлению.

Для зоологов, экологов, специалистов в области охраны природы и рационального использования ресурсов.

Библ. 230. Табл. 16. Рисунков и фото 67.

ББК 28.688

Книга издана при поддержке Фонда Джона Д. и Кэтрин Т. МакАртуров и Сихотэ-Алинского государственного природного биосферного заповедника.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В 1990-х годах из различных источников стали поступать сведения о возрастающих темпах истребления кабарги в России. Данная ситуация потребовала постановки исследований, направленных на выяснение современной численности животного, причин ее снижения, изменений в пространстве и возможностей сохранения вида.

Среди задач наших исследований в 1974–1983 и 2004–2006 гг. особое внимание уделялось следующим: а) определению плотности населения и общей численности кабарги в обследуемых местообитаниях; б) выяснению причин сокращения ее численности и влияния промысла, в том числе нерегулируемой охоты на ее популяции; в) выяснению возможностей сохранения кабарги в местообитаниях, восстанавливающихся после рубок и пожаров; г) исследованию социальных аспектов нерегулируемого промысла; д) поиску путей и способов сохранения кабарги в современных экономических и экологических условиях.

Основной объем полевых исследований выполнен на Дальнем Востоке России, в Среднем и отчасти Северном Сихотэ-Алине. Для описания условий жизни других подвидов кабарги, распространенных на территории России и зарубежных стран, использованы ранее опубликованные и некоторые другие сведения. Современные тенденции изменения численности кабарги и ее промысла в настоящий период в разных регионах России различаются, вероятно, лишь в деталях. На наш взгляд, исследования в Сихотэ-Алине вполне объективно отражают состояние этого вида в России в целом.

Исследования экологии животных столь разнообразны, что привести все данные, накопленные по какому-либо виду, даже такому малоизученному, как кабарга, в небольшой публикации сложно, и не является ее основной задачей. Данная публикация включает результаты исследований, выполненных при поддержке гранта Фонда МакАртуров (2004–2006 гг.), Международного фонда защиты животных IFAW и финансировании из резерва ИПЭЭ РАН (2004 г.). Она включает краткое обобщение результатов изучения экологии и поведения кабарги, полученных автором в 1974–2006 гг. и дополненных данными других исследователей.

Материал в монографии представлен таким образом, чтобы показать изменения в размещении, обеспеченности пищей и структуре популяций кабарги, происходящие в настоящее время, когда снижается ее численность, объяснить механизмы регуляции плотности ее населения. При сравнении состояния популяций, обитающих на охраняемых природных территориях и вне их, такой подход позволил выявить основные тенденции динамики численности и их причины, наметить план действий по сохранению этих животных. Особое внимание уделено характеристике методов учета численности кабарги, так как существующие расхождения в оценке ее состояния приводят к разногласиям в определении природоохранного статуса кабарги и соответственно необходимых мер по ее сохранению.

В полевых исследованиях 2004–2006 гг. принимали участие инспекторы Сихотэ-Алинского заповедника А. Д. Сайко, С. Е. Медведев, В. А. Воронин и другие сотрудники. Существенную поддержку в проведении исследований, выразившуюся в решении организационных вопросов, снабжении топографическими материалами, а также в предоставлении весьма ценных сведений, оказали директор заповедника к. б. н. А. А. Астафьев, заместители директора Е. В. Потиха, к. б. н. Е. А. Пименова, другие сотрудники заповедника, а также Г. А. Шаульский, директор Тернейского лесхоза В. Д. Мамонов, шеф-редактор экологического выпуска Российского информационного агентства «Восток-Медиа» Е. А. Суворов, д. б. н. Д. Г. Пикунов, к. б. н. И. А. Середкин (ТИГ РАН) и М. Н. Громыко. В обсуждении плана проекта исследований участвовал д. б. н. А. М. Максимук, ценные сведения по Зейско-Буреинскому региону предоставил к. б. н. С. А. Подольский. Всем участникам исследований, а также редактору книги И. В. Травиной и генеральному директору Центра охраны дикой природы А. В. Зименко автор выражает искреннюю благодарность.

Кроме фотоснимков, сделанных самим автором, в книге использованы фотографии, любезно предоставленные Е. А. Суворовым, В. Ф. Редьковым, С. А. Подольским (их авторство указано в подписях).

ПРИЧИНЫ ИСТРЕБЛЕНИЯ И СОВРЕМЕННЫЙ ПРИРОДООХРАННЫЙ СТАТУС

На кабаргу охотятся из-за мускуса, который высоко ценится в странах, где практикуются способы лечения традиционной восточной медицины. Мускус содержится в препуциальной железе самцов кабарги, расположенной на нижней части брюха вблизи мочеполового отверстия. В состав мускуса входят разнообразные органические вещества. Вещество, имеющее очень стойкий приятный запах мускуса — муксон, впервые было выделено в 1906 г. из желез южных подвидов кабарги. Кроме него в состав мускуса входят воски, мужские стероидные гормоны и другие биологически активные соединения (Do, Kitatsujii, Yoshii, 1975; Yu, Das, 1983; и др.). У сибирской кабарги (*Moschus moschiferus moschiferus*) в составе мускуса муксон присутствует в небольших количествах — не более 0,5% (Соколов и др., 1983, 1986; Sokolov et al., 1987). Мускус обладает общестимулирующим действием, повышает сексуальную активность. Он считается эффективным лекарством от конвульсий, удушья, ушибов и нарывов (Lee, 1995). В России мускус не имел столь распространенного применения. Иногда он использовался в качестве противозачаточного средства, хотя данные относительно такого свойства мускуса нуждаются в подтверждении.

В Китае XVIII–XIX вв., по свидетельству Р. Маака, мускус использовали как духи, но особенно широкое применение с XIII в. и ранее он находил в медицине. В XIII в. мускус появился в Европе, где его использовали в парфюмерии. В восточной медицине из мускуса изготавливается более 100 лекарственных препаратов, но о реальном воздействии многих из них на организм человека сказать что-либо определенное без специальных исследований затруднительно. Для изготовления части подобных «лекарств» спекулянты от торговли и медицины используют не только железу самцов (струю), но и всю тушу или ее части, перемолотые и разваренные в кашу, а затем расфасованные в мешочки из кожи животного. По свидетельству российского посла в Китае И. Идеса (цит. по: Суворов, 2003), уже в давние времена в Китае было известно не менее трех сортов мускуса разной биологической актив-

ности и ценности. Некоторые подобные «лекарственные препараты» полезны не более, чем отварной фарш, о чем было известно уже первым европейским ученым (Спафарий, Идес), посетившим Китай.

До второй половины XX в. естественный мускус широко применялся в парфюмерии в качестве благовония и вещества, способствующего более длительному сохранению запаха духов. Впоследствии, уже в XX в., он был заменен искусственными мускусами и в настоящее время используется лишь в наиболее дорогих духах. При небольшой популярности мускуса как лекарственного средства среди населения Российской Федерации почти вся добываемая струя служит предметом экспорта (в основном нелегального), что является основной причиной хищнического истребления кабарги и сокращения ее численности.

В большинстве субъектов Российской Федерации кабарга относится к охотничьим видам животных. Однако ее подвиды (или виды, выделяемые по разным систематическим классификациям в пределах всего ареала), согласно международным и российским правилам и постановлениям, обладают разной степенью защиты. В Красную книгу Российской Федерации (2001) внесен сахалинский подвид обыкновенной кабарги (*Moschus moschiferus sachalinensis*). Дальневосточный ее подвид (*M. m. turovi*) занесен в Приложение 3 Красной книги Российской Федерации, в котором указаны виды, требующие повышенного внимания, и в Приложение II СИТЭС, что позволяет контролировать торговлю ее дериватами с зарубежными странами. Как самостоятельный вид *M. m. turovi* внесена в Красный список МСОП-96.

В Приложение II СИТЕС включены кабарги Вьетнама, Китая, Казахстана, Северной и Южной Кореи, Монголии и подвиды, обитающие в Российской Федерации. В Приложение I СИТЕС, предусматривающее еще более строгий контроль за торговлей охотничьими трофеями, внесена кабарга Афганистана, Бутана, Индии, Мьянмы, Непала и Пакистана. Но в Афганистане и Пакистане нет законов, предусматривающих специальную охра-

ну кабарги. СИТЕС предпринимает определенные шаги по сохранению кабарги путем регулирования международной торговли. Среди них — решение включить кабаргу в «Процесс слежения за торговлей в значительных объемах», который проводился в 1991 и 1993 гг. и в декабре 2000 г. «Процесс...» предусматривает дополнительные меры в случае недостаточного контроля за торговлей дериватами видов, внесенных в Приложение II СИТЕС.

В апреле 2000 г. 11-я Конвенция Сторон приняла резолюцию 11.7 «Сохранение кабарги и торговля ее дериватами», обязывающую все Стороны Конвенции предпринять меры по сокращению объемов нелегальной торговли кабаржьей струей, контролировать состав лекарств на предмет содержания мускуса, разработать многосторонние и двусторонние соглашения по охране и управлению ресурсами кабарги, по усилению контроля и ужесточению законодательства и др. (Без лицензии..., 2004). На 12-й Конвенции стороны-участницы, посчитав многие решения, принятые ранее, выполненными или потерявшими актуальность, оставили в действии только Решение 11.57. Это Решение установило, что стороны, экспортирующие железо кабарог, должны до заключительного решения Комитета, занимающегося вопросами торговли животными, предпринять усилия по сокращению объема экспорта, если в этом существует необходимость. Было принято Решение 11.83 о том, что постоянный Комитет Конвенции должен составить обзор мер, принятых странами, в которых обитает кабарга, или странами — потребителями и транзита мускуса (Китай, Франция, Германия, Индия, Япония, Казахстан, Малайзия, Монголия, Непал, Сингапур, Республика Корея, Российская Федерация), по усилению контроля, охране вида и управлению популяциями. На 16-м заседании Комитета по диким животным обыкновенная кабарга (*Moschus moschiferus*) была признана видом 1-й категории (находящимся под пристальным вниманием). Конвенция приняла решение продолжить Процесс слежения за торговлей в значительных объемах применительно к мускусу кабарги. Однако к 2003–2004 гг. был получен ответ Российской Федерации о выполнении рекомендаций Комитета по диким животным в части совершенствования законодательства по охране кабарги. В результате кабарга, обитающая в России, была исключена из Процесса слежения за торговлей в значительных объемах СИТЕС (T. De Muelenaer, Секретариат СИТЕС, в письме в TRAFFIC International, 10.06.2004; цит. по: Без лицензии..., 2004).

Подобное решение представляется преждевременным, так как объем нелегального экспорта мускуса из Российской Федерации, как по опубликованным, так и по неопубликованным данным, велик, а численность кабарги почти повсеместно сокращается из-за интенсивного промысла.

Во многих странах Юго-Восточной Азии, в Китае и Монголии кабарга относится к охраняемым или строго охраняемым видам, в Бутане — к абсолютно охраняемым видам: там браконьер может быть застрелен на месте. Несмотря на браконьерство, развитое во многих странах Тихоокеанского региона (АТР) и соседних с ними, запрет на охоту оказал положительное влияние на численность кабарги. В Китае запрещением охоты удалось увеличить численность популяции кабарги Березовского, в Индии кабарга взята под полную охрану с 1972 г. в связи с принятием Закона об охране природы. В Мьянме она охраняется с 1994 г., в Непале — с 1973 г., во Вьетнаме — с 1963 г. В Южной Корее с 1997 г. кабарга признана «в высшей степени угрожаемым видом» со строгим контролем торговли, хотя правила, определяющие порядок торговли, строго не определены (Kang, Phipps, 2003; Без лицензии..., 2004).

Все виды или подвиды в ареале внесены в Красный список МСОП. Кабарга, обитающая в России (сибирская кабарга), отнесена к категории уязвимых видов. Южные виды или подвиды кабарги (гималайская — *M. m. chrysogaster* или *M. chysogaster*, лесная или Березовского — *M. m. berezovskii* или *M. berezovskii*) были отнесены к категории низкого риска. В некоторых регионах России, например в Алтае-Саянском, в Усть-Ордынском округах («Восточно-Сибирская правда», № 23, 9.02.1999), в Амурской области и некоторых других районах, введен запрет на добычу кабарги, а, например, в Якутии (Кривошапкин, 2003) охота на кабаргу непопулярна в силу народной традиции. В осенне-зимний сезон 2005–2006 гг. охота на кабаргу была ограничена в Приморском крае, хотя, по официальной статистике, там было добыто около 390 самцов. Но все эти меры явно недостаточны для благополучного существования данного вида в России.

Государства, на территории которых существует запрет на добычу кабарги (Монголия, Китай, Республика Корея и др.), являются импортерами мускуса из соседних стран. После реорганизации СССР таким «золотым» источником кабаржьей струи стала Россия, на территории которой в предшествующие годы кабарга имела значительную численность благодаря предпринимаемым мерам охраны.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СИСТЕМАТИКА

Распространение и ареал

Естественный ареал кабарги, т. е. тот, который был присущ роду *Moschus* до начала интенсивного влияния на ее распространение человека (восстановленный ареал; Флеров, 1952; рис. 1), простирался от южных окраин Юго-Восточной Азии до Якутии и приполярных районов Чукотки, от Алтая, енисейской тайги, Афганистана, Бутана и других стран Восточной Азии до о-ва Сахалин и Тихоокеанского побережья Азии. Останки кабарог нижнеплиоценового периода найдены в Японии (цит. по: Матюшкин, 1974), где этот вид был, вероятно, истреблен человеком. В пределах этого обширного ареала кабарга была распространена неравномерно, заселяя в основном горные ландшафты, начиная от верхнего предгорного пояса и альпийских растительных сообществ (кабарга Березовского), хвойных, хвойно-широколиственных лесов на юге ареала до долинных хвойных лесов и лесов предгорий на севере. В настоящее время кабарга — типичный обитатель горной тайги и смешанных лесов разного состава, но встречающийся и в лесах прилегающих долинных территорий. В течение тысячелетий и столетий эволюционного развития ареал претерпевал сокращения и расширения, что было обусловлено флуктуациями климатических факторов, продвижением лесной растительности выше в горы или, наоборот, ее отступлением в засушливые периоды, изменениями флористического состава биоценозов (Васильев, 1958; Жерехин, 1979; Катастрофы в истории Земли: новый униформизм, 1986; Изменения климата, 2002; Короткий, 2002; Короткий и др., 2005; и др.). Подобные изменения происходят в разных регионах и в последнее время, особенно они заметны с середины прошлого века (Груза, Ранькова, 2001; Ананин и др., 2001; Шиятов и др., 2001; Беликович, 2003; Власенко, 2005; и др.), что накладывает свой отпечаток и на распространение кабарги. По

предположению Приходько (2003), в современную эпоху географическое расселение кабарги достигло своего максимума. Вместе с тем дальнейшее распространение кабарги в северной части ареала ряда регионов, происходившее во второй половине прошлого века, может свидетельствовать о возможности дальнейшего ее расселения.

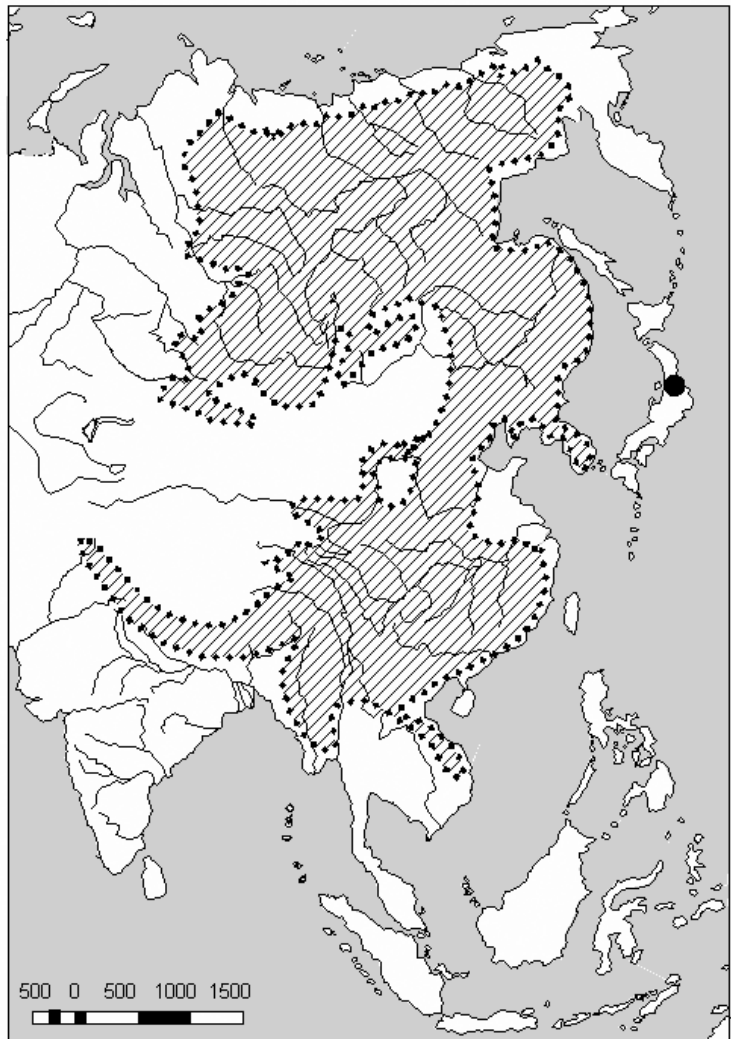


Рис. 1. Восстановленный ареал кабарги в одной из фаз наибольшего распространения (по: Флеров, 1952, с изменениями). Черный кружок — находка останков кабарги нижнеплиоценового времени (Матюшкин, 1974).

Широкое распространение кабарги на северные территории происходило сравнительно недавно. Их останки в Сибири и на Дальнем Востоке России обнаружены лишь в позднечетвертичных отложениях неолита, в нижнем плиоцене (Громов, 1948; Верещагин, 1966). Разделение южных подвидов кабарог произошло всего 370–140 тыс. лет назад в связи с возникновением на Тибетском плато географических барьеров (Su et al., 1999). Распространение некоторых морфологических признаков кабарог может свидетельствовать о нескольких волнах заселения северных территорий ареала. На это могут указывать неявно выраженная клинальная изменчивость элементов окраски, общей ее цветовой гаммы и ряд других особенностей.

В частности, кабарги из разных частей ареала различаются наличием колец или пятен вокруг глаз. Кабарги северной материковой части ареала имеют светловатые и не желтые неширокие кольца вокруг глаз, сходные у разных подвидов. У кабарог из Китая (Сычуань, Ганьсу и др.) эти кольца становятся шире, цвет их — желтый. Однако в провинции Кентей происходит редукция колец, и у глаза имеется лишь светлое желтоватое пятно. Кабарги с о-ва Сахалин обладают

более узкими, чем китайские кабарги, желтоватыми кольцами (Устинов, 1971). На основе этих данных можно полагать, что при расселении из центра становления светлый окрас вокруг глаз терял желтые тона, происходила редукция колец. Кабарги с о-ва Сахалин сохранили черты древних предковых форм при быстром их расселении в ареале. На материке впоследствии, вероятно, происходило повторное распространение данного признака с его редукцией в северной части ареала, но с сохранением (или усилением) вблизи центра становления рода.

Воздействие человека, вырубание и выжигание лесов, прямое уничтожение кабарги, начавшееся еще в Древнем Китае и других странах Юго-Восточной Азии, способствовали сокращению ее ареала, возрастанию его мозаичности. В сравнении с естественным (восстановленным) ареалом современное распространение кабарги представлено несколькими крупными и более мелкими его фрагментами. С течением времени мозаика в ее распространении возрастала.

Кабарга почти истреблена на больших территориях Северо-Восточного и Центрального Китая, в Индии, Непале и других странах Юго-Восточной Азии, сохраняясь в них в основном в горах особо охраняемых природных территорий (Green, 1986; Kurt, 1978; Лю Чжисяо, Шэн Хэлинь, 2002; и др.). В Гималаях ее распространение в современный период представлено многочисленными, удаленными друг от друга на десятки и сотни километров мозаичными пятнами (Green, 1986; Sathyakumar et al., 1993). На западной окраине северной части общего ареала (в Афганистане, Бутане) кабарга немногочисленна. В Монголии ее популяции сохранились в северной части страны в районах, примыкающих к Восточным Саянам и Забайкалью (Соколов, 1959). Со второй половины прошлого века происходило сокращение ареала. Кабарга распространена несколькими изолированными или почти изолированными друг от друга группировками (Соколов, Данилкин, Дуламцэрэнб, 1982). Южная граница ареала в Монголии проходит по отрогам Восточного Хангая, у горы Отгон-Тенгри и верховий р. Иро (Швецов, 1980).



Рис. 2. Очертания ареала кабарги в XX в.: 1 — по Соколову, Приходько, 1998; 2 — границы между зонами с различной плотностью населения кабарги в северной части ареала (I — зона пониженной плотности, II — средней плотности, III — повышенной плотности); 3 — участки наибольшей естественной плотности в северной части ареала.

В России кабарга встречается в основном до 65° с. ш. (Соколов, Приходько, 1998; Приходько, 2003; рис. 2). Наряду с некоторым расширением ареала на отдельных участках и продвижением на север на территории России и СНГ (Гептнер и др., 1961; Лавов, 1978; Собанский, 1992) с 1990–1991 гг. в сохранившихся местообитаниях северной части ареала происходит быстрое сокращение численности кабарги и увеличение фрагментарности ее ареала, что грозит исчезновением этого вида на больших территориях.

Уже в 1950–1960 гг. кабарга была распространена лишь на некоторых участках сохранившихся хвойных и смешанных лесов Баргузинского хребта (Устинов, 1961), мозаично расположенных кольцом вокруг него (см.: Популяции...). Сравнительно сплошной до недавнего времени ареал она имела на Алтае (Собанский, 1992; Приходько, 2003), в Хабаровском и в Приморском краях (рис. 3). Однако и здесь в последние 10–20 лет наблюдается увеличение фрагментарности ареала на фоне общего падения численности вида. Происходит обособление отдельных группировок и исчезновение некоторых из них. Подобная тенденция наблюдается на о-ве Сахалин, где к настоящему времени сохранились лишь пять небольших ее группировок, а другие, вероятно, исчезли (Приходько, 1983б, 2001).

Основная часть населения кабарги на Дальнем Востоке России сосредоточена в темнохвойных лесах вблизи водораздельных хребтов. Часть местообитаний, например в Сихотэ-Алине, — это гольцы, каменистые бережники и другие лиственные леса, часто распространенные на прежних гарях; глубоко-снежные участки являются препятствием для обмена особями между популяциями. Вообще высокие горные поднятия, как и обширные равнинные участки, нередко лишенные лесной растительности, являются препятствиями для расселения кабарги в пределах всего ареала, служат барьером между группировками разных его частей. Тем не менее большинство группировок кабарги Сихотэ-Алиня представляет собой почти непрерывный континуум слабо изолированных друг от друга популяций (Зайцев, 1991а, 2005б). Группировки, в которых плотность составляет 7–20 (до 30 и немного больше) особей на 10 км², в настоящее время еще сохраняются в северной части Сихотэ-Алиня (рис. 3), в бассейнах р. Самарги и ручья Адими, в верхней части бассейна р. Бикин, в северной и особенно в центральной частях Сихотэ-Алинского заповедника, в бассейнах рек Серебрянки, Заболоченной и Таежной восточного макросклона, р. Колумбэ западного макросклона (здесь плотность кабарги увеличивается).

Однако местообитания северной группировки в настоящее время значительно повреждены массивными рубками, а сама группировка подвержена интенсивному прессу охоты в период лесорубочных работ. Численность кабарги на севере Сихотэ-Алиня в Хабаровском крае и на севере Приморского края сократилась. Интенсивное сокращение численности кабарги произошло и на неохранных территориях Среднего и Южного Сихотэ-Алиня. По сообщению Д. Г. Пикунова, кабарга стала очень редка в чернопихтарниках на юге Приморья, на Борисовском плато. В чернопихтарниках она ранее образовывала отдельное заселенное ею пятно, простирающееся, вероятно, в Китай и Корею (Бромлей, Кучеренко, 1983).

Наконец, группы популяций Сихотэ-Алиня и низовьев р. Амура гораздо ранее были разделены пойменными местообитаниями и участками вто-

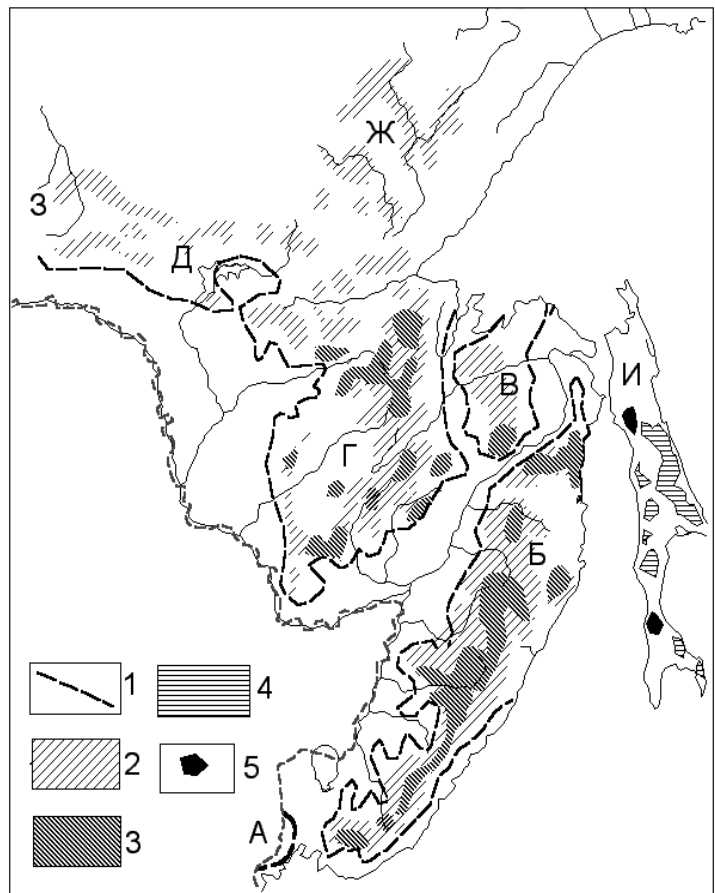


Рис. 3. Ареал кабарги на юге Дальнего Востока и о-ве Сахалин к 1960–1980-м годам: 1 — граница ареала к 1980 г.; 2 — оптимальные местообитания; 3 — территории с повышенной плотностью кабарги; 4 — расположение существующих и 5 — прежних группировок на о-ве Сахалин (по: Бромлей, Кучеренко, 1983; Приходько, 2001; с дополнениями). Крупные географические группировки: А — южная; Б — сихотэ-алинская; В — амгунская; Г — буреинско-селемджинско-зейская; Д — зейско-алданская; Ж — приохотская; З — олекмо-витимская (восточносибирская); И — сахалинская.

ричной лиственной растительности. В соседних районах Китая и Кореи кабарга, вероятно, почти отсутствует. Плотность населения людей там гораздо больше, чем в Приморье, а площади лесов, в основном вторичных, значительно меньше. Подобные изолированные друг от друга территории распространены по всему ареалу.

Систематическое положение

Е. А. Суворов в своей книге «Заповедное Приморье» (2003) собрал данные, согласно которым первые сведения о кабарге дошли до европейцев в XIII в., вероятно, после путешествия Марко Поло, который называл кабаргу «зверьком газелью». Три столетия спустя Сиафаний, русский посланник в Китае, упоминает в своем отчете о кабарге как о «зверьке маленьком, подобном оленю, только шерсть на нем черноватая и рогов не имеется». Российский посол в Китае И. Идес и голландский миссионер М. Мартино называли ее, как и китайцы, «мускусным оленем». Во времена Петра I Д. Белл утверждал, что «кабарга есть род диких коз» (т. е. полорогих). Таким образом, еще первые путешественники и натуралисты, встречающиеся с кабаргой, обращали внимание на те черты, которые сближают кабаргу с представителями других парнопалых и отмечаются современными зоологами.

Родовое и видовое названия кабарги (*Moschus moschiferus* L.) были даны К. Линнеем в 1758 г. В дальнейшем последовал этап выделения и описания около 10 отдельных видов кабарги из разных частей ареала: *M. altaicus*, *M. chryso-gaster*, *M. leucogaster* и др., что, впрочем, оспаривалось некоторыми исследователями, вновь объединяющими выделенные виды в один. Однако виды кабарог продолжали выделять вплоть до 1980-х годов (*Moschus fuscus* Li — в 1981; *M. cupreus* Grubb — в 1982 г.).

В XX в. наметилась тенденция интеграции всех этих «видов» в несколько основных или даже один вид. Флеров (1930, 1952) выделял всего 3 вида кабарог: обыкновенную кабаргу (*M. moschiferus*), китайско-гималайскую кабаргу (*M. chryso-gaster*) и кабаргу Березовского (*M. berezowski*) из провинций Китая Сычуань и Ганьсу. Еще раньше Р. Лидеккер (1915; цит. по: Цалкин, 1947) и Цалкин (1947) объединили все «виды» в один прежний. В пределах этого вида последний автор выделил 7 подвидов, предложил схему их эволюции и расселения.

Кабарог ранее объединяли в одно семейство с оленьками (*Tragulidae*), но А. Милне-Эдвардс (Mylne-Edwards, 1864) выявил значительные различия между оленьками и кабаргами. Их объ-

единяли в одно семейство с оленями (*Cervidae*), от которых у кабарог также имеются большие отличия. В настоящее время многие зоологи придают кабаргам статус отдельного семейства *Moschidae* Gray, 1821 в отряде парнокопытных (*Artiodactyla*).

Различия во мнениях относительно количества видов в роде *Moschus*, единственного в семействе кабарог, характерны и в современный период. Существуют мнения о 3 или даже 7 видах кабарог (см., например: Green, 1989), один из которых разные исследователи называют по-разному (*M. chryso-gaster* или *M. fuscus* — последнее наименование используется в Красной книге МСОП). При этом на территории бывшего Советского Союза и в России обитает обыкновенная, или сибирская кабарга (*M. moschiferus*). Другие зоологи придерживаются позиции монотипии рода.

В систематике до сих пор не выработано четких критериев для разграничения не только видов мелких животных, но и таких крупных зверей, как кабарга и лось. Тем не менее отмеченные разными авторами морфологические и другие различия между кабаргами разных частей ареала вполне объективны. Данные о систематическом разграничении семейства, рода и вида кабарог, даже без учета разногласий в отнесении разных форм к разным подвидам или видам (тем более различающимися наименованиями), необходимы для планирования использования и охраны кабарги в разных частях ареала.

Разделение кабарог на подвиды, сделанное В. И. Цалкиным (1947), почти совпадает с их более поздними классификациями для территории России. Цалкин описал различия между северными и южными группами ее подвидов (два основных — мосхиферный, сифаноидный — и смешанный типы черепа), постепенную (климальную) изменчивость некоторых морфологических признаков у современных кабарог с юга к северу. Соколов, Приходько (1997, 1998), Приходько (2003), проведя краниологический анализ, выделили группу подвидов, которую они назвали «*sibirica. nov.*» и для которой характерна относительно более короткая и высокая ростральная часть головы (Цалкин, 1947). К ней они отнесли:

- сибирскую, или обыкновенную, кабаргу (*M. m. moschiferus* L., 1758), распространенную на Алтае, в Восточной Сибири на запад до Енисея и на восток до р. Лены, в Забайкалье, Северной Монголии, в Большом и Малом Хингане и на западе Станового хребта;
- арктическую, или верхоянскую, кабаргу (*M. m. arcticus* Flerow, 1928), заселяющую Верхоянский хребет и хребет Черского на запад до р. Лены и на восток до Колымы, Алдана и Станового хребта;

- дальневосточную кабаргу (*M. m. turowi*, syn. *M. m. turowi* Zalkin, 1945; см. Цалкин, 1947) (некоторые авторы называют ее, как и Флёров, 1952 — *parvipes*), обитающую в Сихотэ-Алине и на запад до р. Зеи;
- сахалинскую кабаргу (*M. m. sachalinensis* Fle-grow, 1928), населяющую о-в Сахалин.

К группе подвидов «*hymalaica. nov.*», для которой характерна удлинённая форма роstralной части головы (морды) и нижней челюсти, ювенильные признаки в строении черепа некоторых подвидов в сравнении с северными (Цалкин, 1947), отнесены:

- корейский подвид (*M. m. parvipes* Hollister, 1911), заселяющий п-ов Корея и прилежащие территории;
- китайская кабарга (*M. m. chrysogaster* Hodgson, 1839), распространенная в Центральном и Южном Китае, Тибете, Гималаях;
- гималайская кабарга (*M. m. leucogaster* Hodgson, 1839), населяющая Тибет и Гималаи.

Другие авторы выделяют в пределах южной группы форм многочисленные подвиды или виды. Некоторые из синонимов, которыми называют разные авторы ее южные и северные подвиды, приведены в книгах Гептнера и Цалкина (1947), Приходько (2003). Очевидно, что систематика «зарубежных» кабарог в плане присущего российским зоологам подхода разработана недоста-

точно. Все ныне живущие кабарги не столь сильно отличаются по морфологическим признакам друг от друга, как, например, разнообразные виды семейства настоящих оленей (*Cervidae*) или бычьих семейства *Bovidae* (антилопы, быки). Неразвитая морфологическая дифференциация сказывается, в частности, на существовании основных и промежуточных типов черепа разных форм кабарги, на клинальной их изменчивости (Цалкин, 1947; Соколов, Приходько, 1998а). Лучше дифференцированы друг от друга более древние подвиды из южной части ареала, в становлении которых большое значение имела длительная географическая изоляция. Столь же неопределенны и небольшие известные различия в наборе хромосом. Хромосомный набор кабарги содержит $2n=58$ хромосом, иногда В-хромосомы (Соколов, Орлов и др., 1980; Соколов, Приходько, 1998а). Эти исследователи выявили большое сходство набора хромосом кабарог из Бурятии, Западных Саян и Иркутской области и небольшие отличия от них у одного самца дальневосточной кабарги (добавочные хромосомы, расположение мелких точечных хромосом-спутников в верхней части 4-й пары аутосом). Хромосомный набор кабарги Березовского (Shi, Ma, 1986) практически не отличается от кариотипа сибирской кабарги. Как считают указанные авторы, эти признаки могут свидетельствовать в пользу монотипии рода *Moschus* на всем протяжении своего ареала.

ЭКОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

Охрана каждого вида животных, как и его рациональное использование, требует комплексного подхода к сохранению необходимых жизненных условий, системы местообитаний, важных для жизни данного вида. Это относится и к кабарге в России, охрана которой значительно затрудняется из-за ее двойственного природоохранного статуса (охраняемый и в то же время охотничий вид), прогрессирующего разрушения ее местообитаний в горной хвойной тайге, интенсивной нерегулируемой охоты и неэффективной, часто реорганизуемой охране.

Мероприятия по охране видов должны основываться на исследовании биологии, экологии и поведения животных, их положения в экосистемах и возможностей адаптации к меняющимся условиям среды обитания. Таковы требования для обоснования мер по сохранению видов и создания охраняемых природных территорий. В данном разделе приведены краткие сведения по экологии и поведению кабарги, которые необходимо учитывать при реализации мер по ее сохранению, защите местообитаний и при планировании использования.

Методы исследований

Недостаточная изученность кабарги до недавнего времени была обусловлена не столько отсутствием интереса к данному виду среди зоологов, сколько трудностью исследований в полевых условиях. При многочисленности кабарги в горной тайге сотрудники Сихотэ-Алинского заповедника, например, отмечают лишь немногочисленные визуальные встречи с ней в течение всего года. В начале своей работы я не раз слышал от них, что в тайге обитают два «мифических» зверя: тигр и кабарга. Для исследований кабарги необходима особая методика.

Полевые исследования экологии и поведения

Среди специальных методов исследования экологии и поведения кабарги в природе используются в основном разные способы троплений и визуальные наблюдения, радиослежение, маршрутные учеты, разнообразные наблюдения за средой обитания.

Тропления для добычи зверей и изучения их «повадок» использовали в далекие времена охотники и первые исследователи экологии животных, например Э.-Т. Сетон (Seton, 1909). Этот способ, заключающийся в следовании по следу зверя и регистрации следов его жизнедеятельности, использовали одни из первых исследователей экологии кабарги — Щербаков (1953), Шапошников (1956), Устинов (1967). Тропления могут проводиться в разном исполнении в зависимости от цели и возможностей исследователя. Например, при изучении кабарги и других копытных мы использовали несколько вариантов троплений (Зайцев, 2000). Развитие исследований структуры популяции и других особенностей жизни кабарги связано с использованием многосуточных троплений, совмещенных с визуальными наблюдениями за привыкшими к человеку в естественной среде обитания животными (Зайцев, 1975, 1982, 1991а; Зайцев, Зайцева, 1980). В этом случае ежедневно с места предшествующего окончания тропления выслеживается одна или несколько кабарожек до встречи с ними. Траектории их перемещений наносятся на планы, карты местности по ориентирам, компасу или с помощью GPS.

Более точный способ съемки траектории перемещения животных мы основывали на использовании системы ориентиров на местности, GPS, совмещенных с пошаговой съемкой по компасу векторов движения вплоть до направления отдельных шагов зверя, отмечали поедаемые кабаргой пищевые объекты и другие следы ее деятельности на схеме (Зайцев, 1991а, 2000).

При высокой плотности населения кабарог даже опытный исследователь может терять цепочку следов зверя и перейти, хотя бы временно, на след другого животного, увидеть которое удается далеко не сразу. В этом случае незаменимы наблюдения за привыкшими к человеку кабарожками. Звери, за которыми мы проводили наблюдения, подпускали к себе на 1,5–10 м, не меняя своего поведения (рис. 4, 5). Мы провели цикл наблюдений за такими зверями на постоянных площадях в Сихотэ-Алинском заповеднике в 1974–1983 гг. и продолжили их в 2004–2006 гг. Более подробно о приучении диких кабарог к близкому присутствию наблюдателя и об их поведении можно прочитать в публикациях (Зайцев, Зайцева, 1980; Зайцев, 1991а; и др.). Привыкшие животные подпускали к себе человека после долгих перерывов в наблюдениях — полгода и больше. Причина привыкания кабарги к присутствию человека заключается в естественных особенностях их поведения и реагирования на разные стимулы. Такие крупные объекты, как олень, лось, кабан или человек, в естественной среде обитания (в заповеднике) заведомо не могут представлять для них большой опасности. Использование индивидуальных признаков позволяло безошибочно определить индивидуум, так как многие из них (пятна и др.) сохраняются у кабарог всю жизнь. Размеры клыков у самцов служат признаком определения их возрастной группы. При наблюдениях новых самцов можно было сразу определить их возрастную группу до 4-летнего возраста. В дальнейшем прирост клыков замедляется.



Рис. 4. В присутствии наблюдателя привыкшие кабарожки существенно не меняли своего поведения — часами лежали, кормились. На снимке самец первого года жизни, прослеживаемый нами с 1977 по 1982 гг. Февраль, 1977 г.

Способность кабарог быстро привыкать к присутствию человека и подпускать к себе на близкое расстояние сыграла свою роль в истреблении этого вида в странах Азии. Согласно сообщению И. Идеса, китайцы выслеживали и добывали «мускусного оленя без особого труда, так как он не убегает и не защищается» (цит. по: Суворов, 2003).

Применительно к кабарге радиослежение в сравнении с троплениями обладает в основном лишь тем преимуществом, что позволяет следить за животными в бесснежное время года, когда следовые наблюдения за конкретными особями затруднительны или вообще невозможны. Однако по другим критериям (возможность непосредственно наблюдать за деятельностью зверя по следам с точной съемкой траекторий его движения) тропления, особенно совмещенные с визуальными наблюдениями, оказались незаменимы.

Кабарог издавна (с XIV–XV вв., а возможно, и раньше) содержали в вольерах, что давало много сведений об их биологии. Еще в 1471 г. в «Хождении за три моря» Афанасий Никитин упоминает о кабарожках в Индии как об «оленях кормленных», т.е. домашних (цит. по: Суворов, 2003). В научных и практических целях (для получения мускуса, для сохранения) их содержали и содержат в вольерах в Китае и других странах Востока, в России на Алтае и в других регионах (Шапошников, 1956; и др.). В 1950-е годы кабарог в неволе содержал Костин (Гептнер и др., 1961), получивший неизвестные ранее сведения по биологии вида. Много данных, особенно по биологии развития, материнскому и детскому поведению, получено в России в вольерах

в последние десятилетия (Соколов и др., 1980, 1981; Соколов, Приходько, 1989, 1998; Приходько, 2003; и др.). В вольере создаются экспериментальные группировки, наблюдения за которыми позволяют выявить адаптации и модификации структуры популяции кабарги, как правило, в условиях высокой плотности их населения (в пересчете на единицу площади), существует возможность проведения генетических экспериментов. Однако данные вольерных экспериментов, в условиях которых звери вынуждены устраивать отношения друг с другом в тесном пространстве вольера, касающиеся экологических аспектов поведения,

коммуникации между особями, социальной организации группировок кабарги, необходимо с осторожностью экстраполировать на природные группировки.

Характеристика способов учета численности

Многие особенности экологии видов могут быть выявлены на основе количественных показателей, в том числе и данных по плотности населения зверей и их общей численности в пределах какой-либо территории. Это предъявляет повышенные требования к точности полевых методик учета обилия животных и статистической оценки достоверности учета.

Определение численности кабарги обычно представляет значительную сложность. В связи с этим распространено мнение о недостаточной разработанности способов учета (Без лицензии..., 2004). Тем не менее известно несколько методов, которые включают обычно используемые способы: маршрутный учет, прогон с площадок (трансект), оклад, тропления. В конечном итоге точность в определении плотности зависит от организации полевых работ и компетентности учетчиков.

Зимний маршрутный учет (ЗМУ). Широко используемый в России способ учета по следам зимой сталкивается со значительными сложностями и в части полевых учетов (ввиду специфики распространения кабарги в горах и пролегании многих маршрутов вне основных местообитаний кабарги, например по долинам), и при расчетах плотности (P_f) по формуле Формозова—Малышева—Перелешина:

$$P_f = 1,57N/L \cdot M = 1,57J/L,$$

где 1,57 — $\pi/2$; N — число учтенных следов (суточной давности); L — длина суточного хода зверя; M — протяженность маршрута (км); J — показатель учета. Подробности определения статистических ошибок учета и информацию о других требованиях в определении статистической достоверности показателей учета можно найти в книге Челинцева (2000), математически обосновавшего правомерность использования формулы. К такому же выводу пришла и группа исследователей (Стивенс и др., 2005), сравнив результаты, полученные по формуле, с данными имитационного моделирования.

Кабарги разного пола и возрастной группы проходят за сутки существенно различающиеся расстояния, что усложняет расчет средней величины суточного хода (Зайцев, Зайцева, Назаров, 1988; Зайцев, 1991а; см. Приложение). Другая возможность ЗМУ, применяемая некоторыми исследователями, заключается в определении пересчетного коэффициента K_p . Данный коэффициент рассчитывается на основании учтенной плотности населения зверей способами оклада и прогона и количества учтенных следов:

$$K_p = N_o/P_v,$$

где N_o — число следов, учтенных на маршруте оклада, P_v — число особей, выявленных во время оклада.

Определенные для региона значения K_p в дальнейшем используются при проведении учетов по следам на маршрутах по формуле пересчета:

$$P = K_p \cdot J_z,$$

где J_z — показатель учета на единицу расстояния. Сравнивая формулы Формозова для «классического» ЗМУ и K_p (при этом $N=N_o$), получаем:

$$K_p = 1,57/L = \pi/(2L),$$

т. е., пересчетный коэффициент зависит в данном случае только от длины расстояний, проходимых зверем в течение суток. Поэтому в двух соседних местообитаниях, различающихся по соотношению половозрастных групп особей и охваченных двумя



Рис. 5. Тот же самец спустя 3 года (в 1980 г.), как и прежде, вплотную подпускает к себе. Он прищурил глаза, отдыхая после протяженного ночного обхода своих владений, пережевывает жвачку, но следит за возможным появлением хищника. Взрослые самцы кабарги нередко выбирают для отдыха менее густые леса горных склонов, чем самки и молодежь.

разными площадями учета, K_p может существенно различаться. Это не снимает проблемы, связанной с возможностью экстраполяции полученного на небольшом числе площадок учета K_p на большие территории, охваченные маршрутами ЗМУ. Однако правомерно использование коэффициента в случаях, когда необходимо определить численность зверя для сравнительно небольших территорий со схожими: а) рельефом (высота, крутизна склонов, расчлененность); б) составом и распространением растительности; в) снежным покровом и г) охотничьей нагрузкой.

В Зейском и Буреинском заповедниках K_p для учетов кабарги определялся ежегодно (Подольский, 1996; личн. сообщ.) и имел в одних и тех же местах учета мало различающиеся значения (например, 0,47; 0,48) в схожие по условиям залегания снега зимы. Точность определения пересчетного коэффициента во время оклада зависит в основном от реалистичности полевых учетов, т. е. от способа прокладки маршрутов по контуру внешних и внутренних ячеек и от учета динамической составляющей показателей учета.

Учет кабарги способами прогона. В 80-х годах прошлого века и ранее кабаргу обычно учитывали прогоном. Во время такого учета два учетчика (или больше) с шумом (свистом, разговором) или без шума шли параллельно друг другу по лесу на определенном расстоянии (например, 20 или 50 м) и считали спугнутых кабарог (визуально или по свежим следам убегающих животных). Устинов (1967) еще в то время показал, что способ «шумового» прогона дает искаженные результаты по сравнению с прогоном без шума («немой» прогон).

В 2000-х годах «шумовой» прогон, совмещенный с окладом на замкнутой полосе (прямоугольном участке), был использован для учетов кабарги группой учетчиков (Вайсман, Фоменко, 2003). Расстояние между двумя учетчиками, следующими параллельно друг другу вдоль периметра выбранного участка (около 3,3 км²: 1,1×3 км или 1,65×2 км и т. д.), достигало 100 м. Учет проводился за один день на каждом участке. Общая ширина учетной полосы — 200 м. Учеты проводились сериями по 3 учетных участка на выбранной учетной площади (1000 га) в местах обитания кабарги. Расстояние между участками учета, по методике авторов, должно быть примерно 3–5 км, для того чтобы избежать повторного учета одних и тех же особей.

Последнее условие, вероятно, выполнялось при учетах лишь частично. Так, движение по полосе шириной 200 м вдоль периметра участка не могло полностью застраховать от повторных регистраций одних и тех же особей. Кабарги нередко убегают уже с дальних расстояний по дугообразным траекториям (Зайцев, 1983, 1991а) и вполне могут вновь попасть на полосу учета

далее по курсу учетчиков. А при сильном испуге они могут и заскочить на другую сторону учетного участка, если, например, одна из сторон прямоугольника учета менее 1 км. Непонятен и способ, каким контролировалась крайняя от каждого учетчика полоса в 50 м, так как заметить кабаргу в хвойном лесу случайно удается нечасто, а обнаружить свежий след, не пересекающий траекторию хода учетчика, возможно лишь с близких расстояний. Объектами учета были прежде всего следы убегающих или уходящих с площадки животных, а не визуальные встречи. Последнее, вероятнее всего (так как среди этих объектов учета могли быть и следы давностью более суток), является причиной, по которой учетчики отмечали высокую плотность кабарог на площадках. Имел значение и выбор учетных участков в местах, типичных для кабарги с заметной ее плотностью. Учетная площадь прогона составляла на каждом участке 145–164 га, т. е. была больше или равна площади обычного прогона или оклада. Такая площадь приближается к размерам участка обитания взрослого самца или несколько меньше его, хотя ее конфигурация не соответствует форме участка ни единичной особи, ни их группировки. Вместе с тем внутри учетного прямоугольника могли полностью разместиться суточные участки нескольких самок и молодых особей или даже взрослого самца. Таким образом подобный учет лишь формально напоминал способ оклада. Принимая во внимание узость учетной полосы, одноразовость прохождения участков, полученные показатели следует отнести к категории показателей динамической плотности (Ралль, 1949), что может привести к существенным отклонениям в показателях плотности при экстраполяции на большую площадь. Недостатком, в том числе и статистического свойства, был и выбор прямоугольных площадок учета, которые, вероятно, охватывали несколько различающихся местообитаний кабарги (склоны, долины ключей и речек, разные группы типов леса и др.).

В принципе данная методика в полевом исполнении не столь значительно отличается от обычного прогона «с шумом», но содержит усложняющие и методически неоправданные элементы. На своих стационарных площадках в заповеднике, где обитало известное нам число кабарог, мы пробовали использовать данную методику. Но показатели учета даже в очень хороших местах обитания кабарги были ниже той, которую получали Вайсман и Фоменко (2003): до 25–50 особей на 10 км² в среднем на охотничьих территориях региона.

Уникальный способ учета прогоном описан Лобановым (1970). В Восточном Саяне учетчики применяли сочетание оклада с отстрелом всех встречаемых кабарог, что, однако, неприемлемо для охраняемых территорий. Кроме того, площад-

ки учета охотники, по-видимому, выбирали в местах скопления кабарог, а общая площадь прогона в каждом месте была невелика. Поэтому, пересчитав полученные результаты на 10 км^2 , учетчики получали показатели плотности до 80 особей на эту площадь, хотя в реальности на каждые конкретные 10 км^2 могло присутствовать меньшее количество кабарог.

Практически все варианты учета прогоном, на трансектах, используемых для учетов кабарги, могут содержать неточности, связанные с повторной регистрацией кабарог (если одна из них, например, многократно пересекает крайнюю линию маршрута при использовании оклада с сетью внутренних маршрутов) или погрешностью пересчета. Основная задача учетчиков — правильно выбрать маршрут прогона достаточной длины и расположить необходимое число участков учета относительно друг друга.

Способы учета окладом. Для учетов кабарги некоторые исследователи используют оклад на постоянных или временных площадках. Начало использования данного способа относится, вероятно, к глубокой древности и представляет собой традиционный способ охоты на некоторые виды зверей (волков и др.), в разной мере сочетаясь с прогоном «обложенных» площадок и маршрутным учетом. Разные модификации оклада копытных и других зверей (соболя и прочих хищных) широко применяются в охотоведении. Один из вариантов оклада, позволяющий довольно точно определить число животных, «обложенных» замкнутым маршрутом, представлен многосуточным окладом. Во время исследований на стационарных участках в Сихотэ-Алинском заповеднике мы постоянно использовали данный способ как вспомогательный при многосуточных троплениях (Зайцев, Зайцева, 1980). В этом случае общий период оклада и определения числа зверей был от 1,5 недель до 1,5–2 месяцев на разных ключевых участках. О широких возможностях использования метода в охотоведении и о его выполнении для учета многих видов писал Я. С. Русанов (1986). Суть этого способа заключается в ежедневном прохождении по сети намеченных в первый день маршрутов («затирка» следов), внешний контур которых замыкает общую площадь учета, и подсчете числа входных и выходных следов кабарги (их разницы). Таким образом, минимально в течение двух дней учета определяется количество зверей, находящихся внутри площадки. Подольский (1996), Подольский и др. (2004) с группой учетчиков в Зейском и Буреинском заповедниках и на сопредельных территориях применяли более продолжительный оклад — в течение 3 суток и более. В этом случае показатели учета (J_j — число зверей в 1 сутки) усреднялись для всего периода учета: $J_s = \sum J_j / (T-1)$, где $(T-1)$ —

общее время учета в днях минус первый день, а затем делался пересчет на 10 км^2 . Тем самым средний показатель за цикл учета отчасти нивелировал флуктуации ежедневных показателей (динамическая плотность). Учет проводился на общей площади 500–1500 га, которая имела произвольную форму (многоугольник) со сторонами, проложенными по рельефным и растительным ориентирам. Общая учетная площадь была пересечена сетью маршрутов, так что размеры каждой учетной ячейки составляли от нескольких до десятков гектаров, а расстояния между маршрутами внутренних многоугольников — от 200 м до 1 км или немного больше.

Неточности определения плотности кабарги могут возникать в пограничной полосе внешней площадки. Как и в других модификациях оклада, показатели содержат и статическую варианту (постоянное число зверей, не выходящих за внешнюю площадь), и динамическую составляющую в пограничной полосе площадки. Обычно последняя учитывается по разнице в числе входных и выходных следов на границе общей площади, т. е. имеет целочисленный размер, хотя в этом случае целесообразно ее дробное выражение.

Для более достоверного учета способом оклада следует рекомендовать прохождение маршрутами по внутренней сетке площадки в хороших местах обитания кабарги, отстоящими друг от друга не далее 400 м. При этом ячейки могут иметь протяженную длину. В этом случае почти полностью исключен недоучет самок и молодых кабарог, которые могут по несколько суток обитать на ограниченных площадях в буреломных участках леса. Схема внутренних маршрутов зависит от особенностей местообитания.

Таким образом, рассмотренные и другие способы учета прогоном и отчасти окладом (в каждом конкретном случае) могут давать завышенные или, наоборот, заниженные показатели плотности, так как учет нередко заведомо проводится в местах с достаточно высокой (заметной) плотностью кабарги (при прогоне) или площадки оклада недостаточно «притерты» к возможности полной регистрации особей. При учетах кабарги на площадях, меньших площади пересчета (10 км^2), вне зависимости от способа учета следует говорить не о реальной (статической), а о динамической плотности (Ралль, 1949). На площади этих учетов не помещается даже один участок обитания взрослого самца, достигающий 300–400 га (в этом случае при отсутствии других особей плотность равняется 1 особь на 300 или 400 га — статический показатель). Применительно к нашим случаям динамическая плотность определяется как число особей, посещающих данную площадь за определенный период времени: $P_d = N/t$. Если считаются (при окладе и прогоне) и вытрапливаются (при окладе,

совмещенном с троплениями) следы суточной давности, то данным периодом времени (t) будут одни сутки. В следующие сутки число животных на той же площадке может быть уже иным.

Определение плотности способом многосуточных троплений. На своих стационарных участках мы определяли плотность непосредственно при работе с привыкшими животными, проводя многосуточные тропления и определяя место расположения и размеры участков обитания всех особей, заселяющих площадь стационара (обычно 10–20 км² каждый год). Эти данные, относящиеся к статическим показателям плотности (P_s), показывали число особей, заселяющих всю площадь наших стационаров в период работы. Каждый период длился несколько месяцев. Динамическая составляющая плотности (P_d) появлялась в некоторых случаях, как и при окладе, в пограничных частях стационаров. Она возникала в связи с тем, что часть особей появлялась в пределах основной площади эпизодически и вытрапливалась без точного выяснения конфигурации и размеров всего участка обитания. В результате учетная площадь охватывала лишь часть их участков.

Для учета динамической составляющей использовали данные по размерам участков обитания других особей в данный период (сезон) на той же площадке. Затем по искривлению траекторий перемещений зашедших зверей определялась доля площади среднего участка особи данной половозрастной группы (половина, треть и т. д.), перекрытая площадью учета. Исходя из этого, рассчитывали динамическую составляющую плотности для каждой особи и ее среднее значение для всех «пограничных» зверей. В некоторых случаях для самцов, известных нам, но редко посещавших площадь, проводили более обстоятельные расчеты: показатель определяли, исходя из доли времени (в сутках) заходов от единицы: $J_i = n / D_i T_o$, где n — число заходов кабарги на площадку; D_i — доля площади участка особи на площадке; T_o — общий период наблюдений (сутки). Общее число кабарог (показатель учета J_{sum}) определяли как $J_{sum} = J_{stat} + J_d$, где указанные величины соответствуют показателям статической и динамической составляющих. Учет на стационарах давал эталонные показатели плотности для разработки других способов учета: а) совмещенного с троплениями оклада; б) способа учета кучек (уборных) в бесснежное время года.

Оклад с троплениями. Особенностью этого метода является то, что учетчики ежедневно обходят определенную (произвольную) площадь и вытрапливают все встреченные следы до спугивания кабарог. В сравнении с окладом этот способ во многих случаях более точен, так как прослеживаются все встреченные при обходе площадок особи.

Оклад с троплениями, но в другом выполнении применяли также и другие исследователи, например Р. Ж. Байдавлетов (1977), который обходил ежедневно значительные площади последовательно и тропил встреченные свежие следы кабарги. Общая площадь за цикл учетов, охватываемая маршрутами оклада и троплениями, достигала 6 тыс. га.

Метод учета по экскрементам. Этот метод разрабатывался на стационарных площадках, где, по данным зимне-весенних учетов, жило определенное число кабарог. Он основан на статистическом соотношении обилия кабарги и накопления на подстилающих поверхностях кучек экскрементов (в уборных). Показатели учета характеризуют плотность, усредненную в течение всего периода накопления экскрементов (с конца осени до следующего лета). Описание метода приведено в Приложении и ранее опубликованном руководстве (Зайцев и др., 1988).

Некоторые авторы (Дарман, 1994; цит. по Подольский и др., 2004) при учете копытных, в том числе и кабарги, по экскрементам использовали постоянный коэффициент пересчета (K_d). Способ, предложенный нами, учитывает нелинейность в соотношении плотности и количестве уборных, возникающую в связи со сосредоточением кучек экскрементов в уборных по мере увеличения плотности в разных местообитаниях.

В публикациях Соколова и Приходько (1979а; и с другими соавторами) упоминался используемый этими авторами способ учета численности по количеству группировок и участков обитания особей, величина и расположение которых определялись по наличию особей «периметральных» троп, проложенных самцами, в том числе и в бесснежное время года. Затем было отмечено (Приходько, 2003), что периметральные тропы кабарги прокладывают в Забайкалье, где в их питании заметную роль играют наземные лишайники. Конкретных сведений о протяженности троп по периметру участков кабарог (в том числе и летом) не приводится. Данные способы могут указать лишь на предполагаемое, а не на учтенное количество животных. В связи с меняющейся промысловой нагрузкой и в разных регионах определение достоверного показателя среднего числа особей в группировке требует большого объема предварительных исследований. Сам метод может использоваться в качестве рекогносцировочного предварительного способа определения обилия кабарги.

В таежных лесах, где встретить кабаргу удается нечасто, определить принадлежность той или иной периметральной тропы конкретной особи без протяженных троплений или специальных визуальных наблюдений нереально, тем более в бесснежное время года. В этих случаях можно лишь предполагать, что в пределах оконтуренной каки-

ми-то тропами площади обитает некоторое количество кабарог. В Сихотэ-Алине траектории повторных патрулирований самцов совпадают лишь на коротких отрезках. Для кабарги вообще не характерно прокладывать явно выраженные протяженные тропы «вокруг» центра своего участка, если не считать таковым одиночный проход зверя. В лучшем случае при встречах летом привыкших кабарог нам удавалось определить, что кабарга не покинула данное место и обитает в своем прежнем центре активности, а по различиям в местах встреч следов (эксcrementов, меток и др.) выявить смещения динамической плотности. Но большей частью эти смещения относились не к конкретным особям, а к группировке кабарог.

Экстраполяция данных учета на площадь местообитания. Второй этап определения численности кабарги, населяющей какую-либо большую территорию, состоит в экстраполяции полученных данных учета на всю эту территорию. В охотничьих хозяйствах, особенно при использовании разных модификаций учета окладом или прогоном, площадь, на которую проводится экстраполяция, обычно многократно превышает размеры площадок учета, что снижает ее точность. Способы экстраполяции могут иметь различия в зависимости от целей учета, объема данных и структуры территории, на которую проводится экстраполяция. Описания некоторых из них, применяемых в охотничьих исследованиях, приведены, например, в публикациях Кузякина (1972 и др.), в других методических пособиях.

Для проведения экстраполяции необходимо иметь сведения о структуре территории, на которую распространяется экстраполяция (по картам лесоустройства, аэро- или космическим снимкам). Один из простейших и широко распространенных способов заключается в определении величины площади разных местообитаний, например площади елово-пихтовых лесов, кедровников и сосняков разных групп типов леса. Учеты проводятся в каждой выделенной группе местообитаний: группе типов леса, в хвойных массивах в целом и в лиственных лесах, возможно, на равнинных и горных участках. Объем учетных работ во вторичных лесах, на обширных гарях, зарастающих хвойным лесом возраста до 50–70 лет, может быть небольшим, поскольку кабарга в этих местообитаниях отсутствует или имеет плотность гораздо меньше 1 особи на 10 км². В дальнейшем определяют общую численность кабарги в каждой группе местообитаний, несмотря на то что реально полученные на площадках (при некоторых модификациях учета) показатели будут во многих случаях относиться к характеристике динамической плотности. Необходимо учитывать и площадь, не заселенную кабаргой. Существуют требования статистического порядка для определения необ-

ходимых для достоверной экстраполяции площадей учета и числа площадок (пробит анализ; Челинцев, 2000; и др.), компьютерные программы для составления схем и карт распределения численности.

При учете численности кабарги на больших территориях целесообразно совмещать несколько способов, например учет троплениями и окладом — для получения точных показателей плотности и определения средних показателей по группам типов леса или другим выделам, метод учета по эксcrementам — для рекогносцировочных учетов размещения кабарги на больших площадях или метод ЗМУ для той же цели. Данные учетов могут быть дополнены опросными и другими сведениями о размещении кабарги и ее численности, интенсивности добычи. Именно такой подход применялся нами во время сбора материалов для данной книги.

Местообитания кабарги и среда обитания

Уже в далекие времена охотникам Сибири и Дальнего Востока было известно, что кабарга предпочитает заселять горные хвойные леса. Основные ее местообитания в пределах всего ареала расположены в темнохвойной тайге (рис. 6), сложенной елями, пихтами нескольких видов, кедром (сибирской и корейской кедровыми соснами), обыкновенной сосной и лиственницами с участием других видов деревьев. Шапошниковым (1956) кабарга была отнесена к характерным животным горно-таежного фаунистического комплекса, Матюшкиным (1974, 2005) — к представителю фауны центрально- и восточноазиатских горно-таежных видов. В реальных условиях кабарга, как единственный представитель этой фауны, сопутствует видам древнетаежной фауны, к которой принадлежат соболь (*Martes zibellina*), бурундук (*Tamias sibiricus*), обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*), летяга (*Pteromys volans*), красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus*) и несколько видов землероек (*Sorex*).

1. Распространение кабарги в связи с формами рельефа и высотами. Одним из наиболее характерных признаков лучших местообитаний кабарги во многих регионах Сибири, на Алтае и в Саянах считаются участки выхода крутых скальных обнажений (Шапошников, 1956; Дулькейт, Козлов, 1958; Егоров, 1965; Зырянов, 1975; Соколов, 1979; Устинов, 1961, 1978; Байдавлетов, 1984; Приходько, 2003; и др.), которые получили название «отстоев». На них копытные звери, в том числе кабарга, спасаются от хищников, охотничь-

их собак, подолгу выстаивая на краях утесов. В Северо-Восточном Алтае местообитания кабарги приурочены к горным склонам преимущественно северной экспозиции с многочисленными выходами скал (Шапошников, 1956). Характерно использование скал в разреженных лесах, в лиственничниках, сосняках, особенно в Забайкалье, Якутии и других регионах Сибири (Устинов, 1961; Егоров, 1965). Имеют значение меньшая высота снега на скалах и наличие убежищ, где кабарга лежит во время длительного дневного отдыха (Шапошников, 1956).

На большей части северной половины общего ареала высокие плотности населения кабарги приурочены к местам с небольшим количеством скал. Подобные места характерны, например, для Баргузинского хребта, на некоторых участках которого кабарга заселяет склоны крутизной до $45\text{--}60^\circ$ (Устинов, 1961). Не наблюдается связи распределения кабарги с выходами скальных обнажений в Сихотэ-Алине (Матюшкин, 1974; Бромлей, Кучеренко, 1983; Зайцев, 1991а), в бассейнах рек Зеи и Буреи (Подольский и др., 2006а, б; персональное сообщение; рис. 7). Лучшие местообитания кабарги на Алтае — сильно расчлененные горные участки темнохвойной тайги с буреломом,

не обязательно с большим количеством скал (Приходько, 2003). В Сихотэ-Алине и в части других регионов Дальнего Востока наибольшие плотности кабарги приурочены к местам с небольшим количеством скал или вообще без них (Зайцев, 1991а), нередко мало связаны с крутыми формами рельефа (рис. 6, 7). Но в некоторых местах, особенно на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, отмечена связь распространения кабарги с крутыми склонами, поросшими елово-пихтовым или кедровым лесом. Например, на стационаре «Перевальный», примыкающем к этому хребту, распределение кабарги зависело от небольшой глубины снега зимой 2005 г. на крутых северных склонах (35–40 см и менее) в сравнении с более пологими с южными (40–60 см). Во время сильных ветров, дующих после снегопадов, кабарги перемещались на южные склоны вблизи гребня водораздела, где скапливалось большое количество лишайникового опада. Кроме того, на южных склонах обитала большая группа кабанов, мест локализации которой кабарги явно избегали. В 2004 г. на «Перевальном» кабарга обитала зимой в основном на южных склонах в верхней и средней их частях в кедровниках северного типа. Рыхлый



Рис. 6. На Дальнем Востоке России и в Сибири кабарга распространена с высокой плотностью в обширных сохранившихся хвойных и смешанных лесах от пойм рек до субальпийских лугов, где скал-отстоев немного. Урочище Солонцовое (Шандуй) в Сихотэ-Алине до пожара 1978 г.

снег на северных и южных склонах не затруднял поиск пищи. В течение трех зим подряд кабарги в этом месте редко спускались в долину ключа. Использование склонов разной крутизны, таким образом, зависит от комплекса факторов.

Вблизи выходов скальных обнажений — даже небольших глыб камня — мы встречали отдыхающих днем кабарог. Во многих случаях подобный выбор мест отдыха был связан с комфортной мотивацией, позволяя животным греться в лучах зимнего и весеннего солнца. В Сихотэ-Алине кабарга более часто использует скалы-отстои во вторичных лесах, особенно на крутых скалах морского побережья, спасаясь от охотничьих собак и волков.

В разных географических регионах кабарга заселяет разные высоты гор и горные пояса в зависимости от вертикального распространения растительности и других значимых факторов и условий. В общем случае в южной части своего ареала кабарга распространена выше в горах, чем на севере. В горной системе Гималаев, в Тибете она чаще заселяет леса и другие местообитания в поясе от 3000 до 3500 м над у. м. (Матюшкин, 1974; Mani, 1974; Green, 1985). В горах Северного Вьетнама кабарга Березовского (*M. berezovskii*) придерживива-

ется высот 1000–1500 м над у. м., где обитает на крутых склонах с выходом скал (Кузнецов, 2006). В Монголии в Прикосоголье и Кэнтее она распространена до высот 1300–3000 м (Банников, 1954; Швецов и др., 1980), на Хангае — до 1800–2400 м (Банников, 1954), в Казахстане — до 1400 м (Байдавлетов, 1984), на Алтае — до 1800–2000 м, с наибольшей численностью заселяя среднегорье (Шапошников, 1956; Соколов, Приходько, Собанский, 1988), на о-ве Сахалин в основном в поясе 300–600 м над у. м. (Приходько, 2001). На Сихотэ-Алине основной пояс присутствия кабарги круглый год расположен на высотах до 650–750 м над у. м. в зоне пихтово-еловой тайги (Матюшкин, 1974; Зайцев, 1991а). Плотные ее группировки заселяют и нижнегорные, долинные участки. В бесснежное время года кабарга поднимается и выше. На севере ареала, например в Якутии, для нее более свойственны «ленточные» придолинные леса. Горные лиственничники, менее подходящие для нее, кабарга использует реже, особенно зимой (Егоров, 1965).

2. Распределение кабарги и растительности. Характерный признак местообитаний с потенциально высокой плотностью кабарги поч-



Рис. 7. Места обитания кабарги в Зейском заповеднике приурочены к фрагментам ельников и лиственничников, восстанавливающихся после пожаров вторичных лесов вплоть до пояса кедрового стланика. Скалы здесь немногочисленны. Плотность кабарги невелика. Фото С. А. Подольского.



Рис. 8. Сложный кедровник западного макросклона Сихотэ-Алиня с елью, березой в 1-м и пихтой во 2-м ярусе и в подросте. Разные типы леса распространены с высоким показателем мозаичности. Важный фактор — «заполненность» средних и нижних ярусов леса. На охраняемых территориях плотность населения кабарги в таких местах достигает 30 особей на 10 км².

ти повсеместно в России — высокая сомкнутость крон верхнего и (или) среднего древесного ярусов и значительная «захламленность» нижних ярусов леса валежником, нередко с развитым хвойным подростом, особенно пихты и ели (рис. 6, 8, 10). В этой среде обильно произрастают древесные эпифитные лишайники, особенно рода *Usnea*. На Баргузинском хребте кабарга заселяет участки, разбросанные кольцом вокруг хребта. Она распространена по подножиям отрогов хребта на западном склоне, поднимаясь выше на восточном и северном склонах (Устинов, 1961). На этих участках обычно произрастает спелая темнохвойная тайга, чередующаяся с лентами или полосами сосняков, лиственнично-сосновых и лиственнично-кедровых лесов у подножий склонов или у вершин и подножий, а местами и в центральной части склонов.

В разных частях ареала кабарга обитает, нередко с высокой плотностью, и в горных светлых хвойных лесах — лиственничниках багульниковых, рододендроновых и других (рис. 9, 11), особенно если рядом имеются участки темнохвойного леса, например вдоль русел ручьев и в малых распадках. Плотность

ее населения в таком лесном комплексе нередко выше, чем в пределах одноярусных по структуре древостоев лесах. Почти обязательное условие для местобитаний кабарги — выход темнохвойных пород в первый ярус, а в лиственничниках и других осветленных древостоях — во второй ярус или в высокий подрост. Полнота темнохвойного древостоя верхних ярусов леса в местобитаниях с заметной и высокой плотностью зверей может изменяться от 0,3–0,4 до почти 1, исключая сравнительно небольшие по площади фрагменты лиственничника или другого леса.

С небольшим обилием кабарга заселяет средне- и старовозрастные лиственные леса, в том числе и дубняки Приморья и других регионов Дальнего Востока, в которых произрастают также березы (ребристая и др.),

кедр, пихта, рододендроны, леспедеца. На севере этих регионов кабарга встречается в лиственничных лесах, как правило, с участием (хотя бы мозаичными вкраплениями) других хвойных пород (сосны, кедр, в горах — кедрового стланика), в том числе и их подростка. Южнее схожая группа типов лесов представляет в основном переход-



Рис. 9. Лиственничник рододендрово-багульниковый на склонах северной экспозиции правого берега р. Таежной, чередующийся с кедровым и пихтовым лесом. Подобное сочетание создает среду, в которой кабарга может иметь статическую плотность населения 20–30 особей на 10 км².

ную стадию при возобновлении коренной хвойной растительности (Колесников, 1938; и др.). Их сукцессия после катастрофической смены (пожара, рубок) затянулась на многие десятилетия.

Являясь типичным лесным зверем, сибирская кабарга вместе с тем появляется и в других местообитаниях. На юге Сибири она встречается в горных кустарниках у степных участков в местах выхода скал на поверхность, заселяет светлые лиственничные леса (Соколов, 1979). Вне высокоствольного хвойного леса кабарга чаще встречается в бесснежное время года. В южной части ареала кабарга также обычно заселяет хвойные горные леса. Однако спектр ее местообитаний на больших территориях довольно разнообразен: заросли карликового можжевельника, смородины, кустарниковой березы в Пакистане (Roberts, 1977); субальпийские леса и субальпийские луга вместе с хвойными, дубовыми и другими листопадными лесами, с вечнозелеными лесами и кустарниками на западе Гималаев (Gaston et al., 1983); рододендроновые леса верхних поясов гор. Кабарга Бутана встречается в зарослях бамбука,



Рис. 10. Пихтовый лес — характерное местообитание кабарги в бассейне р. Буреи. Ее плотность достигает в подобных местах 6–10 особей на 10 км². Фото С. А. Подольского.



Рис. 11. В бассейне р. Буреи и на соседних территориях кабарга распространена с невысокой плотностью в оставшихся или выросших после пожаров начала XX в. фрагментарных ельниках и пихтовниках среди лиственничных лесов. Схожие места обитания распространены на больших пространствах Восточной Сибири и Дальнего Востока. Фото С. А. Подольского.

предпочитая леса крутых склонов с выходами скал (Green, 1986). В Северном Вьетнаме кабарга Березовского населяет кустарники и разреженные леса на крутых склонах (Кузнецов, 2006).

Особый случай представляет распространение двух подвидов (по классификации Bartz (1935), а по некоторым системам классификации в настоящее время — двух видов) кабарги в Гималаях. Этот автор отметил симпатричное распространение двух форм кабарги в Гималаях и Тибете. Одна из них — *M. chrysogaster* Гималаев и Центрального Китая (Лю Чжисяо, Шэн Хэлинь, 2002) — нередка в верхнем лесном поясе гор с рододендроновыми и другими лесами, кустарниками в альпийской зоне. *M. leucogaster*, *M. m. sifanicus*, распространены в лесном поясе гор ниже. Для местообитаний кабарог Китая и Монголии наиболее характерны сложные леса из кедра и дуба, пихт и елей.

Увлажненность, свойственная основной части лесов в местообитаниях кабарги, многочисленность ослабленных и усыхающих древостоев создают благоприятные условия для произрастания древесных эпифитных лишайников — одного из основных компонентов пищи кабарги в северной и центральной частях ареала. Комфортные условия для кабарог создает чередование участков бурелома, валежника и густого подроста, имеющих защитное значение, с более разреженными участками леса на склонах, прогреваемыми зимой солнцем.

3. Сезонные смещения в распределении кабарги. Расширение местообитаний кабарги летом наблюдал Устинов (1961) в Забайкалье. Например, по р. Шенгнанды летом кабарга

встречалась до высот 1100 м над у. м. в поясе кедрового стланика и других высокогорных сообществ древесной растительности, но зимой — гораздо ниже, в хвойных лесах. На приморских склонах Баргузинского хребта в бесснежное время года кабарга распространена в некоторых местах на удалении 10 км от устьев рек, но зимой встречи ее следов приурочены преимущественно к лесам по среднему течению рек, впадающих в оз. Байкал.

В бесснежное время года на Сихотэ-Алине кабарга появляется в зарослях кедрового стланика и каменноберезняках высокогорья, на субальпийских лугах, чередующихся с небольшими участками елово-пихтового или елового леса. Судя по количеству встреч экскрементов, динамическая плотность в мозаике ельников достигает 16–27 особей на 10 км². Большинство экскрементов было оставлено самцами. Заходит кабарга и в густые кустарники и молодую поросль на гарях по соседству с тайгой. Зимой эти местообитания она не заселяет.

Сезонные вертикальные смещения кабарги характерны для Сихотэ-Алиня, что мы выяснили по распределению кучек экскрементов на маршрутах (18 км — в урочище Солонцовое, 8 км — на стационаре по р. Серебрянке и др.) в местах со значительным различием высот. Каждая кучка или уборная кабарги была отмечена металлическим номерком. При первом прохождении маршрута в каждой уборной подсчитывали число кучек кабарги. Учет свежих кучек проводили в течение недели каждый месяц. Для выявления смещений динамической плотности между верхними и нижними зонами стационаров был использован индекс: $i=100j/(j+g)$, где j — относительная доля свежих кучек экскрементов от общего числа уборных на отрезке маршрута, g — то же на другом отрезке (Зайцев, 1976). Индекс выражался в процентах от числа кучек в двух или трех зонах: $(j+g+n)$. С июня по август обычно наблюдалось повышение индекса на «нижних» маршрутах и уменьшение на «верхних», что было связано с перемещением кабарог вниз по склонам (рис. 12). В некоторых случаях наблюдалась дополнительная волна перемещений в засушливый период начала осени (сентябрь—октябрь). Однако имели место и встречные волны, когда кабарги реже посещали широкие доли-

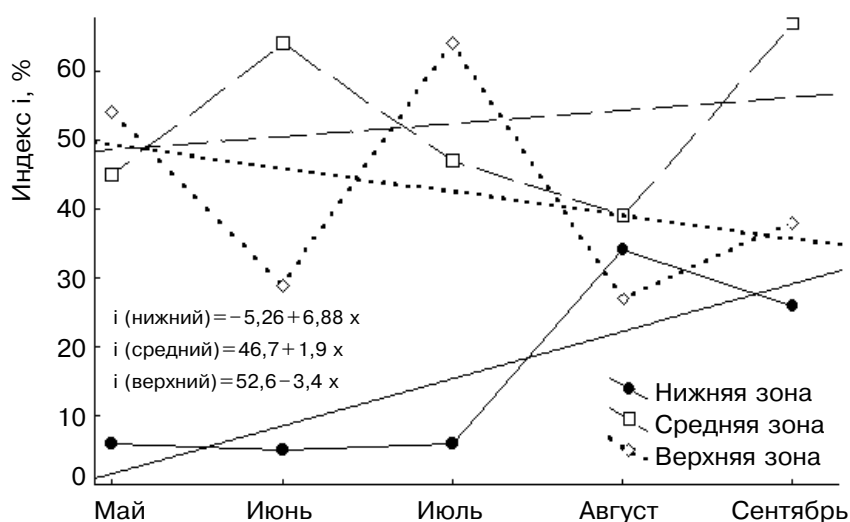


Рис. 12. Индексы учета экскрементов кабарги (i) и тренды, характеризующие сезонные вертикальные смещения ее динамической плотности в урочище Солонцовое (Шандуй) в засушливое лето 1976 г. (i для нижней зоны определялся по отношению ко всем маршрутам). С мая по сентябрь частота посещений верхней зоны (в сложных ельниках) уменьшалась, но в средней и нижней возрастала. В июле верховья небольших ручьев не пересохли, что сказалось на увеличении индекса i в верхней зоне. С июня по август уменьшение i в средней зоне и увеличение в нижней связано со смещением кабарог в нижнюю зону. В сентябре наблюдалось их перемещение вверх.

ны ключей в июле, перемещаясь в среднюю или верхнюю зоны, где сохранялось много небольших горных ручейков.

В течение весны, лета и осени может наблюдаться несколько волн смещений в зависимости от влажности сезона и других факторов. В бесснежное время года, в сравнении с зимним периодом, кабарги спускаются по склонам на сотни метров по вертикали, более часто посещают леса долин с хвойными деревьями, с травостоем вблизи ключей, заходят в вышележащие горные леса. Особенно часто кабарги выходят за пределы своих обычных мест обитания в период гона (ноябрь—декабрь), реже — после стаивания снега в апреле—мае. В ноябре—декабре ни широкие долины горных ключей, ни вторичные леса по соседству с хвойными не препятствуют перемещениям кабарог, особенно взрослых самцов. Во вторую половину зимы даже неширокие долины горных ручьев, заросших смешанным или лиственным лесом, кабарги переходят нечасто — только с целью патрулирования соседних склонов или при расселении. Явных смен местообитаний от зимы к лету у кабарог не происходит.

4. Влияние снежного покрова на распределение кабарги. В северной части своего ареала наибольшая численность кабарги отмечается в сравнительно малоснежных регионах, в которых высокий снеговой покров (до 50 см и выше) образуется в основном в конце зимы. На зависи-

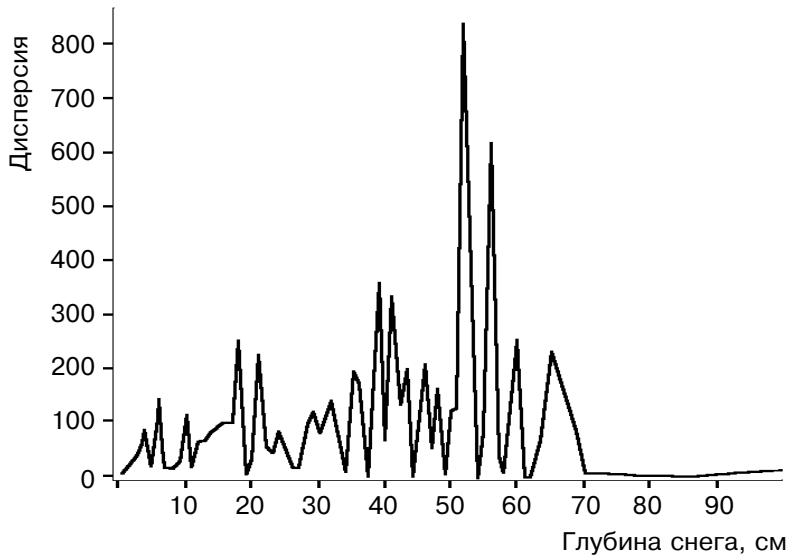


Рис. 13. Флуктуации дисперсии показателей учета свежих следов кабарги на 200-метровых отрезках маршрута ($n=3406$) в зависимости от глубины снега в Сихотэ-Алинском заповеднике.

мость обилия кабарги от глубины и других показателей состояния снежного покрова указывают наблюдения Устинова (1971) в Восточной Сибири. Зависимость распределения плотности кабарог от высоты снега была выявлена в Красноярском крае (Зырянов, 1975) и в некоторых других частях ареала. В заповеднике Столбы, например, при высоте снега 55–60 см учитывалось до 44 особей на 10 км^2 , при 50–70 см — 15 особей (возможно, это динамические показатели). В Сихотэ-Алине наибольшее влияние на ее распределение оказывает хвойная растительность ($p < 0,05$). В пределах заселенных кабаргой местообитаний соотношения между показателями динамической плотности (числа следов разной давности с даты последнего снегопада) и глубиной снега нередко имели небольшие положительные значения. Коэффициент Спирмена для всех мест учета на площадях при обычных пределах высоты снега в Сихотэ-Алине (до 35–45 см и несколько реже 50–60 см) равнялся: $r_s = +0,172$; $p < 0,04$). Однако маршрутный учет в более широком наборе местообитаний выявил небольшие отрицательные значения коэффициента: $r_s = -0,0754$; $p < 0,01$.

Распределение кабарги в целом не слишком зависело от глубины снега в указанных пределах. Наиболее постоянно кабарга использует зону в кедровниках и в нижней части пояса пихтово-еловых лесов с глубиной снега от 13–15 до 40–45 см.

С увеличением глубины снега возрастали дисперсии и амплитуды их флуктуаций (рис. 13). Они имели наибольший

разброс при глубине снега 38–60 см. В глубокоснежных местообитаниях сплошных хвойных массивов увеличивалась неравномерность распределения кабарги. В верхней части склонов гор (свыше 625–750 м над у. м.), где снег был особенно глубоким, кабарга почти не появлялась, особенно во вторую половину зимы. Зависимость ее распределения от глубины и других показателей снежного покрова (уплотнения, надувы) имеет широкие «нормы» и во многом определяется комплексом других факторов: обилием пищи, защитными и комфортными условиями. Поэтому в более многоснежных елово-пихтовых лесах (с включением кедр, лиственницы) нижней части их высотного пояса в горах, в кедровниках северного типа плотность кабарги нередко больше, чем в нижележащих лесах. В верхней части пояса елово-пихтовых лесов, засыпанных зимой глубоким снегом, кабарга почти не появляется.

Низкорослая (высота в холке до 63–70 см), но легкая кабарга с успехом переносит многоснежные периоды при условии достаточного количества пищи. Звери натаптывают тропы, каждый раз скусывая лишь часть нитей лишайников. Уплотнение снега в течение зимы повышает верхний предел доступности пищи (Устинов, 1967). В Сихотэ-Алине в местообитаниях с высокой плотностью кабарги к середине и во второй половине зимы при редких снегопадах образуется густая сеть ее переходов. Однако при высоте сне-



Рис. 14. В рыхлом глубоком снегу горного пихтового леса кабарга очень редко «чертит» брюхом, свободно передвигаясь прыжками. Подходя к вершине горы по крутому склону, она внимательно следит за возможным появлением хищника.



Рис. 15. В марте и апреле кабарги в поисках пищи уделяют много времени обследованию появившихся в хвойном лесу проталин. На снимке самец собирает корм на обширных проталинах южного склона в кедровнике.

га 50–90 см кабарга, которая редко «чертит снег брюхом» (рис. 14), во время сбора пищи нередко предпочитает перемещаться по снежной целине. Но выпадение глубокого снега (обычно во второй половине зимы и в марте) способствует заметному сужению ее распространения в горах, звери часто сокращают размеры своих участков обитания и площадь, заселенную группировкой (Зайцев, 1991а, 2006г). Последнее хорошо заметно у высоких хребтов. Например, в 1979 г. на стационаре «Водораздельный» у хребта Сихотэ-Алинь в феврале и первой половине марта кабарги почти не появлялись на склонах северной экспозиции, где произрастали лиственничники. Глубина снега в них достигала 60–100 см. Участки обитания многих животных почти полностью были расположены на южных склонах в буреломных ельниках с глубиной снежного покрова 50–70 см. В многоснежные зимы концентрацию зверей в благоприятных местах наблюдали и в Зейском заповеднике (Подольский и др., 2006б).

В Сихотэ-Алине с таянием снега кабарга вновь появляется в верхней елово-пихтовой тайге, много времени проводит на проталинах (рис. 15). Участки обитания самцов, используемые ими в течение года, нередко располагаются в двух поясах горной растительности.

5. Значение разнообразия мест и условий обитания. Для кабарог, использующих из года в год одни и те же небольшие участки леса, особое значение имеет разнообразие, мозаика, жизненных условий, сопутствующая сложному гор-

ному рельефу, для которого характерны разная высота гор, перепады высот, склоны разной крутизны, чередования депрессий и возвышенностей, склоны разной экспозиции с произрастающими на них разными типами лесов. Для кабарги не характерно обитание в экотонах между лесом и открытым пространством, но важна «внутренняя» мозаика распределения растительности в сплошных хвойных лесах большой площади. Весь «набор» местообитаний кабарги используют в зависимости от сезона года и стадии жизненного цикла, обилия пищи, гнуса, количества атмосферных осадков, температуры воздуха (Зайцев, 1991а; Приходько, 2003; и др.).

Для мест обитания кабарги характерны леса большой общей площади. В периоды массового вылета мошки и мокреца в Сихотэ-Алине кабарги нередко встречались на лежках в дневное время в обильном травостое у горных ручейков или на обдуваемых ветром гребнях водоразделов. С июня по август звери часто укладываются на влажной почве в истоках горных ручейков на склонах. В июле—августе 1974 г. мы наблюдали, как по мере пересыхания такого ручейка кабарга устраивалась на лежку все ниже и ниже по склону — вслед за отступающей водой. Самцы летом обычно маркируют экскретом хвостовой железы место у небольшого водоема, куда на водопой приходят кабарожки из окружающих местообитаний. Летнее распределение кабарги в целом выявляет связь с расположением ручьев и лесных речек, возле которых в траве или у выворотней и коряг, часто в распадках звери устраиваются на отдых. Отсутствие кабарги в ельниках ложбин рядом с горной тундрой у некоторых вершин Сихотэ-Алиня высотой 1 тыс. и больше метров над у. м. (например, на г. Глухоманке) связано, вероятно, с удаленным расположением истоков горных ключей.

Проводя маршрутные исследования и наблюдая за привыкшими животными, во многих случаях мы отмечали наибольшее число встреч вблизи гребней высоких водоразделов (до 750 м над у. м.) или вблизи днищ глубоких распадков, у подножий склонов или в широкой долине. Во всех этих местах произрастают разные типы леса или формации лесной растительности.

Прилегающие к водоразделу или распадку склоны и долина попеременно прогреваются лучами солнца и обдуваются ветром. В зависимости от конкретной ситуации кабарги переходили с одного склона на другой, самки и молодые концентрировались или на склонах разной экспозиции, или в долине. Сильные ветры — то с одного румба, то с противоположного — создавали во всех этих местах значительный «запас» пищи, опадаемой с деревьев.

Питание, пищедобывательное поведение

Биоценоотические связи с пищевыми растениями представляют необходимое условие для распространения вида в комплексе местообитаний, от них зависит плотность населения животных. По обилию растений, составляющих основу питания того или иного вида, определяется потенциальная емкость среды обитания.

1. Ассортимент пищи и соотношение основных ее компонентов. Своеобразная особенность биологии кабарги заключается в ее рационе, что издавна было известно охотникам Сибири и Дальнего Востока, по выражению которых, кабарга питается «древесными мхами». В 1773 г. П. Паллас писал, что кабарга поедает мхи и болотные травы. В прошлом веке стало известно, что один из основных компонентов питания кабарог — древесные лишайники (Щербаков, 1953; Шапошников, 1956; Устинов, 1967; и др.), которые охотники и натуралисты ранее называли «мхами». В разных частях ареала, особенно в Сибири и на Дальнем Востоке, в составе пищи кабарог весь год в значительных количествах присутствуют эпифиты и эпифитореликванты (растущие на мертвом органическом субстрате) — представители сем. *Parmeliaceae*. В семейство входят несколько родов древесных «нитчатых» и кустистых эпифитов: *Usnea*, *Ramalina*, *Evernia*,

распространенных в местообитаниях кабарги. В Сихотэ-Алине кабарги наиболее часто поедают несколько видов *Usnea*, а также *Ramalina*, *Bryoria* (определение И.Ф. Скириной). Гораздо реже кабарги поедают листоватые лишайники родов *Hypogymnia*, *Cetraria*, *Menegazzia* и др.

Лишайники рода *Usnea* (виды *U. longissima*, *U. diffracta* и др.) произрастают на деревьях нередко в виде длинных «бород», свешивающихся со стволов и ветвей (рис. 16). В Северо-Восточном Алтае Шапошников (1956) определил количество произрастающего на деревьях лишайника в 100–120 кг на 1 га (вероятно, оценочные данные). В Сихотэ-Алине с одной усохшей ели второго древесного яруса мы собрали до 3,5 кг этих лишайников. В рационе кабарог Сибири, Дальнего Востока все эти эпифиты и эпифитореликванты составляют около 60–80% объема от всей съедаемой пищи (Устинов, 1969; Банников и др., 1978; Зайцев, 1981, 1991а; Приходько, 1992; и др.).

На Дальнем Востоке основу питания кабарги составляют эпифитные и эпифитореликвантные лишайники (в среднем 60–65%), листья деревьев и кустарников (рододендрона, дуба, берез, кленов, шиповника, спиреи, леспедецы и др.), хвоя пихты, тиса и травянистые растения. Все вместе эти компоненты могут составлять зимой свыше 90% от всех поедей, учтенных во время визуальных наблюдений и троплений. Однако в желудках кабарог, добытых охотниками и хищниками в хвойных лесах, количество лишайника по объему составило в среднем всего 43,5% (от 12,3 до 90,7%) (Зайцев, 1981, 1991а). Если же исключить крайние нижние пределы этого количества (эти желудки были доставлены нам спустя длительное время после добычи), то среднее количество содержания лишайников составило около 60%. Устинов (1978) отмечал иногда значительное содержание в рационе кабарог шляпочных грибов. В Сихотэ-Алине зимой кабарги нередко поедают большие порции плодовых тел древесных грибов, откусывая их по кусочку и медленно пережевывая. Однако гораздо чаще они поедают микоризу вместе с частицами гниющей древесины.

Среди предпочитаемых кабаргой растений — хвоя и концевые побеги тиса (*Taxus cuspi-*



Рис. 16. Лишайник *Usnea* на засохшей пихте, Сихотэ-Алинь. Фото Е. А. Суворова.

data), о чем писал еще Салмин (1972). Летом доля лишайников уменьшается. Например, у кабарги Якутии она составляет всего около 20% (Егоров, 1965), в Сихотэ-Алине — 28–41% (но в поедях больше). Вместе с тем потребление листьев деревьев и кустарников (спиреи, леспедецы, дуба, берез, шиповников нескольких видов, черемух, рябин и др.) летом больше, чем зимой.

Состав пищи кабарги варьирует в зависимости от обилия тех или иных растений в разных местообитаниях. Но в целом по соотношению разных компонентов пищи у северной группы подвидов и в разных географических регионах он изменяется не столь существенно (табл. 1). По данным Собанского (1992), основанным на анализе содержимого желудков, количество поедаемого кабаргой лишайника на Алтае обычно меньше цифры, указанной Приходько (см. табл. 1).

Для ассортимента пищи подвидов кабарги в северной части ареала характерны прежде всего древесные «нитчатые» кустистые лишайники, в некоторых местах — наземные родов *Cetraria*, *Cladonia*, *Cladina* и др. Всего в рационе кабарги Сибири и Дальнего Востока присутствует до 150 видов растений, но большинство этих видов являются добавками к основным его компонентам. Например, из 46 видов растений, поедаемых кабаргой на Алтае (Шапошников, 1956), не более 10 видов входят в постоянный состав ее рациона. В Сихотэ-Алине среди предпочитаемых зимой растений — около 10 видов лишайников и свыше 20 видов растений, многие из которых имеют зимой малое обилие (Зайцев, 1991а, с добавлениями). Спектр питания кабарги в неволе может быть существенно шире.

Значительные различия отмечаются в рационах южных и северных подвидов кабарги. Основу рациона китайской кабарги составляют листья кустарников и травы (Zheng, Pi, 1979). В пище альпийской кабарги (*M. chrysogaster*; по: Лю Чжисяо, Шэн Хэлинь, 2002) много листьев розоцветных (Rosaceae) и некоторых других растений, в рационе присутствуют желуди, грибы и опад хвои ели. В сообщениях этих авторов лишайники не фигурируют в качестве заметных компонентов пищи, составляя, вероятно, лишь незначительную долю рациона. Большое количество лишайника отмечено Грином (Green, 1987) в питании кабарги в Индии — их доля в весеннее время доходит до 36–37%. Вместе с тем питание только лишайниками не характерно и для обыкновенной кабарги. Прослеживаемые нами особи дальневосточной кабарги нередко проходили мимо длинных нитей *Usnea* на снегу, но поедали сухие листья дуба, березы. Эти грубые компоненты уменьшают коэффициент перевариваемости пищи в марте до 55–60% (Зайцев, 1991а), но, вероятно, они необходимы. Пороговое значение этого коэффициента (по данным вольерного содержания) у сибирской кабарги составило от 64,6 до 79,8% (Холодова, 1989; Sheng, 1992). По данным Холодовой (1989), у кабарги, как и у других копытных, не выявлено ни компенсаторного повышения уровня потребления пищи при ухудшении его качества, ни снижения потребления при повышении энергетической значимости корма. Не было отмечено и существенных различий в количестве поедаемой кабаргами пищи во время исследований в природе (Зайцев, 1991а).

Таблица 1

Соотношение основных объектов пищи в рационе кабарги из разных географических регионов

Регион, источник данных	Группы пищевых объектов, %			
	Лишайники (всех видов)	Хвоя пихты, тиса, редко ели	Листья и мелкие побеги деревьев и кустарников	Ветошь, древесная труха, зеленые части трав и кустарничков, мхи
Забайкалье, Восточная Сибирь (Устинов, 1967, 1978)	62	1		37
Читинская область, Саяны, Алтай (Приходько, 1984, 2003)	83	1	3	13 (кустарнички — 11, листья и ветошь — 3, мхи — 2)
Сихотэ-Алинь (Зайцев, 1991а)	60–65	10–11	20–25 (в том числе рододендроны)	2–3 (в том числе брусника, нечасто мхи)



Рис. 17. В тайге Сихотэ–Алиня через несколько дней после снегопада вся поверхность снега бывает усыпана обрывками лишайников, маленькими веточками пихты, сухими листьями, которые составляют основу пищи кабарог.

Кабарга обычно не посещает естественные солонцы, хотя известны случаи солонцевания на гидроморфных и литоморфных (Паничев, 1990) зверовых солонцах.

Летом кабарге необходимы источники воды, но в зимнее время она довольствуется влагой из снега, прихватывая его во время движения или вместе с пищей.

Различия в ассортименте пищи кабарог южной и северной частей ареала не противоречат развитию у разных подвидов круглогодичной территориальности с сохраняющейся в течение многих лет структурой группировок (см.: Структура популяции...). В южной части ареала более продуктивная группа компонентов пищи из травянистых и кустарниковых растений создает также постоянную «трофическую» обстановку.

2. Специфика биоценологических связей кабарги с объектами питания.

Особенность питания кабарог в северной части ареала в постоянных местообитаниях состоит в том, что основа их рациона представлена преимущественно обрывками лишайников (*Usnea*, *Ramalina*, *Evernia*, *Bryoria*), опавших с деревьев и растущих в нижней части стволов и на ветвях деревьев и подроста, опавшими маленькими веточками и хвоей пихты, листьями деревьев (рис. 17). Среди мел-

кого опада на 1 га тайги Сихотэ–Алиня содержатся миллионы семян деревьев и кустарников, которые животные собирают со снега, слизывая языком (рис. 18). Кабарга предпочитает указанные роды лишайников (особенно усней) всем остальным кормам, выбирая их из сообщества многих видов, произрастающих, например, на упавшей с дерева ветви. Общее количество опада всех видов, собираемое кабаргой в Сихотэ–Алине, достигало 80–99% от числа поедов за один период наблюдений. Временами зимой в пище кабарги увеличивалось содержание хвои растущих пихт и лиственниц, листьев дуба, клена, реже березы, вай папоротника, листьев злаков и других трав, стволовых лишайников, мхов и микоризы грибов из трухлявой древесины. Однако и эти компоненты в большинстве случаев представляли собой опад. Сухие листья, особенно дуба,

в Сихотэ–Алине нередко висят на деревьях всю зиму, постепенно опадая.

Длинные нити *Usnea*, висящие на деревьях высоко над землей, обычно недоступны для кабарги. Но обрывки и целые «кустики» лишайников, хвоя ели и пихты и большое количество их концевых побегов, сухие листья постоянно опадают в течение всего года на землю, пополняя запас пищи кабарог. Значительная ее часть рассредоточена в виде мелких объектов. Более крупные концентрации лишайника (до нескольких килограммов)



Рис. 18. Для кабарог привлекателен мелкий, но питательный опад семян деревьев, который они выискивают на поверхности снега и слизывают кончиком языка.

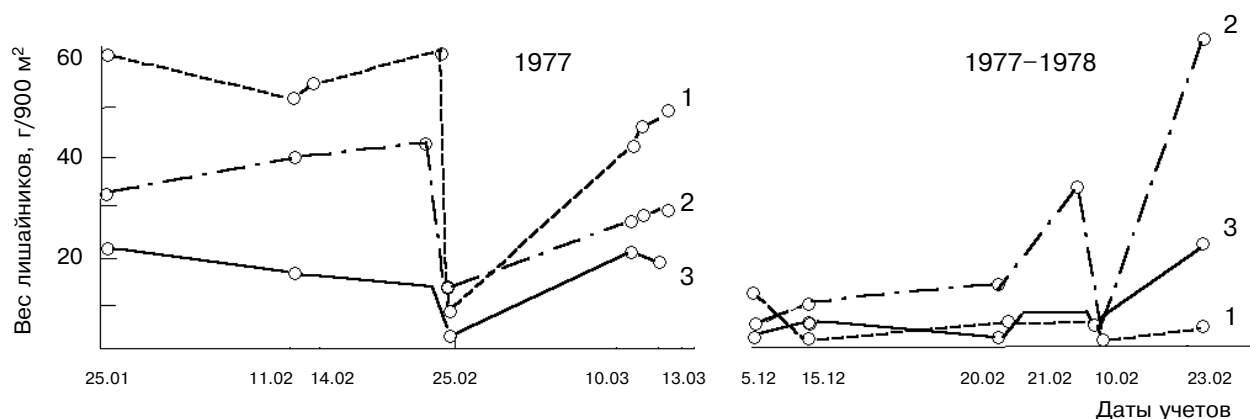


Рис. 19. Динамика количества опада лишайника на поверхности снега в разных местообитаниях по сборам на постоянных площадках (900 м²) в 1977 и 1978 гг. (Зайцев, 1991а): 1 — в заболоченном кедровнике с пихтой, елью, лиственницей; 2 — в кедровнике с пихтой у подножия северного склона; 3 — в кедровнике с пихтой и кленом. В 1977–1978 гг. наблюдалось снижение количества лишайника на снегу. К концу зимы оно увеличилось в связи с вытаиванием из снежной толщи.

расположены на вывалах (особенно елей, пихт, лиственниц и других деревьев), среди ветвей которых кабарги подолгу кормятся, устраиваясь рядом на отдых. Количество опада на снегу, в том числе и лишайника, в доступной кабарге зоне сбора до высоты 110–120 см от плотной поверхности земли или снега (Устинов, 1967; Зайцев, 1984) меняется в течение зимы. Различается оно и в разные зимы (рис. 19). Опавший лишайник укрывается снегом, но его количество на подстилающей поверхности быстро пополняется во время ветров. В Приморье сильные ветры с материка зимой, особенно в ноябре—декабре, сбрасывают большое количество пищи с деревьев на снег.

Лишайники в виде обрывков талломов и кусочков, «нитей» на веточках, другая пища медленно, но постоянно опадают на снег и землю (Зайцев, 1981, 1991а). В 1977 г. мы учитывали в среднем до 2–3 тыс. штук (до 9–10 тыс.) обрывков и целых талломов на ветвях (объектов пищи) на 1 га кедровника с пихтой и лиственницей на склонах и в долине по двум ключам Сихотэ-Алиня (Зимовейному и Кабаньему). В 2004 г. при общем снижении количества лишайника в доступной для кабарги зоне число подобных пищевых объектов достигало здесь в феврале—марте 1600–1700 штук на 1 га ($x = 1650$; V или $s^2 = 1613888$; $\max = 4500$).

Сильные ветры, особенно характерные для первой половины зимы, — основной фактор, усиливающий интенсивность образования опада и вывала древостоя. Кроме того, опад образуется и при падении с ветвей деревьев накопившегося на них снега (кухты). Ветер сбрасывает большое количество опада и на восточном, и на западном макросклонах хребта Сихотэ-Алинь. Но влияние кухты на пополнение пищевых запасов кабарги более заметно на западных макросклонах, где небольшой снежок, сменяемый обильными снего-

падами, идет почти ежедневно. В марте в результате усилившейся инсоляции снег не только тает, но и испаряется, и начинается вытаивание погребенной под снегом пищи. Летом на опадение лишайника влияют обильные дожди, но в это время в пищу кабарог приобретают большее значение вегетативные части разных растений.



Рис. 20. Кабарги нередко собирают пищу и лежат в покопках других копытных, ходят по их старым следам. Размеры покопок изюбрей и кабанов достигают сотен квадратных метров. На снимке молодая кабарга на лежке в покопе кабанов. Фото Е. А. Суворова.

На обилие пищи зимой влияет деятельность дятлов, поползней, синиц, кедровок, соек, белок и летяг, сбивающих лишайники вместе с корой, мелкими веточками и хвоей. При большой численности этих животных в лесу Сихотэ-Алиня сброс ими пищевых объектов из верхних ярусов составляет существенную долю от общего обилия пищи кабарги в периоды затишья в середине зимы. В местах совместного обитания с благородным оленем, косулей, северным оленем и кабаном кабарги используют их поковки для сбора пищи. Здесь же устраиваются и на отдых (рис. 20). Все эти факторы способствуют пополнению пищи кабарог в доступной для них зоне и в других регионах.

В 1950-х годах на Алтае Шапошников (1956) учитывал до 2 кг лишайника на 1 га, сброшенного с деревьев ветром, куктой, белками и другими животными-древозадами. Влияние данных факторов было отмечено и Устиновым (1967) в Забайкалье, Саянах и других регионах Восточной Сибири. Устинов отмечал и значение «поднимающего» свойства глубокого снега, когда кабарге становятся доступными пищевые объекты, расположенные высоко на ветвях и стволах деревьев.

Очевидно, что устойчивость трофической связи кабарги с опадом пищевых растений в течение долгого периода времени возможна лишь в случае совпадения средней интенсивности образования опада (равного гибели растений или их частей) и средней интенсивности прироста биомассы компонентов пищи. Сильные периодические ветры и другие факторы интенсифицируют

опадение. Но в следующий период при ограниченном приросте лишайника количество опада может существенно уменьшиться, что мы и наблюдали в некоторые годы и периоды в Сихотэ-Алине. В целом, несмотря на различия в динамике ежегодного опада лишайника, кабарги все же были обеспечены пищей в доступной им зоне все это время.

3. Поведение при сборе пищи. Наиболее интенсивные периоды сбора пищи и другой активности приходится на вечерне-ночные и предутренние часы. В течение суток кабарги имеют несколько периодов активности, в том числе и в дневное время — в промежутке между 11 и 14 часами (Зайцев, 1983). Четкого распорядка у них нет, и в одни и те же часы разных суток кабарги могут лежать или передвигаться, лишь приблизительно придерживаясь цикла смен активности. Смена периодов активности и покоя зависит от многих причин. В период гона (ноябрь—декабрь) активность кабарог повышена, и на отдых со сбором пищи и лежание уходит, как правило, меньше времени, чем в другие сезоны.

Кабарга использует разнообразные способы сбора пищи в зависимости от распределения и количества пищевых объектов в доступной для нее зоне. Наиболее характерны для нее пастыба при перемещении шагом с опущенной головой, сбор на ходу мелких обрывков лишайника, подход к более крупным скоплениям на сломанных ветвях, к опавшим зеленым концевым побегам пихты и сухим листьям (Зайцев, 1981; рис. 21). Таким способом кабарга собирает пищу в течение всего года. Основной способ пастыбы согласован с дисперсным распределением опада лишайников и другой пищи.

Кабарги нескольких поколений сохраняли указанное сочетание поведенческих актов во время сбора пищи, хотя в 2004–2006 гг. нити усней на снегу временно почти отсутствовали. Это свидетельствует о наследственной основе такого поведения и соответственно об эволюционной стабильности пространственного распределения в экосистеме объектов пищи.

Не меняя основной позиции пастыбы, кабарга обнаруживает



Рис. 21. Основной способ пастыбы — перемещение с поиском обрывков лишайника и другой пищи на подстилающей поверхности и на ветвях растущих деревьев.



Рис. 22. В глубоком снегу кабарга обнаруживает пищевые объекты на глубине до 40–50 см, окуная голову в снег (иногда по уши) или раскапывая его передними ногами (тебенюет).

пищу на ветвях и стволах деревьев, в том числе выше доступной для нее зоны и под снегом. Этому способствует характерное расположение глаз, обеспечивающее «горизонтально-верхний» обзор (Зайцев, 1991а). В зависимости от распределения опада кабарга подходит к снежным бугоркам, в толще которых определяет наличие пищи по запаху, затем пытается их достать, разгребая снег или подстилку передними копытами или окуная голову в снег (рис. 22).

Во время кормежки кабарга ориентируется на контрастные объекты на снегу, использует обоняние. Ей свойственно и предварительное определение мест концентрации пищи по слуху. Если в распадке падало дерево, то кабарга уже следующей ночью посещала это место. Звери нередко подходят с расстояний более километра к местам свежего вывала леса от ветра или на лесосеку. Чтобы достать пищевые объекты, кабарги нередко встают на задние ноги без упора или упираясь в стволы деревьев или на ветви (рис. 23), что значительно расширяет вертикальные пределы доступной им зоны (110–120 см) в лесу с высоким подростом, подлеском, буреломом и стволами деревьев.

По наклоненным толстым стволам между боковыми ветвями самки и молодые поднимались на высоту до 2 м. Рекорд подъема на высоту — до 5 м над землей — принадлежит одному молодому самцу. Все данные способы увеличивают возможности кабарги обнаружения и добывания пищи в лесу со сложной вертикальной структурой и обеспечивают ее достаток в случае уменьшения ее количества в обычных пределах доступной зоны. Характерный для кабарог основной способ пастыбы присущ больше взрослым самцам, нежели самкам. Молодые особи и взрослые самки предпочитают кормиться в густых зарослях подроста, в буреломе.

ме. Взрослые самцы используют и лишайник с упавших деревьев, однако предпочитают собирать опад в зонах дисперсного распределения более мелких пищевых объектов на подстилающей поверхности.

Разделение сфер сбора пищи и вида поедаемых объектов (нитей усней, скопления лишайника на ветвях и упавших деревьях) между половозрастными группами имеет значение и для их социальной жизни. Оно обеспечивает компактную структуру группировок, возможность поддержания более высокой плотности населения зверей на небольших площадях (Зайцев, 1991а). Но применительно к кабарге распределение сфер пастыбы между половозрастными группами имеет преимущественно характер резервной адаптации, которая может снизить пищевую конкуренцию между самками и самцами в условиях локальных скоплений самок.

тельно к кабарге распределение сфер пастыбы между половозрастными группами имеет преимущественно характер резервной адаптации, которая может снизить пищевую конкуренцию между самками и самцами в условиях локальных скоплений самок.



Рис. 23. Доставая лишайник и хвою с ветвей, кабарга встает на задние ноги без упора передними, но чаще — опираясь на стволы или ветви (на снимке — взрослый самец).

Плотность популяции и количество пищи

Плотность популяции кабарги как вида, особи которого нередко имеют почти постоянную в течение всей жизни локализацию участков обитания, зависит от многих факторов среды обитания и конкретной структуры группировок. Среди них большое значение имеют обилие и доступность основных компонентов пищи.

1. Распределение в местообитаниях пищевых растений. Наилучшие условия жизни кабарга имеет в горных старовозрастных хвойных лесах сложной ярусной и горизонтальной структуры и общей большой площади. В этих местообитаниях, как правило, произрастает большее количество древесных эпифитных лишайников. В 1974–1983 гг. в Сихотэ-Алинском заповеднике в местах обитания кабарги мы установили опадомеры, показания с которых снимали каждый сезон года. Наибольшее количество лишайников в течение года и зимы опадало в еловых и кедровых лесах с большим участием ели и пихты в древостое, в том числе в северных кедровниках (рис. 24). Вместе с лишайником на упавших ветвях оно составляло от 450 до 10 000 г на 1 га (Зайцев, 1991а). В кедровниках, занимающих нижние и средние части склонов гор хребта Сихотэ-Алинь, опавших лишайников нередко бывает больше, чем в вышележащих горных ельниках. Например, в декабре и январе 1979–

1980 гг. в горных ельниках по ключу Кабаньему в Сихотэ-Алинском заповеднике шквальными ветрами было сброшено огромное количество концевых побегов ели и пихты — до 11–12 тыс. штук на 1 га, но мало лишайников. В то же время в нижележащих кедровниках количество лишайников достигало 15 кг на 1 га. Зимой кабарга редко появлялась в ельниках в течение нескольких лет подряд. В кедровниках северного типа, представляющих одно из лучших местообитаний кабарги в Среднем Сихотэ-Алине, пихта и ель занимают значительную долю в древостое первого и особенно подчиненных ярусов. Опад в них (и в кедровниках среднего типа) состоит не только из лишайников, но и из большого количества съедобной хвои пихты. В 1980–1990-х годах в кедровниках с пихтой и елью и в ельниках с кедром опадало ежегодно до 7 т хвои на 1 га, в лесах с участием лиственных пород (дуба, берез и др.) — до 10 т листового опада (Громыко, Громыко, 2000). Общее количество потенциальной пищи кабарги в виде съедобного опада даже в самый бедный зимний период вместе с произрастающей на деревьях хвоей и другими растениями достигает в сумме десятков, сотен килограммов (до 100–300 кг и больше) и тонн на 1 га (Зайцев, 1991а).

В местах распространения елово-пихтовых лесов наиболее заселены древесными эпифитами (эпигнофитами, т. е. живущими на древесном субстрате) участки с вывалом древостоев. В других группах типов леса опада уснеи обычно меньше.

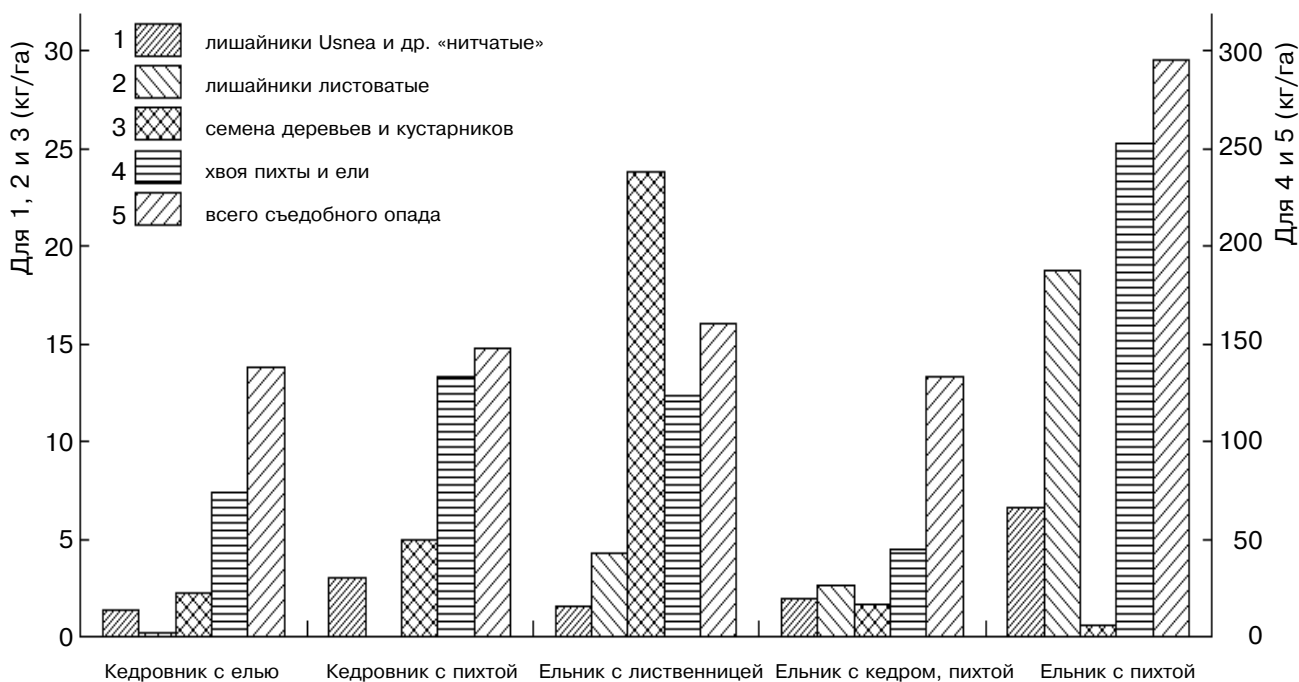


Рис. 24. Основные компоненты фракции съедобного для кабарги опада в хвойных лесах Среднего Сихотэ-Алиня зимой 1977–1979 гг. (по измерениям опадомерами). Для лишайников и семян деревьев — левая шкала; для хвои и общего количества опада — правая шкала.

Например, в кедровниках с дубом и липой, произрастающих на южных склонах, их учитывали всего 300–400 г на 1 га за зиму, в поврежденных кедровниках — до 240–440 г на 1 га, а в молодняках на местах бывших гарей их количество было совсем невелико. Обычно немало усней произрастает на лиственницах марей, на участках с частичным вывалом ели и пихты, где условия освещенности лучше, чем в густых темнохвойных лесах. Но этот лишайник становится доступным кабарге в основном после вывала какого-либо дерева или падения большой ветви. Осветленные лиственничные леса кабарга почти всегда посещает реже (обычно в темное время суток), чем окружающие темнохвойные участки.

В Сихотэ-Алине и в Южной Сибири пихта (*Abies*) является для кабарги своеобразным «хлебным деревом». Уже в возрасте 40 лет пихта обычно подвержена стволу гнили и другим

болезням, и ослабленные деревья обильно заселяются грибами, лишайниками и мхами, как, впрочем, и усыхающие ели. Пихта — одно из наиболее заселенных лишайниками пород деревьев (Пчелкин, 1981). По данным Скириной (2005), в Сихотэ-Алинском заповеднике на пихте найдено 97 видов лишайников, столько же и на лиственнице. Значительное число их видов произрастает на дубе (162) и кедре (111). Много видов лишайников (до 78) произрастает в пихтово-еловых лесах с тисом (Скирина, 1985).

Лишайники растут медленно (Бязров, 2002; Галанина, 2005), хотя нитчатые и кустистые лишайники растут быстрее накипных. Нарастание их биомассы на лесном субстрате происходит на протяжении десятилетий и столетий. Старовозрастные леса обеспечивают благоприятный режим влажности для лишайников. Они представляют собой устойчивые экологические сообщества. Для них характерны, как правило, значительное видовое разнообразие растений, ежегодный на протяжении многих лет вывал древостоев, мозаичное распределение растительности, наличие буреломных участков, зарастающих хвойным подростом, которые особенно предпочитают самки и молодые кабарочки обоих полов, находя здесь обильную пищу (рис. 25). В старовозрастных кедровниках Сихотэ-Алиня пихтовый подрост гораздо быстрее достигает стадии приспевания (через 40–50 лет) и зрелости, чем кедр и другие породы верхнего яруса, и подвержен усиленному вывалу. В спелых кедровниках кедров первого яруса растут на значительном удалении друг от друга (рис. 26), что наблюдается в лесах из корейской (*Pinus koraiensis*) и сибирской (*Pinus sibirica*) кедровых сосен. Рассредоточенное распределение мощного эдификатора, каким является кедровая сосна (Крылов и др., 1983; Флягина, 1982), возникает в связи с конкуренцией между особями кедра и отмиранием части молодых деревьев. Например, в кедровнике северного типа по ключу Перевальному, притоку р. Таежной, спелые кедровые растут друг от друга на расстоянии 13,0 м ($SD=6,81$). Участки пихтовых древостоев, в которых пихта выходит во второй древесный ярус между редкостойными гигантскими кедровыми, постепенно вываливаются.

Участки вывала пихты и других пород в коренном и девственном хвойном лесу нередко соседствуют с участками здорового леса, и их мозаика обеспечивает периодическое возобновление основных пищевых ресурсов кабарги — древесных лишайников. Участки пихтового и елового подроста в общей структуре хвойного леса (ельника, пихтовника, кедровника и др.) являются характерными местами обитания кабарги разного пола и возраста.



Рис. 25. Места вывала сухостоя с обилием лишайника в кедровнике с елью и лиственницей привлекали самок, молодых особей и взрослых самцов (2004–2006 гг.). Снег у упавшей пихты утопан двумя кабаргами, посещавшими это место ночью и утром.



Рис. 26. В спелых кедровых лесах кедров 1-го яруса произрастают рассредоточенно. Пространство между ними заполнено елью и пихтой. В данном случае пихта еще не достигла стадии интенсивного вывала.

2. Соотношение между плотностью населения и обилием пищи. В общих чертах связь плотности сибирской кабарги с обилием древесных лишайников *Usnea* и другими, указанными выше, была замечена уже давно (Шапошников, 1956; Устинов, 1967, 1978; и др.). В Среднем Сихотэ-Алине мы проводили исследования, показавшие, что плотность ее населения в местообитаниях, где кабарга живет постоянно, непосредственно зависит от обилия кустистых древесных лишайников (*Usnea* и др.) и некоторых других основных компонентов ее пищи в доступной для кабарги зоне или ярусе (Зайцев, 1981). Кабарги более активно поедали многие из второстепенных видов пищи в условиях снижения обилия основного корма, т. е. часть из них (но не всегда) является викарными компонентами, частично компенсирующими недостаток лишайников (Зайцев, 1991а).

В 1977–1982 гг. в периоды между снегопадами на каждом гектаре кедровников и ельников Сихотэ-Алиня было рассредоточено от 400 до 6300 г лишайника (сухой вес). Учеты пищевых растений проводили обычно со второй недели после снегопада. Для распределений динамической плотности кабарги и лишайника было характерно значительное варьирование. Для соотношений между биомассой кабарги (сухой), выраженной через показатели динамической плотности, и лишайника (сухой) в доступной кабарге зоне были получены различающиеся значения. В кедровниках эти соотношения составляли в среднем 1:10, в пихтово-еловых лесах — до 1:40. Подобные соотношения характерны для типичных трофических цепей между продуцентами и консументами разных экосистемных диад, имея

тем не менее значительный диапазон. Обилие пищи, в том числе и лишайников, обычно превышает необходимое ее количество для поддержания существующей плотности кабарги в наиболее критический для ее жизни зимний период. Если среднее количество лишайникового опада в течение длительного времени, например нескольких лет, значительно уменьшается, достигая определенного предела, то это отражается и на уменьшении численности кабарги. Значительная часть опада и другой пищи рассредоточена в виде мелких объектов, укрыта снегом и труднодоступна для кабарги.

Сбор таких объектов энергетически невыгоден животным. Наиболее крупные обрывки лишайника на снегу и кустики на упавших ветвях, которые в первую очередь собирают кабарги, составляют нередко всего 15% от общего количества опавшего лишайника.

Плотность населения кабарги (динамические показатели), по данным 1974–1983 гг., в Сихотэ-Алине имела положительную зависимость от среднего за цикл учета количества лишайника в доступной зоне (коэффициент Спирмена: $r_s=0,7817$; $p=0,00005$; рис. 27). Зависимость от общего обилия пищи (в опаде и на упавших деревьях) была более сложная. Пологая зависимость (и форма кривой) плотности от общего количества лишайников в интервале от 1 до 4 кг на 1 га была характерна для кедровников, в которых наблюдается в среднем не столь большой, но эпизодически интенсивный вывал древостоев. В среднегорных сложных по структуре ельниках (3-й сегмент кривой Б на рис. 27), где обычны высокие динамические плотности кабарги, вывал древостоев более постоянен и интенсивен. Верхние ограничения плотности возникают в связи с развитым у кабарги механизмом регуляции распределения особей.

Численность кабарги резко уменьшается даже после низовых пожаров и через несколько лет после выборочных рубок леса в связи со снижением количества лишайников и ухудшением защитных качеств местообитаний. Вторичные леса после обширных верховых пожаров и сплошных рубок кабарга начинает постоянно заселять не менее чем через 40–50 лет из коренных своих местообитаний (Зайцев, 1983).

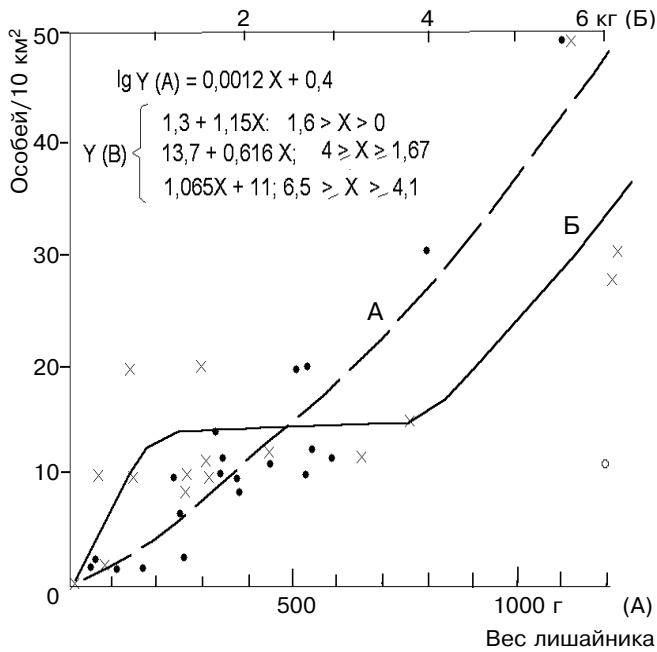


Рис. 27. Зависимость динамической плотности кабарги от количества опада лишайника на подстилающей поверхности (А) и от общего количества лишайника в доступной кабарге вертикальной зоне (в опаде, на ветвях и вывале деревьев) (Б). С дальнейшим увеличением количества лишайника, кривые должны проходить более полого в связи с саморегуляцией плотности кабарги. Точки — данные учета количества опада лишайника; крестики — общего количества лишайника (Зайцев, 1991а).

Восстановление ее бывшего обилия происходит лишь спустя сотню-другую лет после сплошного пожара. Например, на горях по р. Серебрянке в Тернейском районе, возникших в 1910-х годах и позднее (Арсеньев, 1921), кабарга встречается в небольшом количестве лишь на крутых склонах сопок, лес которых восстанавливается с участием лиственницы в первом ярусе, там же обычен рододендрон. В горных распадках распространены темнохвойные деревья, часть из которых сохранилась после пожарной катастрофы. На этих участках больше древесных эпифитов.

Шереметьев и Прокопенко (2005) пришли к заключению, что распределение кабарги в Сихотэ-Алине и ее средняя плотность зависят только от общего количества видов пищевых растений трех наиболее высоких классов избирательности (в баллах) во вневегетационный период ($r=0,44$; $p<0,001$). В ассортимент предпочитаемых кабаргой растений авторы включили липу, элеутерококк (листья), черемуху, хвою кедров, мхи и др. Однако большинство компонентов пищи, которые авторы отнесли к высоким классам избирательности, по данным визуальных наблюдений, троплений и анализа желудков, выполненных нами и другими авторами, было

представлено лишь в качестве небольших добавок к основным компонентам. По этим данным, например, мхи в сравнении с лишайниками имеют балл избирательности не 3, а менее 1, а листья липы поедаются еще хуже. Данные о количествах опадаемых лишайников и их «поросли» (в терминах авторов) в монографии отсутствуют, равно как и ссылки на соответствующую методику. Авторы использовали обобщенные для обширных территорий данные плотности кабарги из книги Бромлея и Кучеренко (1983) и других источников.

Если исходить из приведенных нами (см. выше; Зайцев, 1991а) данных по обилию лишайников в формациях ельников и кедровников и показателей плотности кабарги в еловых, кедровых и других лесах из книги Бромлея и Кучеренко (1983), то коэффициент корреляции в данном случае равен: $r_s=0,750$. Однако, анализируя конкретные ситуации, следует учитывать естественное варьирование этих соотношений в зависимости от других факторов, от пределов плотности населения кабарги в связи с конкретной структурой группировок.

Вывод, сделанный Шереметьевым и Прокопенко (2005), о явном избытке потенциально количества пищи в местообитаниях кабарги вполне обоснован. В хвойных лесах древесные и другие мхи нередко ассоциативно связаны с обилием кустистых и других лишайников в пределах одного биоценоза или ассоциации. Но наблюдается немало исключений. Например, в нижней части склонов южной экспозиции в северо-восточной части бассейна р. Таежной в лесу, где ель аянская (*Picea ajanensis*) с пихтой белокорой образуют плотные насаждения среди редкостойных кедров первого яруса, произрастают обильные древесные (*Homalia trichomanoides* и др.; определены С. Н. Бондарчук) и наземные мхи. Однако количество кустистых лишайников в этих насаждениях, не достигших стадии интенсивного вывала, невелико (до 100 г на 1 га). По данным, полученным нами в 2004–2006 гг., кабарга в течение года посещает эти леса, как и долинные леса из кедра, елей аянской и корейской (*P. koraiensis*) и пихты, гораздо реже, чем произрастающие выше по склонам кедровники с пихтой и лиственницей.

В некоторых регионах на севере ареала в составе пищи кабарги возрастает значение наземных кустистых лишайников родов *Cladonia*, *Cladina*, *Cetraria*. Однако в Сихотэ-Алине, как и во многих других местах, где обычны темнохвойные насаждения, питание наземными лишайниками носит локальный характер. Следует ожидать, что в разных регионах зависимость плотности кабарги от обилия лишайников и другой пищи имеет свои особенности.

3. Размеры участков обитания особей и количество пищи. От количества доступной пищи зависят размеры участка, который используют кабарги в каждый период года или сезон. В поисках пищи и при ее сборе животные вынуждены проходить разные расстояния. Но в этом случае необходимо учитывать специфику распределения деятельности животных в пространстве, норму двигательной активности и их территориальное поведение, связанное с охраной участка обитания или его части (см.: Структура популяции...). Для всех особей эта зависимость, по данным 1974–1983 гг. в Сихотэ-Алине, описывалась степенным уравнением: $S=68,7W^{-0,428}$, где S — размеры участка в га; W — вес лишайника в кг/100 га (Зайцев, 1991а).

Данная форма зависимости представляет, вероятно, общебиологическую закономерность. Схожее соотношение биомассы копытных зверей и размеров участка обитания тигров получено недавно (Микелл и др., 2005а). У половозрелых групп кабарги выявлена

широкая изменчивость размеров участков в связи с количеством лишайников (на усредненные 100 га местообитаний; Зайцев, 1991а) с небольшими отрицательными коэффициентами корреляции ($r_s = -0,140$ для самцов, $r_s = -0,157$ для самок). Но существенно различались средние и вариации диапазона обилия лишайника на единицу площади на участках самцов и самок (рис. 28). Показатель Манна-Уитни между различиями средних диапазонов у самцов и самок достоверен: $z = 3,447$; $p < 0,0057$. В целом размеры участков в разные периоды годового цикла менее зависят от обилия пищи у самцов (особенно взрослых, у которых наиболее развито патрулирование участка), чем у самок.

Обилие древесных лишайников кустистой жизненной формы, особенно «нитчатых» усней, и некоторых других компонентов пищи формирует основной фактор качества среды обитания кабарги в экосистемах и представляет собой важное звено в определении емкости среды обитания. В процессе эволюции суммарная адаптация к жизни в густых лесных насаждениях и распределению в биоценозах пищи, других условий и факторов выразилась в возникновении развитой у кабарги топической ориентации на густые затененные участки леса (Зайцев, 1991а).

4. Изменение обилия лишайников и численность кабарги. Зависимость распределения плотности кабарги и других параметров структуры популяции от обилия пищи позволяет предполагать и зависимость изменений ее численности от данного фактора во времени. Подобные факты известны в экологии для колебаний численности разных видов зверей и птиц. Лесные виды копытных, например лоси (*Alces alces*), олени р. *Cervus*, могут иметь сравнительно невысокую плотность населения в местообитаниях. Период истощения их пастбищ при увеличении плотности в наблюдаемых пределах затягивается на многие годы (Зайцев, 2006в). Высокая плотность населения пятнистого оленя в Лазовском заповеднике (Коньков, 1995), оленей и косули в прибрежных дубняках Сихотэ-Алинского заповедника (наши данные) существует долгие годы, несмотря на объедание копытными свыше 80–90% древесных побегов данного года и истощение пастбищ. В период вегетации эти копытные не испытывают существенного недостатка в пище, но дефицит веточного корма зимой влияет на их физическое состояние. В заповеднике, например, отмечали быков пятнистого оленя, с трудом передвигающихся после периода гона (наблюдение В. А. Воронина), а олени, добытые браконьерами, почти не имели запаса жира. Однако большинство таких животных благополучно переживало снежный период года.

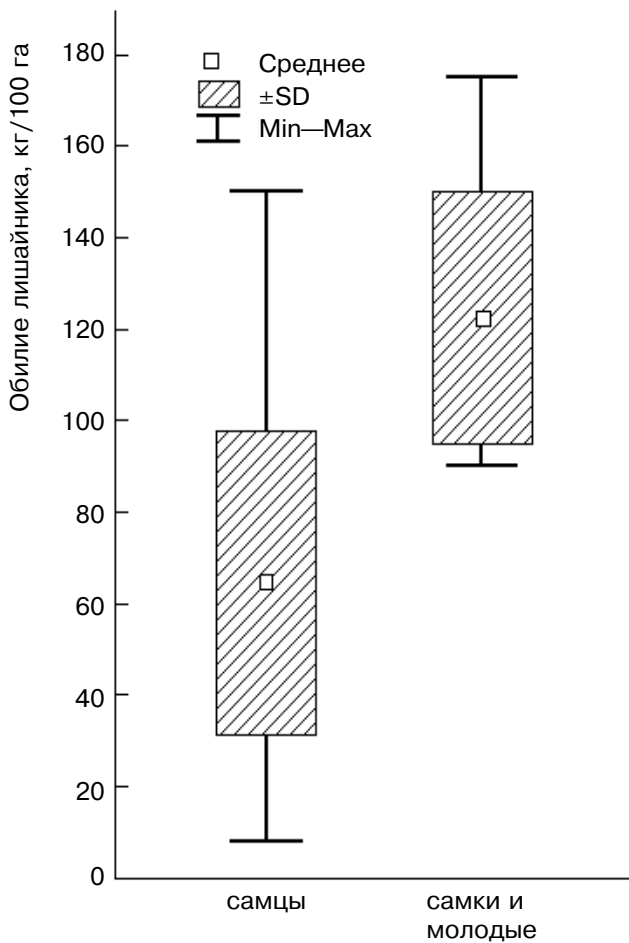


Рис. 28. Диапазоны обилия лишайников на единицу площади участков обитания самцов, самок и молодых особей кабарги. Сихотэ-Алинь, кедровые (в том числе фрагментированные) и пихтово-еловые леса. Данные 1974–1983 гг. ($\pm SD$) — пределы интервала по квадратичному отклонению.

Все эти факты не позволяют принять в номинальном виде «трофическую гипотезу» причины депрессии численности лося, начавшуюся в начале 1990-х годов. В этой гипотезе (Ломанов, 1995, 1999) предполагается непосредственная связь между снижением численности и показателями воспроизводства лося и сравнительно небольшим уменьшением продуктивности пастбищ (ивняков, осинников и др.).

В Сихотэ-Алине в непродолжительные по времени периоды снижения обилия усней в 1974–1983 гг. кабарги компенсировали недостаток кустистых лишайников поеданием другой, викарной, пищи, и временное снижение обилия основного ее компонента не оказывало влияния на численность кабарги.

В 2004–2006 гг. в тех же районах было отмечено уменьшение обилия опадающего лишайника. Особенно снизилось количество длинных нитей некоторых видов усней (*U. longissima*) и лишайников р. *Evernia*. В 1974–1983 гг. они были обычны в составе опада, что может косвенно свидетельствовать о существенном уменьшении их обилия и прироста начиная с 1983 г. Тем не менее на участках леса на стационаре «Зимовейный», особенно в сложных кедровниках с лиственницей, усней произрастали в изобилии. Но и здесь их содержание в виде опада «нитей» было не столь существенно. Средние количества всех пищевых объектов в 1978 и 2004 гг., по данным учетов в долине на одном и том же участке кедровника с пихтой, имели небольшие различия (табл. 2). Показатель Манна-Уитни для средних составил: $z=1,835$; $p=0,0666$; для логарифмов (\ln) средних: $z=2,779$; $p=0,0055$. Различия между числом объектов пищи на небольших ветвях в эти же годы были еще меньше: $p=0,3898$ и $p=0,874$ для \ln средних. Относительно небольшие, но заметные при первом наблюдении после долгого перерыва различия в обилии пищевых объектов на поверхности снега в 2004–2006 гг. сопровождалось возраста-

нием вариаций числа этих объектов: в кедровнике с пихтой $C_v=64\%$ в 1978 и $C_v=84\%$ в 2004 г. Если в 1978 г. доля обрывков усней достигала 55% от общего числа потенциальных объектов пищи, то в 2004 г. — всего 13–15%. Снижение относительного обилия на снегу длинных нитей лишайников заметно в заповеднике и на окружающих территориях.

Уменьшение количества опавших веточек с лишайником сопровождалось небольшим снижением их биомассы (рис. 29). Например, в кедровниках с лиственницей долин ключей Сухого и Зимовейного, в кедровниках с пихтой северного склона стационара Зимовейного за один раз в феврале—марте 1977–1979 гг. учитывали в среднем 3091 г/га лишайника (квадратичное отклонение — $SD=2352$), в 2004–2005 гг. — 589 г/га ($SD=887$). В данном случае различия средних были достоверны ($p=0,000$), как и дисперсий по критерию $F=7,029$; $p=0,0009$. Однако определение общего количества опавшего за зиму лишайника в обрывках и на ветвях в тех же лесах показало лишь небольшое, статистически недостоверное снижение в 2004–2005 гг. В эти же годы было отмечено сокращение диапазона обилия лишайника с увеличением асимметрии и эксцесса распределения: $A_c=0,115$; $E_x=-1,406$ в 1977–1979 гг.; $A_c=3,334$, $E_x=12,406$ для опада в кедровниках «Зимовейного». Но интервалы данных остались почти в пределах показателей 1977–1979 гг. В некоторых лесах, например в кедровнике с елью, пихтой и лиственницей с примесью других пород в 1-м и 2-м ярусах северного склона, во время учетов в марте и апреле 2005 г. вообще не встречали лишайникового опада на снегу (площадь 400 м²). Обитающий здесь самец нечасто посещал эти леса. Увеличение количества лишайника было отмечено в апреле 2005 и 2006 гг. В этот период на площадках ежедневно вытаивали десятки граммов лишайника. Возможно, что небольшое количество лишайника в феврале и марте связано отчасти с аномаль-

Таблица 2

Результаты учетов лишайников на ветвях и их обрывков в доступной кабарге вертикальной зоне кедрового леса с пихтой (Зимовейный) в 1978 и 2004 гг., штук на 1 га

Статистические характеристики	Февраль—март 1978 г.		Февраль—апрель 2004 г.	
	Всего пищевых объектов	Веточек с лишайником	Всего пищевых объектов	Веточек с лишайником
Среднее	2967	1334	1583	1372
Стандартное отклонение	1898	642	1334	1165
Максимальное значение	9500	2777	5000	4000

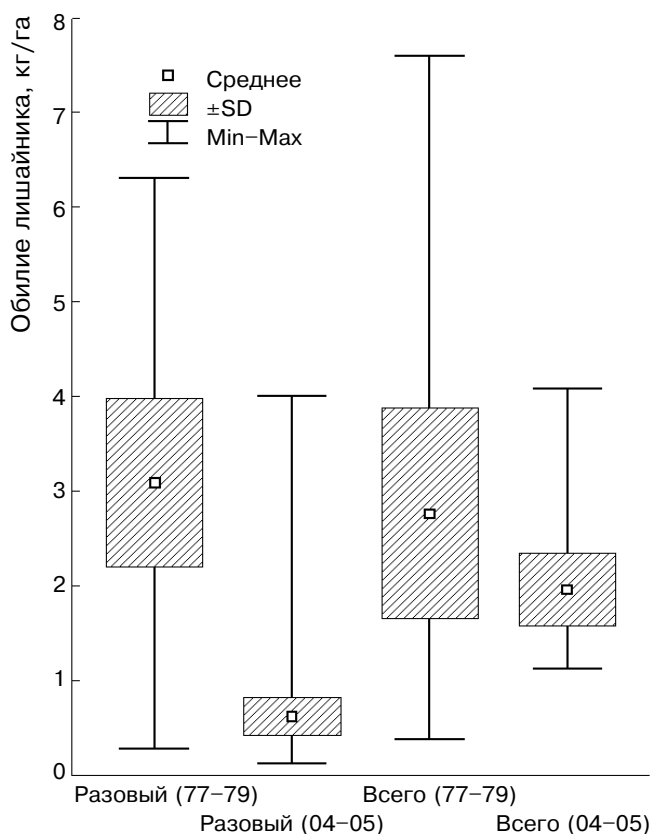


Рис. 29. Обилие лишайника в 1977–1979 и 2004–2005 гг. на постоянных учетных площадках стационарных участков «Зимовейный» и «Водораздельный». На схеме: «Разовый (77–79)» и «Разовый (04–05)» — данные разовых учетов на площадках в 1977–1979 и 2004–2005 гг. соответственно; «Всего...» — количество упавшего в течение зимы лишайника в те же годы.

но многоснежными зимами и сильными ветрами в декабре—январе, когда много лишайника было сброшено на снег и погребено в его толще, и в дальнейшем интенсивность образования опада снизилась. Данные 2004–2005 гг. нельзя считать полными. Для обоснования устойчивого снижения обилия «нитчатых» лишайников в регионе необходимы дополнительные сведения.

Ситуацию с уменьшением количества пищи несколько обострил и сравнительно небольшой вывал деревьев. При сокращении числа объектов пищи и ее общего количества в фоновых зонах распределения опада и самцы, и самки интенсивно собирали лишайник с немногих упавших пихт на склонах и в долине. Завалы стволов и участки густого пихтового подроста стали обычными местами обитания взрослых самцов, которые в период 1974–1983 гг. придерживались преимущественно фоновых зон распределения опада. Но и в данной ситуации «нитчатые» и кустистые древесные лишайники составляли основу пищи всех кабарожек. Во время наблюдений доля лишайника достигала 80–100% всех

подей. Изменения в рассредоточении лишайника сказались на перераспределении частоты посещения кабаргой разных мест по сравнению с 1974–1983 гг. на тех же участках.

Наиболее вероятная причина некоторого уменьшения обилия лишайника в доступной кабарге зоне — общее снижение его количества в биоценозах под влиянием климатических факторов, к которым следует прежде всего отнести увлажнение. В течение более 10 лет в Сихотэ-Алине наблюдается уменьшение количества осадков в вегетационный период (Громыко, 2005а). Влажность воздуха и субстрата, а также загрязнение тяжелыми металлами являются одними из основных факторов, влияющих на прирост биомассы (и, вероятно, численности) лишайников разных экологических групп и видов (Блун, 1965; Бязров, 2002; Галанина, 2005). В течение нескольких лет наблюдались аномально засушливые весенне-летние периоды с нарастанием температур воздуха (Громыко, 2005б). Функциональная организация и адаптации биоты, связанные с продуцированием и трансформацией органического вещества в заповедных экосистемах, лимитируются в основном температурным режимом (Таранков, 1974; Утенкова и др., 1983; Громыко, 2005б).

Однако и в этих условиях имеющееся обилие лишайника и другой пищи позволяло поддерживать не только существующую, но и потенциально большую плотность кабарги. В период 1977–1982 гг. при общем количестве опавшего за зиму в лесах «Зимовейного» лишайника — 1050 кг на 10 км² — 15–20 живущих здесь постоянно кабарог потребляли всего 150–200 кг, т.е. 14–19% его количества (Зайцев, 1991а). По методу, описанному в указанной книге, был определен и уровень потребления лишайника с января по апрель 2004–2005 гг. Пределы, в которых находился показатель потребления лишайника всеми особями, достигали 110–200 кг, что при общем количестве лишайника на снегу и упавших деревьях не менее 900 кг составило интервал в 11–20% от общего содержания усней на площади. Если учесть, что значительное количество лишайника и деревьев упало в начале зимы, то кабарги имели ресурсы основной пищи, многократно превышающие их потребности.

Наблюдения и расчеты свидетельствуют, что сравнительно небольшое снижение обилия лишайника не могло быть непосредственной причиной уменьшения численности кабарги на ключевых участках. Вероятнее, что данные процессы были лишь синхронизированы во времени. Но, возможно, они имеют общий пусковой механизм, связанный с изменением климатических факторов.

Структура популяции и поведение, регулирующее распределение особей и плотность населения

В современном представлении биогеографов и экологов термин «популяция» трактуется как совокупность особей одного вида, распространенных на определенной, обычно значительной территории (ареале), имеющей нередко эколого-поведенческие, морфологические, генетические отличия от других подобных соседних группировок и обладающей свойством саморегуляции, обеспечивающей ее длительное существование. Иерархическая система популяций и других группировок представляет способ существования вида в среде обитания. Определение исходит из предпосылки наличия панмиксии внутри популяции. Оно основано на результатах исследований группировок животных в природе, в экспериментальных условиях, теоретических моделях и обобщениях (Гиляров, 1954; Наумов, 1955, 1967; Пантелеев, 1966; Шварц, 1967; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Шилов, 1977; и др.). Всю совокупность популяций вида часть авторов подразделяет по разным критериям, что не всегда отвечает требованиям иерархического подхода (Пантелеев, 1966) к их классификации. В реальной ситуации выделить такие популяции, определить их размеры часто является непростой задачей.

Данные исследований кабарги в естественной среде свидетельствуют, что этот вид обладает дифференцированной популяционной и внутривидовой структурой, развитой внутривидовой регуляцией, согласованной с обилием и распределением пищи. Популяционная структура и территориальное поведение накладывают ограничения на возможность роста численности популяции и поддержание ее стабильности во времени. Для целей сохранения и использования вида большое значение имеет определение степени стабильности структуры популяции, выраженное,

в частности, не только показателем стенопопности вида в регионе, но и различиями в консерватизме использования участков обитания и местобитаний особями разного пола и возраста.

Популяции и пространственная структура внутривидовых группировок

Под структурой популяции подразумеваются особенности ее устройства: от распределения внутривидовых группировок до распределения участков обитания, центров активности и других структур (пространственная структура), соотношение полов и возрастных классов (половозрастная структура), пространственно-эволюционные группы и особенности их взаимоотношений друг с другом.

1. Пространственные группировки. Исследования распространения кабарги свидетельствуют, что ее население рассредоточено в группировках разного ранга «географической» иерархии. Географические группировки (популяции) животных, как большие совокупности особей, заселяющие определенный ареал, состоят из многих меньших по численности группировок — от субпопуляций или метапопуляций (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Levins, 1970), заселяющих также большие площади горных хребтов или их систему, до мелких объединений на боковых ответвлениях хребтов и небольших группировок из нескольких особей (парцелл). Данные объединения можно назвать группировками первого, второго, третьего и т. д. порядков. Изоляция друг от друга географическими барьерами является важным критерием для их выделения.

Особенности распределения кабарги в ареале позволяют выделить хронологические единицы типа крупных географических популяций. Например, в пределах ареала дальневосточного подвида естественно выделяется несколько достаточно изолированных объединений: сихотэалинское, амгуньское, приохот-

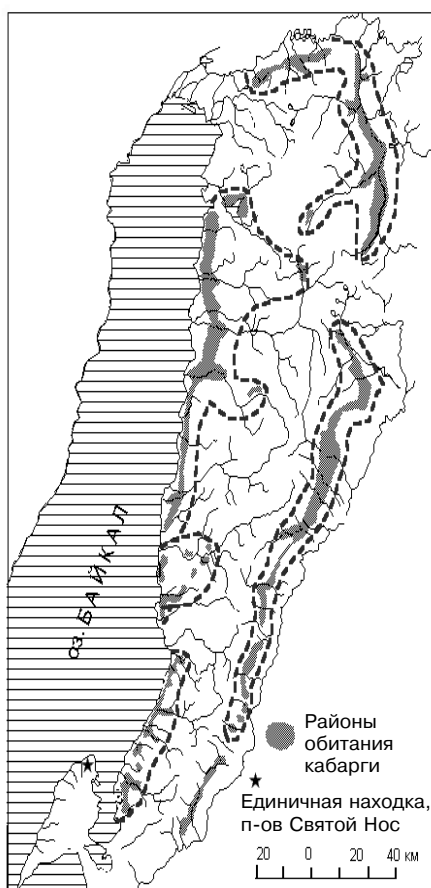


Рис. 30. Распределение кабарги на Баргузинском хребте в 1960-е годы (по Устинову, 1961). Пунктиром выделены группировки, составляющие, вероятно, отдельные объединения (популяции), но степень их изоляции друг от друга неизвестна.

ское, буреинско-зейское, витимское, южная группировка, распространенная в чернопихтарниках на юге Приморского края и в настоящее время значительно снизившая свою численность. Все они изолированы друг от друга широкой поймой р. Амур и нехарактерными для кабарги местообитаниями по р. Амгунь и на юге Приморья (рис. 3). Ареал южной группировки выходит за пределы России. Для сихотэ-алинской группировки характерен генетический маркер — две добавочные В-хромосомы (Соколов, Приходько, 1998). В каждом объединении выделяются более мелкие группировки, в разной мере географически изолированные друг от друга. В пределах буреинско-зейского объединения выделяется группировка средней части и верховий бассейнов рек Зей и Буреи, частично отделенная от восточной группировки. Сихотэ-алинское географическое объединение в недалеком прошлом имело сплошной ареал, в разные периоды исторического времени расширявшийся или сокращавшийся. Почти сплошной ареал сохранился здесь и в настоящее время, но разобщение отдельных группировок значительно возросло.

В Якутии присутствуют два подвида кабарги: верхоанский на северо-востоке и сибирский на юге (Тавровский и др., 1971; Соколов, Приходько, 1998). Они образуют две географические популяции, существующие в течение долгого времени. В других случаях изоляция возникла сравнительно недавно в связи с разрушением местообитаний человеком и образованием труднопреодолимых для кабарги препятствий. Влияние человека до сих пор приводило к разобщенности группировок, возрастанию фрагментарности ареала и снижению численности кабарги.

Среди группировок высокого порядка, по численности и условиям существования достигших устойчивого саморегулирования без притока особей извне, под определение популяции (см. выше), очевидно, подпадают и минимальные объединения, заселяющие малодифференцированный ареал. Несколько таких группировок могут составить географическую популяцию более высокого ранга или объединение популяций. Среди группировок типа популяций, способных к продолжительному

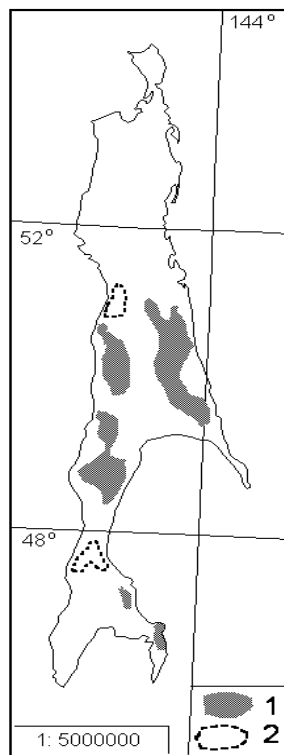


Рис. 31. Современное распространение сахалинской кабарги (по Приходько, 2003) — пример увеличения фрагментации ареала в условиях интенсивного воздействия человека. Вероятно, изображенные на схеме группировки в настоящее время изолированы друг от друга: 1 — заселенные кабаргой участки; 2 — одна из недавно исчезнувших группировок.

существованию и характерных для распределения населения кабарги, выделяются: а) изолированные географическими барьерами; б) частично изолированные и в) слабодифференцированные популяции в пределах общего их ареала.

На Алтае Ф. Д. Шапошников (1956) отмечал, что в зависимости от наличия подходящих мест обитания кабарга распространена отдельными популяциями, нередко удаленными друг от друга, т. е., вероятно, в данном регионе уже к середине XX в. имелись группировки кабарги всех указанных типов. Примером почти изолированных группировок типов «а» и «б» являются группировки кабарги вокруг Баргузинского хребта в середине — второй половине прошлого века (Устинов, 1961; рис. 30). Этот автор отметил в Забайкалье существенную неравномерность распространения кабарги и значительную изоляцию отдельных ее группировок, особенно в многоснежный зимний период. Наблюдалась связь их распределения с распределением спелых и старых сосновых, кедровых лесов и темнохвойной тайги в чередовании с лиственничниками. Все эти массивы расположены кольцом вокруг Баргузинского хребта. Обращает на себя внимание и изолирующая роль основного водораздельного хребта. Лиственные леса, произрастающие между хвойными массивами, зимой также являются

препятствиями в обмене особями между группировками. Но в вегетационный период изоляция близко расположенных друг от друга группировок нарушается. В бесснежный период на Баргузинском хребте происходит расширение области распространения кабарги к основному хребту и в долины (Устинов, 1961). Не исключено, что летом нарушается изоляция между группировками, заселяющими противоположные склоны основного хребта, а также между соседними группировками одного склона. Небольшие расстояния между многими «пятнами» рассредоточения кабарог и небольшие их размеры позволили выделить несколько более крупных группировок, имеющих, вероятно, свойства самостоятельных популяций (пунктир на рис. 30). Более мелкие объединения представляют субпопуля-

ции, изоляция которых исчезает преимущественно в бесснежный период года.

В историческое время кабарга была широко распространена и в северной, и в южной частях о-ва Сахалин (Гептнер и др., 1961), в основном на Восточном и Западном Сусунайском хребте до Тонино-Анивского хребта. Прогрессирующее падение численности с конца 70-х годов привело к значительной фрагментации ее распространения на острове в настоящий период (Приходько, 2003; рис. 31). Кабарга встречается лишь на отдельных участках горной тайги, и разобщению ее группировок способствует распространение болот и других неподходящих для кабарги местообитаний в долинах рек, по хребтам. В 1990-е годы фрагментарность распространения кабарги на острове еще более увеличилась (Приходько, 2001). Общая численность кабарги и отдельных ее группировок не превышает нескольких сотен особей, поэтому возможность их длительного существования весьма проблематична.

«Метапопуляции» кабарги на Алтае представляют собой частично изолированные группировки типа «б». В данном случае их изоляция происходит как вдоль высоких хребтов, так и по долинам крупных рек и горных ключей (Приходько, 2003). Но в целом для сибирского подвида кабарги и в настоящий период характерна слабая дифференциация крупных географических популяций. Высокие безлесные хребты, широкие поймы рек, обширные свежие гари и вырубki повсеместно способствуют значительной изоляции небольших группировок друг от друга.

Население кабарги хребта Сихотэ-Алинь и его боковых ответвлений представляет собой группировки типов «б» и «в». Полные изоляты в этой горной стране, вероятно, пока еще сохраняются на юге Приморского края. Но неравномерность распространения кабарги в течение более десяти лет возрастает, а численность уменьшается. Естественные изолирующие барьеры представлены основным водораздельным хребтом и несколькими боковыми его ответвлениями с абсолютными высотами от 800 до 1000 м и более над у. м., долинами горных рек и крупных ключей, где распространены сельскохозяйственные угодья, произрастают пойменные лиственные леса. В Сихотэ-Алинском заповеднике существуют по меньшей мере 3 устойчивые во времени и слабодифференцированные популяционные группировки (Зайцев, 1983, 1991а, 2005в; рис. 32). Свыше 90% площади заповедника (401,4 тыс. га) покрыто лесами, среди которых преобладают хвойные и смешанные (Проект..., 1980), что создает благоприятную среду обитания кабарги. Все выделенные группировки лишь частично разграничены

труднопреодолимыми для кабарги безлесными пространствами (рис. 32, 34), смыкаясь между собой в понижениях седловин гор (до 650–800 м над у. м.). При невыраженной изолированности этих группировок друг от друга они тем не менее имеют характер популяций, так как обладают высокой эффективной численностью (числом особей, участвующих в размножении), на протяжении многих веков функционируют в значительной мере самостоятельно друг от друга, способны к дальнейшему воспроизводству на протяжении до 1000 лет (Зайцев, 2005б; см.: Теоретические принципы...). Даже частичная их изоляция сказывается на динамике численности, различаются и процессы регуляции численности, воспроизводства и смертности.

Невыраженная изоляция между такими популяциями повышает их устойчивость во времени. В пределах каждой популяции существуют еще менее изолированные группировки (суб- или метапопуляции), заселяющие боковые хребты Сихотэ-Алиня и двух его больших ответвлений. В верхней части этих хребтов — у Сихотэ-Алиня

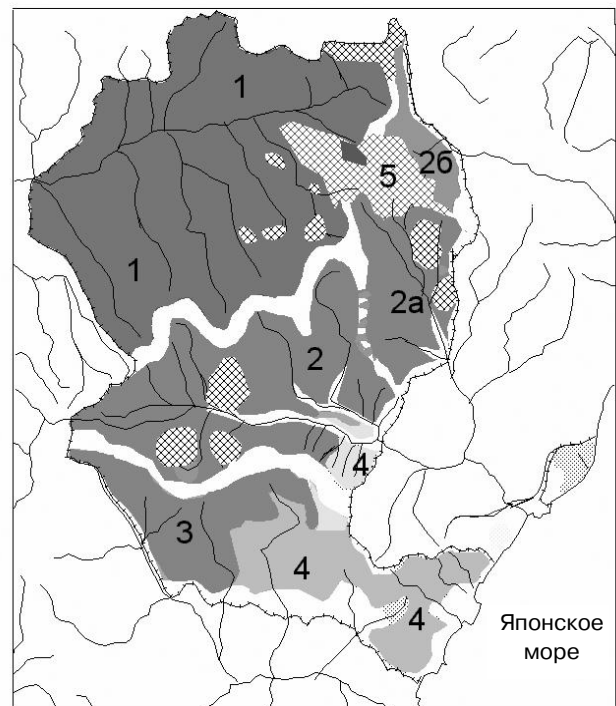


Рис. 32. Основные группировки кабарги в Сихотэ-Алинском заповеднике и изолирующие барьеры между ними (Зайцев, 1983, 2005б): 1 — группировка бассейна р. Колумбэ; 2 — центральная группировка восточного макросклона Сихотэ-Алиня; 2а, 2б — неизоллированные объединения в бассейнах рек Заболоченной и Таежной; 3 — южная группировка; 4 — участки небольшой плотности кабарги во вторичных лесах. Основные барьеры, частично изолирующие группировки: 5 — недавние гари; белые полосы — высокие водоразделы и долины крупных рек.

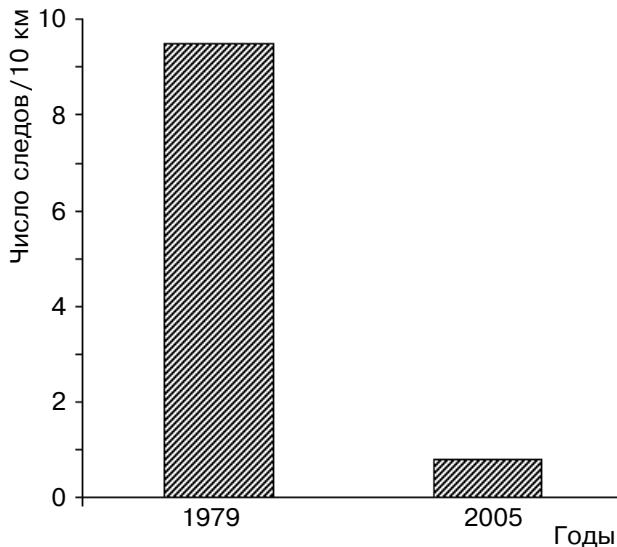


Рис. 33. Интенсивность переходов кабарог через автотрассу вдоль р. Таежная в феврале—марте 1979 и 2005 гг. Данные указывают на увеличение изоляции между группировками кабарги заповедника и охотничьих территорий.

и его ответвлений — эти группировки смыкаются и не имеют какого-то определенного разграничивающего рубежа. Но в средних и особенно в нижних частях бассейнов рек, стекающих с Сихотэ-Алиня, и на западных и восточных склонах они имеют уже достаточно выраженное разграничение по вторичным лесам и гарям.

Еще 30 лет назад группировки кабарги Сихотэ-Алинского заповедника составляли единое целое с окружающими их объединениями. Обмен особями через географические преграды был интенсивен и существенно не отличался от показателей расселения особей внутри единой популяции ($\approx 10\%$ от ее численности в среднем за год; Зайцев, 1991а). Но с 1990-х годов, с началом активной эксплуатации окружающих заповедник хвойных лесов и многократно усилившегося браконьерства, увеличилась изоляция между «заповедными» и «незаповедными» группировками. В бассейнах рек Джигитовка, Таежная и вдоль восточной границы заповедника число переходящих из заповедника на соседние участки кабарог сократилось в десятки раз (рис. 33), так же как и плотность кабарги на неохраямой территории. Население кабарги бассейна р. Таежной (в заповеднике и вне его) ранее представляло собой в значительной мере самостоятельную группировку, частично отделенную от группировки бассейна р. Кемы и от южных группировок высокими и на многих участках безлесными водоразделами. После значительного падения численности кабарги на части территории бассейна вне границ заповедника эта группировка фактически разделилась на две части в пределах одной популяции. Группировка заповедника несет основную

нагрузку по воспроизводству обоих объединений, а «незаповедная» существует в зоне повышенной смертности. В 2004–2006 гг. мы наблюдали несколько случаев перехода кабарожек (в возрасте 1–3 лет) из заповедника и «оседание» их в удалении от его границ. В 1990-х годах наблюдалось снижение численности заповедной группировки, связанное отчасти с выселением молодых особей на свободные места вне заповедника. В случае полного разрушения местообитаний кабарги на незаповедной территории оставшаяся группировка заповедной части бассейна будет представлять самостоятельную, частично изолированную популяцию. Ее общая численность к 2004–2005 гг. составила около 250–300 особей. Если принять во внимание, что для кабарги, как и для других млекопитающих (Frenklin, 1980; Senner, 1980), минимальное количество размножающихся особей (эффективная численность) должно быть около 50, то данная популяция или метапопуляция может существовать не менее 150 лет.

Таким образом, слабо дифференцированные группировки, обитающие на площади в сотни тысяч гектаров (численностью в сотни и тысячи особей) и состоящие из еще менее изолированных друг от друга (в прошлом и в настоящее время) метапопуляций, включают несколько самовоспроизводящихся потенциальных популяций. Каждая из них может быть самостоятельным объектом охраны. Все три основные группировки кабарги заповедника обладают свойствами самостоятельных популяций (Зайцев, 2005б). Они имеют значительные резервные возможности для самовоспроизведения, и многие меньшие группировки в их пределах в случае их изоляции способны к дальнейшему существованию. Какой-либо адаптивный генетический и морфологический признак, возникший в малой популяции (в очаге становления), свободно распространяется внутри нее, но медленнее — через слабый изоляционный барьер — в соседние популяции. Кроме географических и биотопических препятствий данным изоляционным барьером может служить зона с разреженной плотностью населения кабарги.

Приведенные выше данные указывают, что на обособление естественных группировок первоепенное влияние оказывают рельеф и характерная для гор неравномерность распределения растительности (хвойных и лиственных лесов, гарей и др.) и других необходимых для вида условий жизни. Особенности распространения лесной растительности и прежде предопределяли степень изоляции группировок друг от друга. Изоляция между группировками в значительной мере возникает в связи с избеганием кабаргой безлесных пространств, гольцов по хребтам и в долинах, обширных гарей и молодых лиственных лесов и преимущественным предпочтением местооби-

таний в горных темнохвойных лесах. Как уже было сказано выше, в ходе длительной эволюции у кабарги сформировался комплекс топических реакций, ориентированный на обитание в густых затененных хвойных лесах (Зайцев, 1983, 1991а). Данная поведенческая регуляция распределения населения кабарги в целом способствует более значительной дифференциации ареалов географических и элементарных популяций и несколько снижает интенсивность обмена особями между ними в случае наличия географического, биотопического препятствия.

Более полная изоляция группировок друг от друга наблюдается в зимнее время. В вегетационный период густая листва и затененность в лиственном лесу создают возможности для выселения животных на отдаленные территории.

2. Пространственная структура и функционирование парцелл, участки обитания и территории. При создании сети небольших охраняемых природных территорий типа воспроизводственных участков необходимо учитывать специфику распределения особей внутри единой популяции и естественную дифференциацию их населения в небольшие группировки. Минимальная группировка кабарги с числом особей 11–16 (по наблюдениям) обычно заселяет часть одного или двух соседних горных кряжей у одной или нескольких вершин (Зайцев, 1991а). Она представляет собой объединение знакомых друг другу соседних особей, поэтому может быть названа «парцеллярной группировкой» (Наумов, 1967). Каждая парцелла

заселяет небольшое пространство (до 700–1500 га) в течение многих лет. Подобные объединения кабарги отмечены на Алтае и в Восточной Сибири (Приходько, 2003).

Ключевым определением для описания системы распределения особей и взаимодействий между ними является «участок обитания» («home region», «home range» — Seton, 1909; Bart, 1943; и др.). Участок обитания — площадь или структурированное пространство, используемое животным или их группой в течение какого-либо достаточно длительного периода времени, ограниченное их перемещениями и удовлетворяющее их каждодневные потребности (Зайцев, 2000). «Территорией» в этологии обозначается охраняемая часть участка обитания (Noble, 1939; Bart, 1943). У животных разных систематических групп территориальное поведение, направленное на разграничение территорий, в своем крайнем выражении преобразуется в охрану небольшой зоны вокруг себя или социальных партнеров. У многих видов копытных и других зверей наблюдается целая система участков обитания (первого, второго, третьего и т. д. уровней), или центров активности, которые животные используют в течение определенного времени — от нескольких часов до месяцев или всей жизни (Зайцев, 2000). У многих кабарог система центров активности ограничена двумя-тремя уровнями: участками, где они родились, и центрами активности на постоянном участке. Многие кабарги, особенно самцы, используют участки этих уровней всю жизнь, постепенно их развивая.

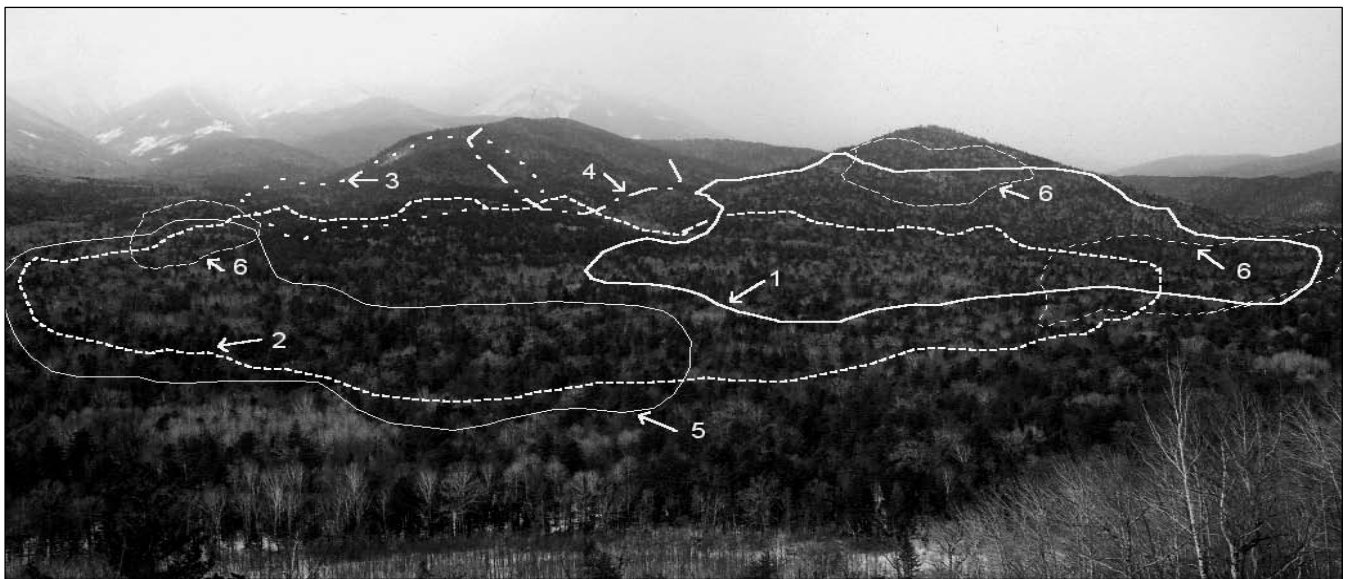


Рис. 34. Расположение участков обитаний кабарог парцеллярной группировки в бассейне р. Серебрянки (Сихотэ-Алинский заповедник) в феврале—марте 2004 г.: 1 — самца (≥ 4 лет), доминирующего в парцелле; 2 — самца (≥ 3 лет), субдоминанта; 3 — самца в возрасте 2–3 лет; 4 — взрослого самца из соседней парцеллы; 5 — самки, имеющей большой участок; 6 — других самок. Абсолютные высоты гор от 544 (ближние вершины) до 1248–1436 м над у. м. (хребет Поднебесный-Дальний), диапазон высот — 1200–1300 м. Снято широкоугольным объективом.

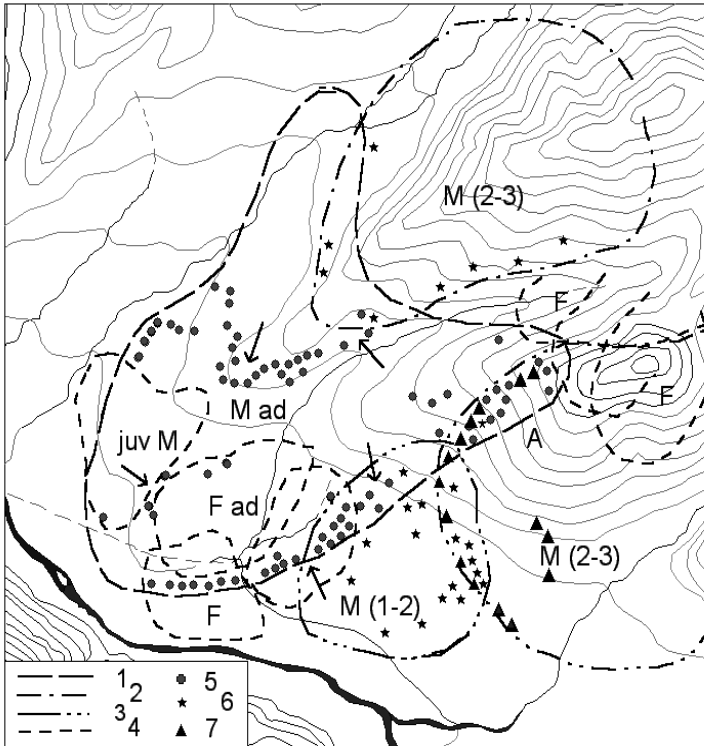


Рис. 35. Расположение участков кабарог одной парцеллы в январе—марте 1977 г. на ключевом участке «Зимовейный»: 1 («M ad» на схеме) — самца-доминанта; 2 («M (2-3)») — 2-3-летних самцов; 3 («M (1-2)») — самцов 2-го года жизни; 4 («F ad», «F») — взрослых и молодых самок; 5 — метки хвостовой железой самца-доминанта; 6, 7 — метки молодых самцов; А — центр парцеллярной группировки; стрелки — зоны интенсивного мечения, сохранившиеся до 2004 г.

В отличие от многих других видов копытных структура популяции кабарги основана на круглогодичной территориальности (Зайцев, 1983). Взрослые особи защищают значительную по размеру территорию весь год. Места обитания группировок, устойчивых в течение многих лет, приурочены к хвойным и смешанным лесам (рис. 34). Конфигурация расположения участков обитания особей зависит от расположения растительных сообществ по склонам гор, прежде всего от соотношений площадей спелых и старовозрастных хвойных и смешанных лесов и вторичных лиственных сообществ. Левый край на фото одного из стационарных участков в Сихотэ-Алинском заповеднике (рис. 34, а также рис. 35), расположенный за ключом, покрыт вторичными лесами, возникшими после пожаров начала XX в. (Арсеньев, 1921). В течение многих лет кабарожки очень редко заходили в лиственные леса за границей обширного хвойного массива. Во вторичном лесу, тянущемся на 35–40 км к побережью океана, редкие группировки, состоящие из нескольких особей каждая, и отдельные кабарги населяют островки восстанавливающегося хвойного леса, лиственничники с рододендроном, нередко по крутым

склонам у скал. Неравномерность распределения группировок характерна и для сплошных хвойных лесов. Однако во многих случаях отделить на местности одну группировку от другой удается с трудом — кабарга сплошь заселяет обширный лес. Выделить парцеллы в этих случаях возможно предварительно по концентрации следов, но во многих ситуациях лишь по смещениям участков обитания особей в общий центр парцеллярной группировки, выявленным в ходе многолетних наблюдений (Зайцев, 1983, 1991а).

2.1. Участки особей и факторы, влияющие на их размеры и структуру. Пожалуй, впервые на существование у кабарги постоянного участка обитания размерами до 300 га обратил внимание С. К. Устинов в Восточной Сибири. Впоследствии были проведены исследования системы пространственного распределения особей и регулирования их отношений друг с другом в северной и южной частях ареала, в естественных и искусственных условиях содержания (Зайцев, 1975, 1978, 1982, 1983; 1991а, б; Соколов, Приходько, 1979а; Соколов, Приходько, Собанский, 1988; Приходько, 1984, 2003; Green 1985; и др.). Было выяснено, что особи разного пола и возраста имеют неодинаковые по размерам участки (Зайцев, 1978; и др.; рис. 35; табл. 3, 4).

Наибольшими участками обитания обладают самцы возрастной группы 3 лет и более, наименьшими — молодые кабарги обоих полов и взрослые самки. Уже к концу весны 1-го года жизни и особенно на 2-й год площади участков самцов значительно возрастают, хотя наблюдаются большие вариации размеров их участков. На 3-й год жизни участок самца становится еще больше, и к 3–4-летнему возрасту достигает максимума, значительно изменяясь по крайним значениям в зависимости от конкретных условий в местах обитания и структуры парцеллы. У самцов в возрасте не менее 8–9 лет наблюдалось уменьшение участков: в первую зиму, например, с 300–250 до 90 га, а затем и более быстрое.

Значительный диапазон площадей, используемых особями в течение месяца и больше, характерен для самок и молодых кабарог. Размеры участков самок в сравнении со взрослыми самцами больше связаны с распределением и количеством пищи, числом соседей того же пола, защитными и комфортными условиями в хвойных лесах. Минимальные размеры участка, необходимого для жизни кабарги в Сихотэ-Алине при питании лишайником, ранее были определены в 8–10 га. Подобные участки имели самки в местах значительной концентрации лишайника, например в ельниках верховий р. Таежной до 1990-х годов.

Таблица 3

Размеры участков обитания кабарог (период наблюдений не менее 1 месяца), га

Половозрастная группа, сезон	Статистические характеристики						
	n	Пределы площади		Среднее	Дисперсия	Асимметрия	Экссесс
		min.	max.				
Самцы и самки до 1 года	4	10–21	34	28,0	30,00	–0,487	0,256
Самцы, 1–2 года, осень — весна	13	30	90	63,5	372,44	–0,566	–0,508
Самцы, 2–3 года, осень — весна	6	90	180	123,3	1346,67	0,695	–1,007
Самцы, 3–8 лет, осень — весна	11	90	380	202,7	7081,82	0,846	0,666
Самки старше 1 года	14	8–10	80	38,9	458,38	0,714	–0,355

В предгонный и особенно в брачный период (ноябрь—декабрь) размеры участков обитания самцов увеличиваются. Это характерно для самцов уже 2-го года жизни. В некоторых случаях наблюдается и возрастание площади участка самок. Значительные вариации величины участка у самцов маскирует возрастание их размеров в период гона. Однако, по многолетним данным слежения за привыкшими самцами, расширение участка обитания в гон и дальнейшее его сужение весьма характерны (рис. 36). Если принять за нулевое значение размер участка в период гона, то уменьшение (отклонение) его размеров со 2-й половины января (иногда и с начала января) по апрель достоверно ($p < 0,001$). Весенне-летнее расширение участка наблюдается со 2-й половины апреля, в мае. В зависимости от влажности лета, обилия гнуса и других паразитов величина участков может претерпевать несколько флуктуаций в течение бесснежного периода.

Размеры участков обитания особей, как некоторая пространственная «проекция» суммарной адаптации к условиям существования, до определенных пределов варьируют в разных популяциях, что предопределяет, видимо, и некоторые геогра-

фические различия в величине площади, осваиваемой особями. Небольшие участки были отмечены у южных подвидов кабарги: *M. m. chrysogaster* (син. *M. sifanicus*) в Непале — всего 4–10 га при небольшой плотности населения (радиослежение, Kattel, 1990); в Китае — 5–10 га при плотности до 73 особей на 10 км² (Zheng, Pi, 1979); в Тибете — 18 га (радиослежение самца второго года жизни; Harris, Cai, 1993); у самца в Индии — 31,6 га (Green, 1985). Вопрос о том, каковы пределы изменчивости размеров участков обитания у кабарги в разных географических регионах, остается в целом открытым, так как исследователи применяют разные способы определения данной величины, и не исключено, что в некоторых случаях указанные цифры относятся к размерам центров активности. Тем не менее, исходя и из этого предположения, размеры участков кабарог в южных широтах выглядят меньшими, чем у представителей северных популяций, или по крайней мере соответствуют их наименьшим размерам.

Зависимость размера участка особи от числа соседей того же пола, чьи участки примыкают или накладываются на ее участок, неоднознач-

Таблица 4

Результаты сравнения средних размеров участков обитания кабарог (критерий Манна-Уитни)

Показатель	Сравниваемые диады				
	Молодые особи / самцы 1–2 лет	Самцы 1–2 года / самцы 2–3 лет	Самцы 2–3 лет / самцы от 3 до 8–9 лет	Самцы от 3 до 8–9 лет / самки старше 2 лет	Взрослые самки / молодые самки и самцы
Z	–2,4806	–2,772	–1,600	–4,1524	–1,032
Достоверность, p	0,013	0,0056	0,110	0,00003	0,302

на, здесь наблюдаются разные вариации. Слабая отрицательная связь данных параметров описывалась для взрослых самцов (с 3 лет) уравнением: $S_{m3} = 3,255 - 0,027n$, где n — число соседей того же пола. У самцов 2-го года жизни увеличение участков сопровождалось небольшим увеличением числа соседей: $S_{m1} = 1,442 + 0,052n$. Наибольшая отрицательная зависимость величины участка от числа соседей проявляется у взрослых самок: $S_f = 1,442 - 0,069n$. В изображенном на рис. 35 случае концентрация из 3 самок и молодого самца в кедровнике долины реки с пихтой и лиственницей сопровождалась увеличением компактности их участков. При сокращении количества самок (1978–1979 гг.) их участки за то же время наблюдений были больше. В 2004 г. самки, придерживаясь хвойного леса долины, имели значительно бóльшие участки (рис. 40), перемещаясь то в одну, то в другую часть леса. Увеличение числа соседей способствует возникновению более компактного объединения особей разного пола. Однако количество соседей того же пола ограничено 5–6 особями, обычно меньше.

Самки и молодые животные создают основной эффект увеличения плотности группировки в связи с небольшими размерами их участков обитания. В их распределении всегда заметна сосредоточенность (и филлопатрия) в конкретных местах по несколько особей, нередко до 2–3 на площади 10 га, хотя их участки обитания больше.

Поведенческий механизм регулирования размеров и конфигурации участков обитания реализуется с участием характерного уровня двигательной активности, оцениваемого, например, по длине суточного хода, и системы ориентировочных реакций, ответственных за форму траекторий движения. Самки и особи обоих полов 1-го года жизни в течение всей зимы нередко проходят за сутки всего 500–700 м. Обычно их путь имеет множество зигзагов, пересечений, набродов у упавших деревьев с лишайником. При большом числе самок-соседей траектории их перемещений ограничены компактным участком с единственным сдвигаемым центром активности. При небольшом числе соседей характерно переложное использование участка. В этом случае его размеры могут значительно возрастать (предельно в 8–10 раз).

Между расстояниями, проходимыми особями разного пола в течение суток, различия вполне достоверны, как и между расстояниями, проходимыми самцами разных возрастных групп. Однако возрастание длин суточных ходов у взрослых самцов сопровождается увеличением варьирования данного показателя. Поэтому в феврале—апреле во время отдыха в центрах активности протяженность их суточных ходов была сопоставима с таковыми самцов 2-го года жизни (табл. 5–8). Изменчивость длины хода по крайним значениям не маскирует различия показателя «р» для взрослых самцов в период гона и после (табл. 8). Увеличение размеров участков самцов со 2-го года жизни сопровожда-

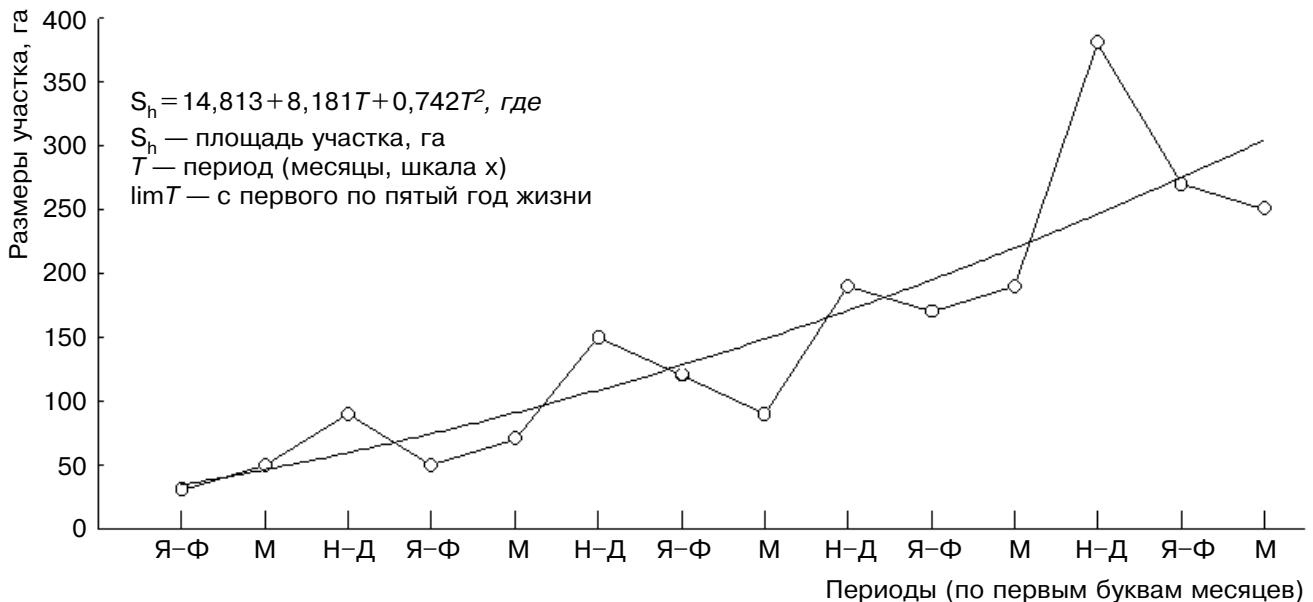


Рис. 36. Периодические сезонные и многолетние изменения размера участка обитания самца кабарги, начиная с первого года жизни (с 1977 по 1981 гг.). По оси X указаны месяцы каждого года наблюдений: Я-Ф — январь—февраль; М — март; Н-Д — ноябрь—декабрь. На сезонные изменения накладывается увеличение размера участка с возрастом животного (положительный тренд), описываемое в данном случае полиномиальной регрессией. Значительное расширение участка на 4-й год жизни самца произошло в связи с захватом им центрального участка в парцелле, после чего наблюдались сокращение размеров участка и его стабилизация на уровне 200–250 га.



Рис. 37. Во время патрулирования участка самцы обычно перемещаются длинным шагом, переходя на легкую рысь.

ется возрастанием длины суточных перемещений (табл. 5–8). Максимальные (по средним значениям) расстояния за сутки проходят взрослые самцы, начиная с 3-летнего возраста, а в некоторых случаях и 2-летние самцы. Соотношение между средними расстояниями, проходимыми самцами за сутки, и размерами их участков обитания (в га) в Сихотэ-Алине, по данным 1974–1983 гг., было достаточно высоким: $r_s = 0,949$; $p < 0,000002$.

Возрастание суточных перемещений самцов, особенно взрослых, связано с развитием у них поведенческого комплекса патрулирования участка обитания. Патрулируя участок, самцы обходят значительные площади в поисках меток соседей, других особей, отыскивают свои метки и перемаркировывают их. Количество меток и экскрементов (см.: Ольфакторно-оптическая...), оставляемых самцами в течение суток, как и сама длина суточного хода, во многом зависит от включения отрезков пути с патрулированием. Число меток экскретом хвостовой железы и маленьких кучек помета возрастает с увеличением длины хода ($r_s = 0,827$; $p = 0,000$ — для меток и $r_s = 0,497$; $p = 0,018$ — для экскрементов), но значительно варьирует. Увеличивается скорость их движения вплоть до легкой рыси (рис. 37) и галопа. Особенно значительно возрастает длина суточного хода самцов в период гона. В это время они почти ежедневно отправляются в дальние патрулирования, посещают места, где кабарги не живут, например вторичные леса на удалении до нескольких километров от своих группировок, активно отыскивают других особей, особенно самок. Как следствие, в это время расширяются их участки обитания — в отдельных случаях до 400–600 га.

В январе, после гона, длина суточных переходов постепенно уменьшается, а периоды между патрулированиями возрастают до несколь-

ких суток в феврале и марте. Между патрулированиями самцы сутки или несколько (до 2–5) интенсивно собирают пищу и отдыхают в центрах активности своих участков. В течение суток, патрулируя участок (территорию), самец обходит лишь часть периферии участка, гораздо меньшую, чем его периметр. В период с февраля по апрель весь участок обходится самцом за 4–5 патрулирований в течение приблизительно 1–1,5 недели и больше.

После гона преобладание периодов активного поиска пищи и отдыха сопровождается формированием одного или нескольких центров активности на участке самца. Центром активности мы называем область на участке более высокого уровня (Зайцев, 2000), в пределах которой животное провело большую часть времени (нередко 80–90% от общего за период наблюдений). Она выделяется на фоне остальной части участка (периферии) сгруппированностью (плотностью) траекторий перемещений, охватывающих места отдыха, а для кабарги — и интенсивного сбора пищи. Более строгое определение учитывает распределение времени и частот посещения разных частей или зон участка. В идеале частота посещения и время,

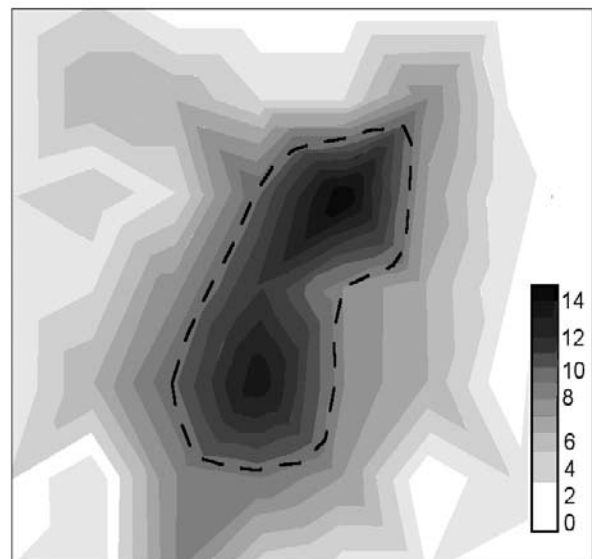


Рис. 38. Распределение частоты посещения участка обитания взрослым самцом кабарги. Участок представлен в виде квадратной матрицы. Шкала — число регистраций заходов самца в секторы (квадраты); изображено моделируемое число посещения (при регистрации в соседних квадратах различий со средним шагом 2 посещения). Пунктир — расположение центра активности (не менее 70% от общего числа посещения), состоящего из 2-х подрайонов.

Таблица 5

Протяженность суточных перемещений (м) кабарог разного пола и возраста по данным троплений в 1975–1978 гг., Сихотэ-Алинь

Показатели	Самки, декабрь—апрель	Самцы, месяцы									
		Возрастная группа					Взрослые, вид деятельности				
		Взрослые, старше 3 лет		2–3 года		1–2 года		Патрулирование		Отдых	
XI–XII	I–IV	II–IV	XI–XII	II–IV	II–IV	II–IV	XI–XII	II–IV	II–IV	XI–XII	
n	21	6	26	10	12	8	15	6	13	3	
Среднее	747,6	3055,0	1957,3	1155,0	1344,2	1565,0	2728,7	3428,3	1212,3	1893,3	
Дисперсия	25 569,1	592 190	783 180,5	88 116,7	391 554	214 514	320 298	482 536,7	81 035,9	8133,3	
Минимум	560	1980	750	820	900	950	1800	2450	850	1800	
Максимум	1050	3990	3990	1800	3100	2200	3990	4280	1800	1980	

Таблица 6

Сравнение средних значений протяженности суточных ходов кабарог разного пола и возраста (критерий Манна-Уитни)

Показатели	Сравниваемые диады					
	Взрослые самки / взрослые самцы	Взрослые самки / самцы 1–2 лет	Взрослые самки / взрослые самцы в периоды отдыха	Самцы 2–3 лет / взрослые самцы	В ноябре—декабре: самцы 1–2 лет / взрослые самцы	В феврале—апреле: самцы 1–2 лет / взрослые самцы в периоды отдыха
Z	-5,769	-5,034	-4,270	-3,109	-3,009	-0,840
p	0,000	0,000	0,000	0,0019	0,0026	0,401

Таблица 7

Сравнение средних значений протяженности суточных ходов самцов кабарги разных возрастных групп (критерий Манна-Уитни)

Показатели	Сравниваемые диады				
	Взрослые самцы в ноябре—декабре / феврале—апреле	В ноябре—декабре: взрослые самцы / самцы 2–3 лет	В феврале—апреле: взрослые самцы / самцы 2–3 лет	В ноябре—декабре: взрослые самцы / самцы 1–2 лет	В феврале—апреле: взрослые самцы / самцы 1–2 лет
Z	2,195	3,416	2,685	3,009	2,051
p	0,028	0,006	0,007	0,003	0,040

Таблица 8

Сравнение средних значений протяженности суточных ходов взрослых самцов кабарги во время патрулирования и отдыха (критерий Манна-Уитни)

Показатели	Сравниваемые диады			
	Всего за зиму: патрулирование / отдых	Патрулирование (всего за зиму) / отдых в январе—марте	Патрулирование в ноябре—декабре / январе—апреле	Отдых в ноябре—декабре / феврале—апреле
Z	5,0166	4,468	1,752	2,556
p	0,000	0,000	0,0798	0,011

проведенное кабаргой вблизи центра участка обитания и на периферии, описываются законом нормального статистического распределения (Зайцев, 1991а, 2000). Но в большинстве реальных ситуаций распределение частот посещений зон участка обитания обладает многовершинностью (рис. 38). Размеры центров активности таковы, что обеспечивают животное необходимым количеством пищи, комфортными и другими условиями.

И центры активности, и участки обитания в целом отличаются по форме от идеального эллипса. Размеры центра активности или их совокупности на участке взрослого самца (в среднем 18–33% площади участка) могут возрастать в период гона или при дестабилизации парцеллярной группировки, например в период смены территориального доминанта. По своим абсолютным размерам центры активности участка взрослого самца немного больше размера участка обитания самки или молодой особи, т. е. $S_{mz} \approx \lim (S_{f,j} \sim 1,5S_{f,j})$. У взрослых самцов и части самок в стабильных группировках центры активности довольно компактны, имеют более-менее постоянную локализацию на местности в течение многих лет.

На участке обитания взрослого самца центры активности не обязательно занимают центральное геометрическое положение. Нередко они располагаются вблизи периферии участка, но в удалении от центров активности взрослого самца-соседа.

Между центрами активности соседей нередко расположены зоны активного мечения. Но центры активности соседних самок и молодых могут почти вплотную примыкать друг к другу, как и их участки обитания. В плотных группировках при концентрации в местах обилия пищи самки попеременно посещают одни и те же упавшие деревья с лишайником.

2.2. Структура парцелл и взаимодействие между ними. Наименьшее число особей в парцеллярном объединении, по наблюдениям в Сихотэ-Алине, составляло 4–5, наибольшее — до 12–16. В состав многих парцелл входило по одному взрослому самцу и до трех самцов младших возрастных групп 2–3 и 1–2 лет. Но некоторые парцеллы включали и по 2 самца возрастной группы 3 лет и старше.

Число самок старше года (всего до 7–8 особей) было нередко больше, чем самцов, или равнялось ему. Но по отношению к самцам старшей возрастной группы, участвующим в размножении, в четырех группировках оно явно возрастало: за период 1974–1983 гг. от 1:5 до 1:75. Во время снижения численности кабарги в состав парцелл входило всего по 1–3 самки, и соотношение было даже в пользу взрослых самцов — до 2:1. Количество особей, образующих группировку, может меняться в 1,5–2-кратном размере в течение нескольких лет, чему способствуют хищники и выселяющие

ся из парцеллы особи. Соответственно флуктуируют, но не прямо пропорционально численности и размеры района, заселенного парцеллой: от 600–650 га и менее до 1000–1500 га. Небольшие группировки в парцелле, состоящие из одного взрослого самца и 2–4 самок репродуктивного возраста, представляют собой репродуктивные объединения, к которым примыкают более молодые самцы и самки. Число таких агрегаций (пар, территориальных гаремов, см. ниже) в парцеллах составляло от 1 до 3 в зависимости от числа самцов и самок репродуктивного возраста. На рисунках представлена пространственная структура группировок в период высокой (рис. 35) и низкой (рис. 40) численности кабарги.

Непостоянная часть группировок состоит из расселяющегося молодняка, особей, выселившихся из других объединений при возрастании глубины снежного покрова или в связи с конкуренцией с территориальными особями. В 1974–1982 гг. встречи таких зверей часто происходили со второй половины осени и в период гона. Вторая волна расселяющихся кабарог наблюдалась к окончанию зимы и весной. Среди переселенцев встречаются самцы возрастных групп 1–2 и 2–3 лет. Если самец поселялся в пограничных участках парцеллы, то в зависимости от ситуации с возрастом происходили смещения его участка ближе к центру одной или другой парцеллы. В парцелле «1» смещения участков самцов весь период заселения ими центра группировки происходили вполне закономерно по направлению с соседнего края и через хвойный лес в долине реки (стрелка на рис. 39). Каждая парцелла имеет свой центр, в который при смене доминирующих особей, прежде всего самцов, направлены смещения участков самцов и части самок. На площади центра обычно сосредоточено достаточное, однако не обязательно наибольшее количество лишайника. Участки леса с обилием пищи в центре и вблизи него заселяли обычно самки. Взрослые самцы использовали менее продуктивные соседние площади. Центры группировок, как правило, приурочены к горным крыжам, а на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня — к склонам у высоких вершин (до 400–600 м над у. м.).

Участки самок, как правило, расположены в пределах участков самцов, с которыми они образовывали пары в период гона. Но часть самок смещают участки, особенно в случае малого числа самок-соседей, или последовательно используют удаленные друг от друга площади леса. В случае, изображенном на рис. 40, одна

из самок (4) имела большой участок, используя его переложно. Другие самки последовательно меняли участки: одна из них — участки 1, 2, 3, другая — 5 и 6. Меняя участки, самка 1 вышла за пределы участка взрослого самца, с которым имела контакты на своем первом участке. В то же время самка 7 сохраняла место локализации своих перемещений в течение всего периода. В 1974–1983 гг. в обозначенных местах наблюдались плотные концентрации самок (рис. 35), обитавших здесь многие годы. Размеры участка взрослых доминирующих в группировке самцов, значительно большие, чем у самок и молодых, позволяют располагаться в их пределах участкам нескольких самок.

Парцеллярные группировки различаются и степенью изоляции друг от друга. В случае, изображенном на рис. 39, парцеллы как круг знакомых друг другу особей, поддерживающих контакты друг с другом, имели «эстафетный» характер (Зайцев, 2005б). В этом случае часть особей одной группировки поддерживала нередкие контакты с членами других парцелл (зоны «б» на рис. 39), прежде всего с самцами, но также и с самками. Круг знакомых друг другу особей постепенно

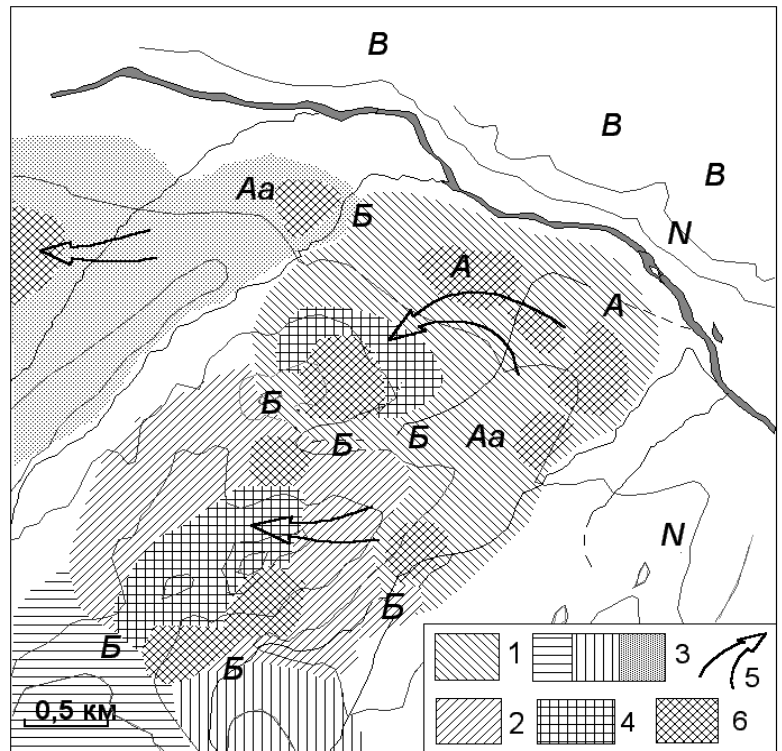


Рис. 39. Распределение парцелл эстафетного типа на ключевом участке «Зимовейный»: 1, 2, 3 — участки, занятые особями разных группировок; 4 — центральные области первой и второй парцелл; 5 — смещения участков обитания доминирующих самцов в центры парцелл; 6 — места обычного обитания самок и молодых. На схеме: А — места постоянного и Аа — не ежегодного обитания самок и молодых; Б — зоны мечения и обычных контактов особей соседних группировок; В — территории, редко посещаемые кабаргой; N — вторичные леса, где в период гона иногда появляются самцы.

меняется при продвижении вдоль водораздельных хребтов. Крайний случай (недифференцированных межпарцеллярных контактов) эстафетного взаимодействия парцелл друг с другом, возникающий, когда кабарга сплошь заселяет местообитания и ее распределение представлено репродуктивными группировками (участком самца, включающим гаремную агрегацию, или участком самца, образующего пару с самкой) и участками других особей в промежутках между ними, не характерен для природных местообитаний.

Дифференциации группировок друг от друга и их распределению способствует неоднородность рельефа вместе с мозаикой растительных сообществ. Например, пограничные зоны между парцеллами, изображенными на рис. 39, были приурочены к лощинам, седловинам перед подъемами на высокие горные вершины, к местам, поврежденным давними пожарами или с большой долей лиственных деревьев. Парцеллярным группировкам присуще частичное разграничение с сохранением определенного уровня контактов в течение всего года или в его определенные периоды. У хребта Сихотэ-Алинь в бассейне р. Таежной и в других местах парцеллярные группировки бывают почти изолированы друг от друга в многоснежную вторую половину зимы. Более изолированные друг от друга парцеллы обитают в мозаике обширных, восстанавливающихся после пожаров вторичных лесов. Однако их изолированность относительна, так как население кабарги этих местообитаний постоянно пополняется особями, выселяющимися из плотных репродуктивных группировок.

Объединяющими началами для особей каждой парцеллярной группировки являются совместная тенденция развития участков обитания и наличие общего центра объединения.

2.3. Постоянство структуры группировок и заселение особями мест обитания. В результате постоянно подновляемого обилия пищи в старовозрастных лесах особи и объединения в целом имеют постоянные в течение многих поколений кабарог места обитания. Обычно участки обитания особей значительно перекрываются, что создает большую плотность населения зверей. У взрослых самцов наложение площади участков соседей того же пола составляло от 10 до 40% площади участка каждого самца, у молодых самцов — от 5 до 60%, что зависело от места расположения участка. В период гона самцы нередко заходят далеко в глубь участка соседа. В других местах периферии формируется более «жесткая» граница, которую самцы переходят редко. Совмещение участков самок друг с другом в течение периодов слежения (1–3 месяца) нередко было меньше (5–30%). В местах концентрации самок наложение их участков друг на

друга незначительно, однако нередко посещения самкой участков соседок во время отсутствия одной из них.

Приблизительная, но вполне выраженная локализация участка обитания той или иной особи сохраняется в группировке в течение продолжительного времени. На протяжении всего времени исследований на стационарных участках (1974–1983 и 2004–2006 гг.) самки (и молодые) выявляли постоянную привязанность к сложным кедровникам с обильной пихтой в долине рек и ключей, к кедровникам с пихтой и лиственницей вблизи вершин водоразделов, к буреломным ельникам на склонах. Иллюстрацией этого положения служат рис. 35 и 40, на которых заметно, что на протяжении около 30 лет места расположения участков самок на нашем основном стационарном участке были почти одними и теми же.

Участки обитания самцов изменяются по размерам и контурам, а участок претендента на доминирование в группировке смещается в общий центр парцеллы. Место, откуда происходит развитие участка самца и территории в котором он провел первый год своей жизни, представляет собой его юношеский участок (Зайцев, 1983, 1991 а). Он располагается в местах с хорошими трофическими, защитными и комфортными условиями, соответствующими условиям на участ-

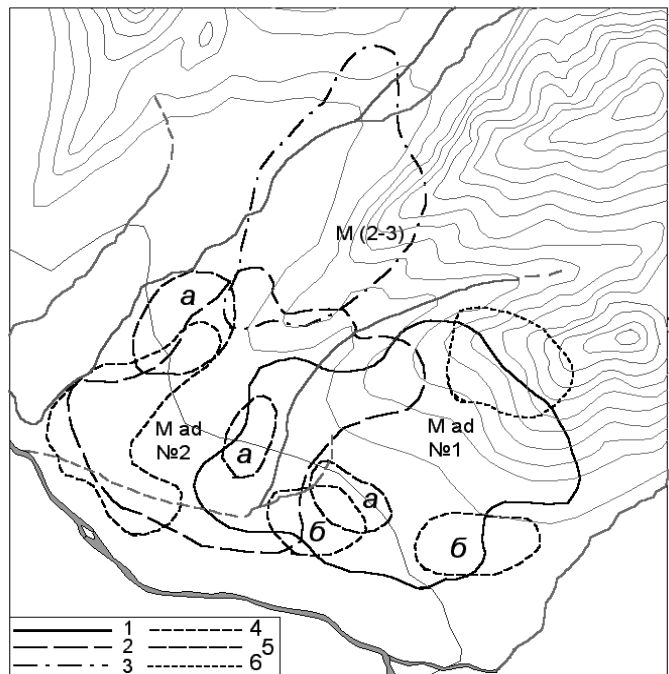


Рис. 40. Расположение участков кабарог в парцелле 1 (см. рис. 39) в феврале–марте 2004 г.: 1 (на схеме «M ad №1») — самца-доминанта; 2 («M ad №2») — самца в возрасте ≥ 3 лет; 3 («M (2-3)») — самца 3-го года жизни; 4, 5, 6 — участки самок; а — сменяемые участки одной самки; б — другой самки. С 1974 г. юношеские участки доминирующих самцов частично располагались на участках самок 4 и 5.

ках взрослых самок, с которыми молодой самец нередко соседствует. Развивая свою территорию и смещая участок ближе к центру группировки, самец выказывает большую привязанность к юношескому участку, включая его в свою охраняемую территорию. Однако через 3–4 года после утверждения самца в качестве доминанта и занятия им центра группировки связь с юношеским участком ослабевает, особенно если он удален от данного центра. В этих случаях происходило занятие места юношеского участка другим молодым самцом первого или второго года жизни, а также самкой. Если молодому самцу удавалось обосноваться в данном месте, то он развивал свой участок почти так же, как и предшественник.

В период 1974–1982 гг. произошло три сменяемости доминантов в одной из парцелл (Зайцев, 1983, 1991а), и каждый раз форма участка, траектории путей патрулирования нового доминанта имели значительное сходство с таковыми предшественника. Через 6–8 лет, старея, доминирующий самец в течение года — полутора значительно уменьшал размеры своей территории и вскоре исчезал. Эти данные согласуются с наблюдениями за морфологическими изменениями у кабарог в вольере: старение происходит быстро, и всего через год самцы погибают (Приходько, 2004). В 2004–2005 гг., наблюдая за самцами-соседями, я отмечал почти то же расположение центров активности самцов, что и в 1974–1982 гг.

Преемственный характер имеет и заселение пространства группировок самками сменяющихся поколений. Эта преемственность в целом обусловлена экологической устойчивостью растительных сообществ. Все пространство группировок подразделяется на систему ячеек-вакансий, которые соответственно полу, возрастной группе и иерархическому положению заселяют особи объединений. Плотная «упаковка» группировок обычно приводит к выселению большей части молодого пополнения за ее пределы. Количество расселяющихся по разным причинам особей в популяции кабарги Сихотэ-Алиня достигает в среднем 10% (от 0 до 14–15%) за год от общей ее численности (Зайцев, 1991а).

Если учесть, что минимальные размеры участка самок и молодых кабарог достигают всего 8–10 га в течение 1–2 месяцев при благоприятных трофических условиях, то при плотной «упаковке» их территорий друг с другом может возникать локальное уплотнение с показателями 10–13 особей на 1 км². Близкая к данной величине плотность наблюдалась в концентрациях в буреломных ельниках верхней части бассейнов рек и ключей, в кедровниках с пихтой, лиственницей долин крупных рек. Условия для столь плотных агрегаций на больших площадях (свыше 100–150 га) в естественной среде обитания не реализуются. Участок обитания

взрослого самца может сокращаться вплоть до размеров центра активности, составляющего всего 25–30 га. Этот предел для величины участка самца наблюдается иногда во вторую половину зимы в ельниках у высоких водораздельных хребтов. В этих случаях происходило также сужение площади парцеллярной группировки — до 150–200 га.

Поведенческие механизмы регулирования распределения особей и плотности населения

В настоящее время имеется описание комплекса поведения кабарог, имеющего значение в достижении адаптивности связи организма со средой обитания: к внешним экологическим факторам и социальным взаимодействиям животных друг с другом (Зайцев, 1978, 1983, 1991а и др.; Соколов, Приходько, 1979а, 1982, 1983; Приходько, 1984, 2003; и др.). Ниже из всего многообразия поведенческих актов кратко характеризуется поведение, непосредственно участвующее в механизме распределения особей в местообитаниях и группировках кабарги, влияющее на плотность населения и численность. В регулировании распределения особей принимают участие разные поведенческие акты и их агрегации в единицы более высокого уровня, согласно иерархическому принципу организации поведения (Tinbergen, 1952; и др.), что способствует и поддержанию популяционного баланса (Зайцев, 1991а).

1. Территориальное поведение и поддержание социальных связей. Под поведением, направленным на установление и поддержание расщепления особей относительно друг друга в сообществе, подразумевается система поведенческих актов, приводящая к формированию дистанций (в смысле статистических их распределений) между особями и к консолидации их в сообщества разных типов. По сути, данная система представляет развертку в пространстве результатов проявления основных активностей и форм поведения. В определении включена тенденция консолидации особей в сообщества, так как взаимодействие двух противоположных тенденций в поведении животных всякий раз приводит к формированию усредненных дистанций между особями группировок, начиная от ближних (контактной, индивидуальной, Hediger, 1961) до дистанций средних и дальних взаимодействий — стадной, видовой (Баскин, 1976), — целой системы коммуникативных, социальных дистанций взаимодействий (Зайцев, 1991а и др.). У кабарги были выделены следующие дистанции: контактная, индивидуальная (6–7 м), сенсорных контактов (не более 80 м), коммуникативного обнаружения партнера (обычно не более 200–400 м).

Молодые кабарожки появляются на свет в конце весны и в июне. Уже с раннего возраста в их поведении выявляются элементы присущей виду территориальной стратегии. Наблюдения в условиях искусственного содержания показали, что после завершения чувствительного периода (импринтинга), когда происходит установление связей между матерью и теленком (у кабарги — 2,5–4 часа после рождения), в поведении телят наблюдается тенденция к уединению (Приходько, 2003). В начале периода уединения теленок проводит на лежке 80–90% времени. В вольере мать следит за окружающей обстановкой, в дневное время сокращает число контактов с телятами до минимума. Через 15–19 дней после рождения тенденция к уединению ослабевала и к 2–3-месячному возрасту достигала минимума. Однако в июле и августе—сентябре в Сихотэ-Алине мы встречали кабаржат днем на удалении от нескольких до десятков метров друг от друга при отсутствии матери, а вечерами (с 19–20 часов) слышали их активные крики, призывающие мать. С 4-месячного возраста мать почти прекращает кормить телят молоком (Приходько, 2003), хотя лактация иногда продолжается до октября и ноября (Устинов, 1971), т.е. тесные связи молодых с матерью длятся до предгонного и гонного периодов.

Пространство, с которым знакомится теленок, постепенно увеличивается — вначале при следовании за матерью (что наблюдалось и в августе), а затем и во время самостоятельных перемещений. С возраста 15–17 дней у телят усиливается социальная активность. К возрасту 5 месяцев между самцами в вольере начинает формироваться иерархия, усиливаются антагонистические взаимодействия, приводящие к их пространственному разобщению (Приходько, 2003).

Уже в раннем онтогенезе в поведении кабарги выявляется тенденция индивидуализации с поддержанием больших дистанций. К октябрю—ноябрю молодые самцы и самки имеют уже обособленные друг от друга участки. Мы редко наблюдали, чтобы молодые особи поселялись рядом друг с другом. До начала мечения своего участка экскретом хвостовой железы (к 10 месяцам, в марте) молодые самцы не подвергались явной агрессии со стороны территориального доминанта даже в тех случаях, если они находились почти в центре активности взрослого самца или в зоне его активного мечения.

Количество контактов между особями значительно возрастает в период гона — в ноябре и декабре. В это время происходит формирование основных, поддерживаемых в дальнейшем территориальных и социальных отношений в группировке (Зайцев, 1991а). Второй период увеличения числа контактов, мечения и формирования социальных связей приходится на весну—лето. При нечастых

контактах на ближних дистанциях кабарга имеет характерную для копытных с морфологически опасными органами, например клыками у кабанов (Зайцев, 1996), но и несколько специфичную систему поведенческих актов для организации отношений между особями

Консолидация партнеров сопровождается возрастанием частоты и продолжительности контактов, особыми действиями между партнерами: подставление под чистку, позы умиротворения (рис. 41). В агонистическом поведении самцов характерны предупреждающие демонстрации — боковой стойки и клыков (рис. 42). Один из «наших» самцов демонстрировал это поведение даже нам после встречи меток другого взрослого самца. Поза подчинения почти идентична одной из поз, принимаемой подчиненной особью у кабанов (Зайцев, 1996). У кабарог, как и у кабанов, существует выражение явного подчинения. В Сихотэ-Алине, например, в декабре во время стычки молодой самец (1–2 лет) лег на крутом склоне, держа голову под наклоном вверх. Взрослый самец стоял недалеко, готовый к нападению, и не предпринимал никаких действий. Если взрослый совершал какое-либо движение, молодой самец издавал звук, напоминающий «кны-ы-ы-ы» (В. А. Соломатин). Звери дерутся ногами, совершая наскоки и нанося удары сопернику, самцы используют и клыки (рис. 43). Специфические позы для выражения разного отношения животных друг к другу дополняются изменениями двигательной активности, нападениями или отступлениями, композициями движений.

Подобно рогам у самцов оленей, клыки самцов кабарги представляют собой вторичный половой признак. Они имеют значение в выясне-

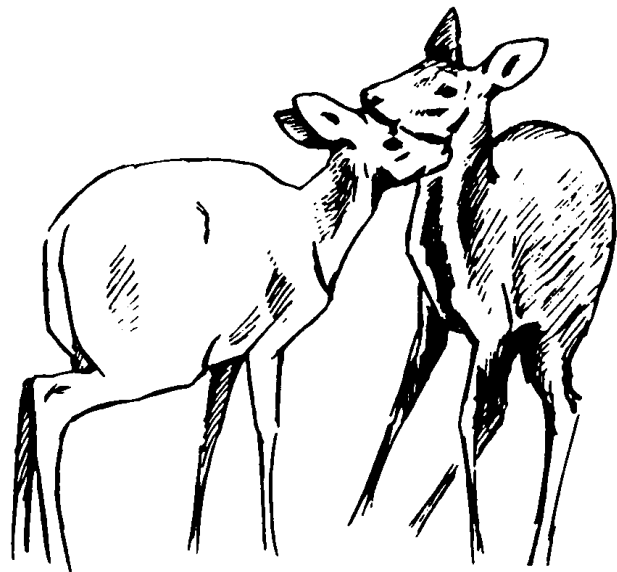


Рис. 41. Одна из поз умиротворения между доминирующей и подчиненной кабаргой (по: Соколов, Приходько, Смирин, 1981).

нии самцами отношений друг с другом, служат определительным признаком возраста самца. К возрасту 3 лет и старше они достигают размеров 4,5–5,5 см. В Сихотэ-Алине конфликты между самцами, использующими клыки, происходят не только в период гона, но и в другие месяцы. Самцы демонстрируют их соперникам, принимая позы угрозы, приподнимая верхнюю губу у клыков и вибрируя ею.

У кабарги особи обоих полов, молодые и взрослые, имеют на голове и внизу шеи яркую окраску из светлых продольных полос, срединной очень темной полосы и светлой полосы на щеках и нижней челюсти на серо-буроватом тоне (рис. 4, 5 и др.). Приходько (2003) придает ей значение видового маркера, по которому кабарги определяют принадлежность другой особи к своему виду. Но при специфичности данного признака у кабарги другие копытные и хищные, обладающие развитыми клыками (например, кабаны, барсуки), имеют схожую раскраску головы и шеи, которую в комплексе с приподнятой головой демонстрируют партнерам. Подобной раскраской обладали, вероятно, далекие предки копытных и хищных млекопитающих. Значительное развитие у кабарги специфической окраски, клыков самцов, особых поз при небольшом количестве агрессивных взаимодействий позволяет трактовать участие данных признаков морфологии и поведения как

эффективного средства предупреждения ожесточенных стычек.

Обычно уже в конце осени и в начале зимы в Сихотэ-Алине часть сеголетков обоих полов имеет обособленные участки, что, однако, не препятствует перекрыванию их участком взрослого самца-доминанта. Смена участка молодой особью бывает связана: а) с возрастанием числа и ожесточенности конфликтов со взрослыми или б) с самостоятельным выбором участка. Перемещения со сменой участков основаны на врожденной особенности поведения молодых, однако они стремятся вселиться на участки, где уже были их предшественники. Этим объясняется снижение интенсивности обмена особями между плотными группировками заповедника и частично истребленными группировками на неохраямой территории (см.: Пространственные группировки...).

Регулирование распределения особей с помощью поведенческих механизмов у кабарги, по обобщенным данным, включает: а) закрепленную у вида тенденцию поддержания контактов в системе дистанций коммуникации с повышенной тенденцией рассредоточения, избегания территорий соседей того же пола (или поддержание больших дистанций коммуникации), рано формирующаяся в онтогенезе; б) прямые агонистические, агрессивные взаимодействия, направленные на рассредоточение особей; в) развитое поведение маркировки участка обитания и социальных партнеров, организованное в пространственную систему распределения маркеров и столь же развитое адекватное распознавание визуальных и химических маркеров.

Территориальное поведение, т. е. защита части участка обитания, формируется у кабарги по отношению к особям того же пола, и данное явление менее распространяется на особей другого пола, входящих в территориальный гарем или пару. Между самцом-доминантом и молодым (до года) формирование территориальных отношений основано прежде всего на избегании подчиненной особью центра активности и интенсивно маркируемой части участка обитания при контактах, не имеющих характера выраженной агрессивности. Взрослые самцы проявляли интерес к следам и к самим самкам, появляющимся на их участке и редко выказывали агрессивные намерения по отношению к ним. Закреплению зашедшей самки вблизи центра активности самца препятствовала жившая здесь самка, с которой у самца были наиболее тесные связи.

Включить основной центр активности самца в состав «зоны агрессивности» его территории на основании редко наблюдаемых (или вообще отсутствующих) агрессивных контактов в этой зоне во многих случаях невозможно. Самцы-соседи избегают заходить в центры участков

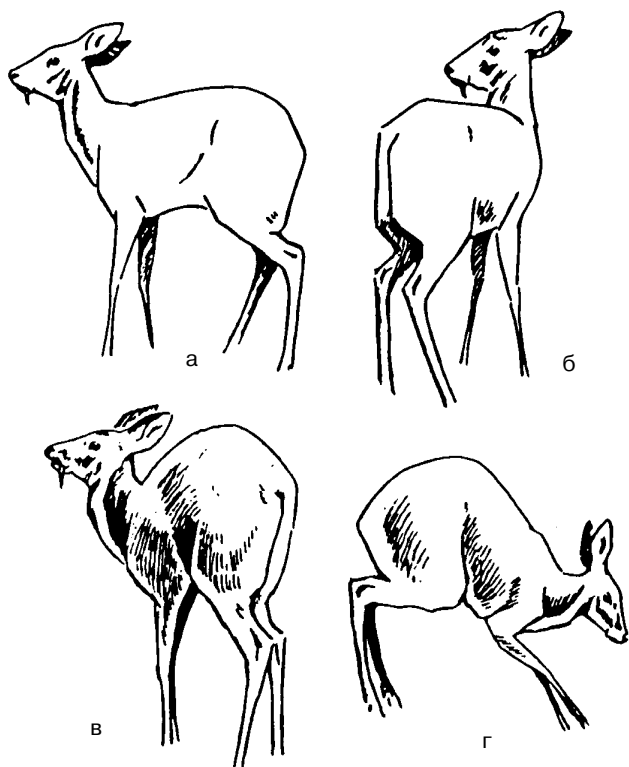


Рис. 42. Позы агонистического поведения: а — поза «высокой интенсивности»; б — боковая стойка; в — демонстрация клыков; г — поза подчинения (по: Соколов, Приходько, Смирин, 1981).



Рис. 43. Стычка между самцами кабарги: взрослым доминантом (вверху) и 2-го года жизни, который пытался вселиться на юношеский участок взрослого самца. Рис. автора.

друг друга, что и составляет основной критерий для их определения в качестве защищаемых территорий. Исключение — юношеский участок самца и некоторые места, с которых он временами сгоняет пытающихся вселиться самцов. Территория особи состоит прежде всего из основного центра активности, «защищенного» зонами интенсивного мечения. Дифференцировано с каждым из соседних самцов формируются территориальные связи.

Ольфакторно-оптическая коммуникация, ее значение. Самцы кабарги имеют комплекс развитых кожных специфических желез. Система химической коммуникации у кабарги направлена на поддержание сложившегося пространственного порядка между соседями, на захват и удержание территорий при небольшом числе агрессивных конфликтов.

Препуциальная железа имеет значение в мечении самцами участка обитания, привлечении самок и индуцировании у них эструса, что предполагалось ранее и было показано в естественных условиях обитания и в вольере (Щербаков, 1953; Шапошников, 1956; Устинов, 1967; Зайцев, 1983, 1991а; Соколов, Приходько, 1989; Приходько, 2003). В составе мускуса выделено более

20 химических соединений (Do et al., 1975, 1976; Соколов и др., 1986; Sokolov et al., 1987). Воздействие мускуса сказывается на нейрогормональных изменениях в организме, т.е. он относится к группе «праймен-феромонов» (Wilson, 1970; Приходько, 2003). Экскрет железы, которая функционирует весь год, способствует формированию запахового фона самца (Зайцев, 1991а). Предполагается, что он имеет значение в мечении покрытых самцом самок, что предотвращает их спаривание с другими самцами. Маркировочные действия, сопровождающие выделение экскрета, у самцов не отмечены. Несколько раз в период гона мы наблюдали особые метки («точки»), когда самец с разных сторон нагребал снег в центр снежного бугорка, оставляя и мочу (рис. 44), резко пахнущую мускусом. Однако моча самцов имеет мускусный запах не только в период гона, но и в другие месяцы. Активизация препуциальной железы в период гона совпадает с увеличением активности самцов, усилением территориальных тенденций в их поведении, большей сплоченностью между самцами и самками в мае—июле. Снижаются и агрессивные тенденции в поведении самца по отношению к самке, выкармливающей телят на его участке.

У самок кабарги имеется превульварная железа (Соколов, 1973), расположенная ниже мочеполювого отверстия, которая гомологична препуциальной железе самцов, но представляет собой рудиментарный орган. Величиной она с горошину, однако окружающее ее железистое



Рис. 44. Поза самца кабарги во время уринации.

поле простирается вплоть до половых губ. Экскрет железы, в том числе и в моче самки, указывает самцу на готовность самки к размножению (Приходько, 2003).

Большое значение в обеспечении дистанционной связи между животными и формировании территории имеет хвостовая железа самцов (Зайцев, 1975, 1983, 1985, 1991а, б, 2000, 2006г; Соколов, Приходько, 1979а, 1983; Приходько, 2003; Green, 1985, 1987). Этот орган в виде веретенообразного утолщения на хвосте и железистого поля над хвостом развивается у самцов в онтогенезе постепенно. В Сихотэ-Алине самцы начинают отмечать участок в возрасте 10–11 месяцев (Зайцев, 1991), в вольере — в возрасте 7–10 месяцев (Соколов, Приходько, 1979а). У самцов 2-го года жизни и взрослых самцов мечение имеет полный «набор» реакций: самец подходит к приглянувшейся ветке или пеньку, обнюхивает их, поворачивается и трется хвостом, а затем, не отходя, разгребают подстилку или снег передними ногами (рис. 45). В Сихотэ-Алине самцы чаще метили сухие пеньки, ветви упавших деревьев (в 71–72% случаев). Диаметр предметов мечения составляет от 2,5–3 мм до 10–15 см, редко больше.

Кабарги обоих полов нередко оставляют экскременты в общих уборных. Особенно часто в уборных оставляют экскременты самки и молодые особи. Самки, молодые особи и взрослые самцы в периоды отдыха и сбора пищи, совершая акт дефекации, низко приседают (рис. 46). Затем кабарги совершают несколько скребущих движений передними ногами в сторону кучки. У самок и молодых экскременты несут информацию о занятости территории. В экскрементах кабарог присутствуют половые гормоны — тестостерон у самцов, прогестерон у самок (Герлинская и др., 2000), которые в комплексе с экскретом хвостовой железы являются надежными маркерами не только пола, но и физиологического состояния животных.

Взрослые самцы кабарги весь год маркируют субстрат (землю, снег) небольшими кучками экскрементов общим сухим весом до 1,7–5 г (Шапошников, 1956; Зайцев, 1983, 1991а; и др.). Особенно часто маленькие кучки встречаются на тропах по гребням водораздела и в других местах, нередко отдельно от постоянных уборных. Самцы во время произвольного мечения приседают меньше, чем самки (рис. 46), вследствие чего экскременты, проходя через густую щетку волос, покрываются выделениями хвостовой железы. Взрослые самцы нередко не заскребают маленькие кучки во время обхода участка (в 63,1% случаев, 1975–1980 гг.), а делают один-два скребка. На участке самки в Сихотэ-Алине расположено до



Рис. 45. Самец кабарги 2-го года жизни метит ствол пихты хвостовой железой.

нескольких десятков уборных из многих кучек. Общее количество уборных и отдельных кучек экскрементов в пределах участка самца исчисляется сотнями.

Обычно маленькими кучками экскрементов самцы метят новое место на субстрате. Свежие экскременты, как и метки хвостовой железой, служат для распознавания индивидуальной принадлежности оставившего их самца. Реагирование на экскременты мы изучали, развешивая яркие номерки возле них (в 1977–1978 гг. — 351 номерок), проводили эксперименты. Реакция на встречи свежих метки зависит от места расположения метки на участке, опыта социальных взаимодействий особей, значения этого места для самца-резидента (Зайцев, 1991а). Эффект от встречи метки нередко бывает столь же интенсивен, как и при встрече самца-соседа, а результат избегания территории даже более значим.

Интенсивность мечения хвостовой железой и экскрементами возрастает у самцов с 10-го месяца жизни до 2–4 лет, затем остается приблизительно стабильной, а по достижении самцом 6–8-летнего возраста (у нескольких зверей эти сроки различались) она обычно снижается. Наиболее значимый пик маркировки приходится на вторую половину октября, ноябрь и декабрь. Затем частота мечения резко снижается до апреля, затем вновь возрастает. Наивысшая частота мечения, сравнимая с интенсивностью маркировки у взрослых самцов-доминантов (2,49 меток/км; SD=2,335), а иногда и большая была отмечена у молодых самцов, заселяющих новую для них территорию в период ее закрепления за собой (2,93 меток/км; SD=6,67; 1979 г.), что свидетельствует о функции экскретов в качестве средства индивидуализации территории. Увеличение частоты мечения связано с



Рис. 46. Позы дефекации самцов кабарги. Слева — во время произвольного мочеиспускания (фото В. Ф. Редькова); справа — в период доминирования пищедобывательного поведения, отдыха.

расширением участка обитания самцов и с захватом территории самцов-соседей, а изменение частоты маркировки и интенсивности реагирования на экскреты представляет важную составляющую механизма регулирования распределения животных.

Схожие тенденции имеет и изменение количества экскрементов у взрослых и молодых самцов в разные сезоны года (Зайцев, 1991а). В бесснежный период, смещая участок в вертикальных зонах гор, самцы несколько раз с конца апреля и по сентябрь активизируют мочеиспускание. Число уринаций у самца возрастает в 1,5–2 раза в период гона и в конце апреля, у самок — в ноябре–декабре составляет в среднем 5,5 раза в сутки. В вольере у самок число уринаций в сентябре увеличивается в 4 раза (Приходько, 2003).

Оставляя большое число меток и маленьких кучек экскрементов во время патрулирования, самцы формируют на участках зоны мочеиспускания, обычно расположенные в пограничных зонах контактов между самцами на перекрываемой части участков обитания (рис. 35). В центрах активности располагается большое число крупных кучек самца, сосредоточенных в «уборных», здесь невелико число меток хвостовой железой. Зоны интенсивного мочеиспускания на участках самцов обладают «барьерной» функцией. Следствие реагирования самцов на метки экскретом хвостового комплекса желез — эффект рассредоточения и упорядочивания использования соседями пространства группировки, что приводит к выделению зон контактов (Зайцев, 1991а, б). В расположении зон мочеиспускания прослеживается влияние предыдущих поколений самцов. В 2004–2006 гг. на стационарных участках я обнаружил большое сходство в расположении зон мочеиспускания с их расположением

в первый период исследований (1975–1978 гг.). Участок самца со временем изменяется в размерах, расширяется, смещается, однако зоны мочеиспускания, потеряв свое прямое назначение в качестве разграничивающих барьеров, продолжают подновляться самцом. Тем самым мочеиспускание способствует сохранению структуры группировки при смене поколений.

В ноябре–декабре, расширяя участок, самцы метят ранее не маркируемые ими места. В это время метки распределены по участку более дисперсно, чем в дальнейшем. В феврале и марте самцы в основном подновляют свои старые метки (75% встреч). Места мочеиспускания в это время приурочены к более четко обозначенным зонам (рис. 35). В апреле–мае, когда происходит перераспределение особей, самцы формируют летние зоны информационного обмена, оставляя метки на предметах, не маркируемых ранее. Осенью листопад, а затем и выпадение снега «стирают» часть визуальных маркеров у меток, что совпадает с увеличением частоты маркировки.

Во время наблюдений в вольерах было выяснено, что носовыми железами и слизью кабарга метит растения и «индивидуализирует» партнеров (Приходько, 1979а; Соколов, Приходько, Чернова, Степанова, 1986). При мочеиспускании растений кабарга оставляет экскрет на предмете маркировки после обнюхивания, пропуская конец побега на 2–4 мм в глубь носового отверстия. Мочеиспускание партнеров происходит при касании поверхностью носового зеркала волос на голове партнера. В вольере в 95% случаев метки располагались вблизи лежек животных (Приходько, 2003). Метки незнакомых особей вызывают агонистические реакции (Соколов, Приходько, Чернова, Степанова, 1986; Приходько, 2003).

Запах голенных желез у особей обоих полов обильно выделяется в опасных ситуациях (Салмин, 1972; Зайцев, 1983, 1991а; Соколов и др., 1984; Приходько, 2003) и при общем возбуждении. В Сихотэ-Алине мы наблюдали редкие случаи мечения железой стволиков деревьев, для чего кабарга прикасалась бедром и голенью к стволу дерева, немного оттягивая назад ногу. Экскрет железы стимулирует у других кабарог тревогу и «напряжение», причем не только в реальных ситуациях опасности. Он способен повлиять на поведение другой особи, следующей вдоль свежего следа лидера, например активно маркирующего зону контактов, усиливая неуверенность. Запах стимулирует бегство и следование кабарог за лидером.

Реакция на экскреты комплекса специфических желез кабарги зависит от места расположения метки на участке. По присутствию или отсутствию меток соседа кабарга быстро узнает о происходящих изменениях в расположении участков соседей или об их исчезновении. Однако и все другие следы деятельности имеют значение в коммуникации, обеспечивая возможность контактов особей.

У кабарги отсутствуют развитые межпальцевые железы. Но следовые цепочки несут важную функцию, позволяя кабарге отыскивать других особей на больших пространствах. Запах свежего следа имеет в своем составе компоненты, позволяющие определить его видовую принадлежность. Самцы с успехом разыскивают по следам особь (рис. 47), прошедшую несколько часов назад, по свежим следам преследуя ее даже галопом, «срезая» углы на поворотах. О присутствии индивидуального маркера в выделениях неспецифических кожных желез кабарги данных пока нет. Но в случае его наличия становятся объяснимы наблюдения упорного следования одной особи по следам другой и ее обнаружения во множестве пересечений следов кабарог в лесу. Индивидуальный запах особи, кодирующийся летучей фракцией экскретов, вероятно, вырабатывается многими железами кожного покрова. Специфические маркеры рассчитаны на адекватное длительное восприятие

более важной, специально предназначенной для коммуникантов информации.

2. Социальная структура и функциональная организация группировок. Конкретный поведенческий механизм формирования группировок кабарги и других животных включает несколько тенденций, основанных на взаимном влечении особей и их рассредоточении.

Важнейшие объединяющие тенденции связаны с репродуктивным поведением. Они включают: а) сексуальное влечение, которое на разном уровне интенсивности сохраняется у кабарги весь год; б) влечение, связанное с материнским и детским, родительским поведением, способствующее образованию у кабарги более сплоченных групп из самки и молодых, связи самцов с объединениями самок с телятами. Кроме того, следует выделить особую в) «мужественную привлекательность» («manly attraction», или «maturity attraction»), направленную на организацию взаимодействий между особями одного пола. Некоторые авторы считают ее одним из основных принципов организации группы (в частности, у рыб; Shaw, 1970; цит. по: Tembrok, 1972). Она сказывается, например, на возникновении конкурентных и дружеских отношений между самцами. У кабарги она выявляется в действиях слежения за другими самцами и в целом на организации взаимоотношений в группировке. На этой основе возникают и другие тенденции, связанные с поддержанием определенного уровня контактов между особями, что одновременно предопределяет наличие конкурентных отношений между особями одного пола, приводящее к разобщению индивидуальных территорий, и дружеских, соседских отношений. Дружеские отношения у кабарги неявно выражены. Среди взрослых особей одного пола преобладают агрессивные контакты на ближних дистанциях, отсутствует стремление (в том числе у самок и самцов) находиться вблизи друг от друга значительную часть года. Несильно развиты и объединяющие тенденции в случаях опасности.

У кабарги мы не отмечали какого-либо развитого поведения коллективной защиты пространства группировок. Отношения между соседями группировок, как и внутри их, выясняются персонализировано. Поэтому выражения «групповая» или «семейная» территория, иногда употребляющиеся в описании ее социальных отношений (например, Приходько, 2003), представляются эклектичными, так как каждая особь защищает лишь свою индивидуальную территорию, включающую и места расположения участков сексуальных партнеров (для самцов), телят (для самок).

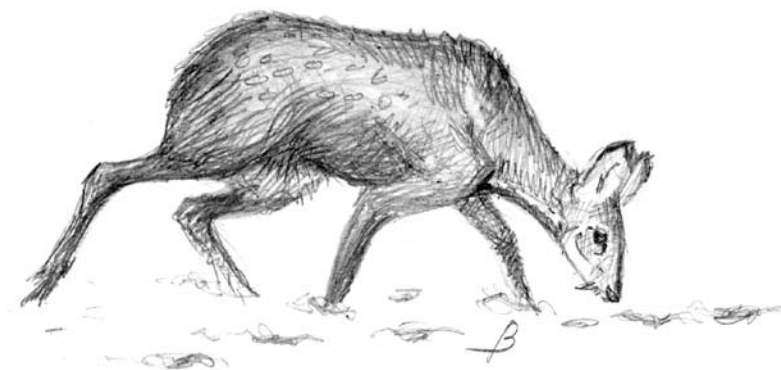


Рис. 47. Самец, следующий по следу самки. Рис. автора.

При этом подражание молодыми («самцами-спутниками»; Приходько, 1983а) действиям (перемещению и т. д.) взрослого самца следует относить к функции преемственности участка обитания (Зайцев, 1991а), а не к совместной защите общей территории. Молодой самец защищает определенную ячейку-вакансию в группировке, частично обособленную от участка взрослого самца, но не совместную территорию. У кабарги в естественной среде мы не наблюдали сплоченных групп самцов разного возраста на ближних дистанциях при отсутствии агрессивных тенденций.

Иерархия между особями имеет характер территориального явления (территориальная иерархия). Каждая особь группировки занимает определенный участок согласно своему иерархическому статусу и социальной функции. Среди самцов выделяется территориальный доминант, нередко господствующий на всем пространстве группировки во время ближних контактов. Но и он ограничивает доминирование над соседними молодыми самцами своим участком обитания. Взрослый самец доминирует не более чем над 3–5 самцами-соседями, возраст которых обычно меньше, чем его. В свою очередь, каждый из этих соседей имеет контакты не со всеми этими особями, а лишь с некоторыми. Редкие, но ожесточенные стычки наблюдаются между самцами схожих возрастной группы и иерархического ранга в своих сообществах. Однако их территории нередко разграничены участками молодых животных. Столь же несложная иерархия существует и среди самок.

По типу отношений между полами кабарга принадлежит к полигамным видам, не исключены и случаи спаривания одной самки в период гона последовательно с несколькими самцами. В некоторых случаях вблизи одной самки в эструсе оказывалось несколько самцов. Данное объединение представляет собой агрегацию, но не какую-то более сплоченную группу. Взрослые территориальные самцы дальневосточной кабарги нередко образуют с самками, обитающими на их участках, объединения, подобные гарему, в котором каждая самка имеет обособленный участок — территориально организованный гарем. Соколов, Приходько, Собанский (1988) и Приходько (2003) называют их сложными семьями в отличие от простых семей, в которые входит пара особей. В северной части ареала даже в период гона присутствие самца вблизи самки во время готовности последней к спариванию длится обычно недолго. Все остальное время самцы и самки живут довольно обособленно друг от друга. Даже в случаях, когда их ночные следы тянутся друг за другом (обычно самец сзади), звери ложатся отдельно друг от друга на расстоянии нескольких десятков и сотен метров. Во время гона самцы в одни дни образовывали пару с одной самкой, но в промежутках обыч-

но посещали другую. Если последняя была готова к размножению, то возникала более устойчивая пара. В некоторых случаях участок единственной самки, образующей с самцом территориально организованную пару, частично охватывается участком самца. Если исключить аспекты рассредоточения особей и не учитывать частоту контактов между ними, то у многих видов зверей взаимоотношения между полами могут указать на наличие семейных отношений, что не снимает проблемы классификации репродуктивных объединений.

Приходько (2003) разграничивает две категории взаимодействий между полами: сексуальные и брачно-семейные. Для последних присущи устойчивые длительные (не менее года) взаимодействия между самцом и самкой, обитающими на «общей территории». Определенный уровень половой мотивации у самцов и самок находится в основе формирования репродуктивных объединений весь год (Зайцев, 1991а). Поэтому отделять сексуальные контакты как реализацию данной мотивации от других, находящихся в основе отношений между полами, представляется искусственным. Половая мотивация способствует дружественным взаимоотношениям между самцом и самкой в гаремной агрегации или территориальной паре вне периода гона. Самцы поддерживают связи с самками, обитающими на их участках, круглый год. К вокализирующим самкам и на имитацию их призывного крика (и молодых) они могут подойти во все сезоны года, в том числе и в феврале—марте, когда связи между самцом и самкой ослабевают. Активизация связей самца с самкой происходит в период отела и выкармливания детенышей, что наблюдалось в условиях неволи (Приходько, 2003). Среди потомков самки одного года рождения устанавливаются братско-сестринские отношения. Объединяющим телят звеном в этот период является мать, с которой у них существуют родительно-детские отношения, постепенно угасающие к 3–4-месячному возрасту. С октября связи между телятами ослабевают, и в дальнейшем их встречи нередко вызывают взаимную агрессию.

В естественной среде взрослый самец образует до нескольких территориально организованных пар с самками, различающихся по времени функционирования. В 1974–1983 гг. на участках взрослых самцов существовало до двух постоянных в течение одного года и больше объединений самца с двумя самками. Некоторые самки обитали в одном месте всю жизнь. Весьма обычны ситуации, когда самка (чаще та, с которой самец поддерживает более постоянные связи) во время гона переходила на несколько суток в центр его активности. Нередко пары складываются еще в бесснежный период. В течение последующей зимы часть самок выселялась с участка самца, другие могли выселиться через год или позднее.

Не исключено, что подобное рассеяние части, вероятно, беременных самок в конечном итоге связано с уменьшением вероятности дальнейшего инбридинга при спаривании самца или самки с одним из своих потомков. О том, что такие случаи возможны, свидетельствует смена поколений животных в некоторых группировках (Зайцев, 1991а; см. ниже). Кроме самок, более-менее постоянно живущих на участке самца, появлялись и другие. Вступая в контакты с самцом, самки маркируются его запахом (носовыми железами, в момент садок — экскретом препуциальной железы), что и вызывает, вероятно, агонистические действия другого самца по отношению к самке при появлении ее на его участке. В случае отсутствия дальнейших контактов запах, кодирующий принадлежность самки репродуктивному объединению одного из самцов, исчезает и спустя некоторое время не препятствует ее вселению на участок другого самца.

Самка 1 (рис. 48) на протяжении всего периода слежения с 1977 по 1982 г. не меняла места своего обитания. Она входила в гаремную агрегацию доминирующего самца 4, имея с ним наибольшее число контактов по сравнению с другими самками. С 1980 г., когда данный самец исчез, самка 1 вошла в репродуктивное объединение с его территориальным преемником — самцом 8, который занял доминирующее положение в группировке. В 1977 г. самцу 8 шел первый год жизни, и его юношеский участок располагался рядом с участком этой самки. В ноябре—декабре 1980 г. на их следах были отмечены признаки, сопутствующие следам во время спаривания кабарог.

В 1974–1983 гг. на нашем основном стационаре были обычны территориальные гаремы у самцов старше 2 лет (62%), включающие в среднем по 2–3 самки (до четырех). 7% самцов возрастной группы 2–3 лет не имели самок в пределах своих участков, а 31% имели по одной самке. Подобное явление наблюдается и у других видов копытных: например, у лосей (наши данные) молодые самцы вначале формируют разной устойчивости пару с одной из молодых самок, но впоследствии образуются более сложные брачные объединения. Общее количество самок кабарог на всех стационарах до 1,9 раза превышало число территориальных самцов указанных возрастных групп. Взрослые самцы, особенно доминирующие в парцелле, имели на участке по 2–4 самки. Самцы южных подвидов кабарги также

имеют в составе репродуктивных объединений до 3 самок (Green, 1985).

В 2004–2005 гг., когда численность кабарги в Сихотэ-Алинском заповеднике стала меньше, увеличилась доля репродуктивных объединений из самца и одной самки, причем не только среди самцов третьего года жизни, но и у более старших. Число территориальных гаремов на основном стационаре уменьшилось до 28–30% от их общего числа. Один из самцов старше 6 лет в январе—апреле 2006 г. не имел на своем участке

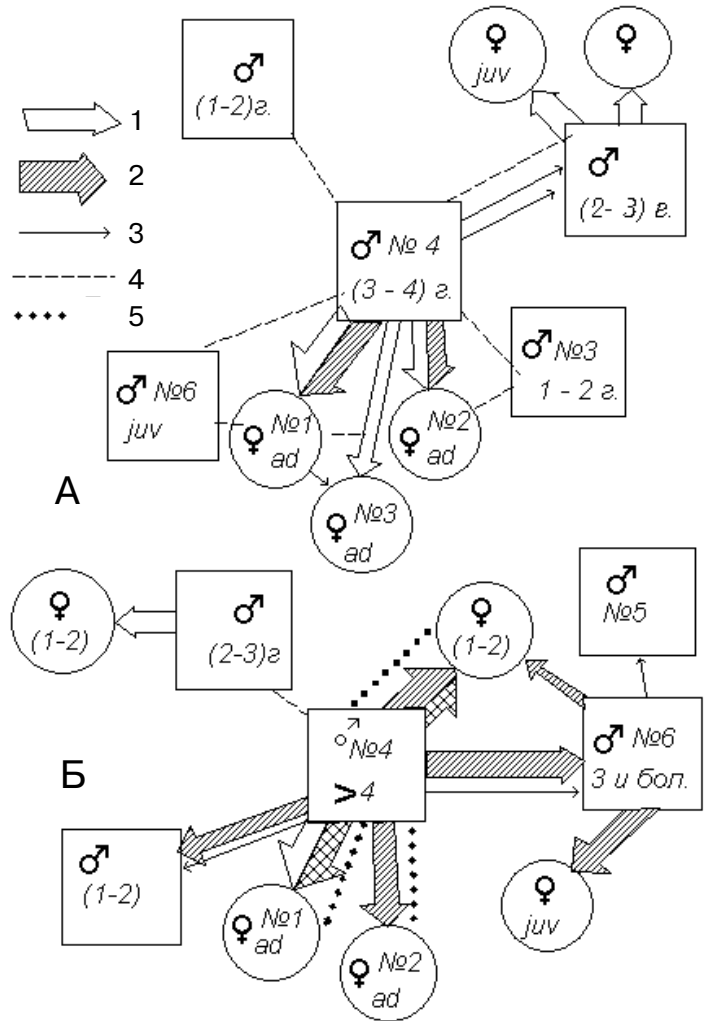


Рис. 48. Социограмма отношений между особями кабарги в одной из парцелл Сихотэ-Алиня: А — в феврале—марте 1977 г.; Б — в ноябре—декабре 1978 г. Квадраты обозначают самцов, кружки — самок. Типы контактов: 1 — в пределах небольших дистанций (и вплотную); 2 — в пределах дистанции обнаружения другой особи по следам; 3 — агрессивные контакты; 4 — контакты, выявленные по встречам меток с экскретом хвостовой железы и экскрементам (без указания числа встреч); 5 — близкие контакты самца и самки, в том числе сексуальные. Стрелки направлены от основного инициатора контактов, их толщина указывает на долю контактов (от их общего числа) между особями. Доминирующий самец №4 в ноябре—декабре имел контакты 5-го типа со всеми самками, а в феврале—марте основное число его контактов всех типов произошло с самкой №1.

самки и поддерживал с одной из соседних самок лишь опосредованные контакты.

Таким образом, соотношение репродуктивных объединений — территориальных гаремов и пар — может существенно различаться на разных фазах динамики численности. В данном случае падение численности сопровождалось заметным уменьшением количества самок репродуктивного возраста и молодых особей на стационарах. Различия в отношениях самца к самкам территориального гарема или к самке в территориальной паре заключаются преимущественно в различиях в распределении контактов между ними и предпочтениях контактов самца с одной из самок в территориальном гареме (рис. 48).

Было отмечено, что соотношение репродуктивных объединений (сложных и простых семей) в разных географических регионах неодинаково (Приходько, 2003). По данным этого автора, на севере ареала преобладают простые и постоянные репродуктивные объединения, на юге — более сложные «семьи». Данное соотношение расценивается как результат воздействия естественного отбора, приводящего к различиям в социальной организации у разных подвидов и популяций. Однако указанные различия полностью перекрываются вариациями состава репродуктивных объединений в одной популяции кабарги на разных фазах динамики численности. Соотношение репродуктивных объединений, видимо, зависит главным образом от уровня плотности населения и возможностей репродукции в разные фазы динамики численности, представляя составляющую механизма регулирования численности и уровня плотности населения. Это не исключает возможных различий в соотношении данных социальных страт в географических регионах, где трофические условия и возможности размещения на местности группировок неодинаковы.

В фазе роста численности увеличивается число гаремных агрегаций при сохранении основных пространственных параметров группировок, регулируемых отношениями между взрослыми самцами. Интенсивно выселяются молодые, что приводит к стабилизации плотности группировок. В фазе падения численности и, вероятно, ее стабилизации в популяции возрастает относительное количество территориально организованных пар. Число рожденных особей в территориальном гареме каждый год в 1,2–1,5 раза превышает количество взрослых особей, в то время как в паре из самца и самки это соотношение составляет от 1:0,5 до 1:1. Взрослые самцы с гаремными агрегациями самок производят значительное количество потомков, внося существенный вклад в воспроизводство популяции. Все развитие территориального поведения самцов

в онтогенезе со стремлением обосноваться в центре парцеллярной группировки, вблизи которого обитает большое количество самок, свидетельствует именно о такой их репродуктивной стратегии. Кабарга относится к видам с преобладанием в стратегии воспроизводства тенденции к стабилизации численности и структуры группировок (Зайцев, 1983, 1991а).

Результаты вольерных экспериментов показали, что общее количество новорожденных при содержании самки с самцом (семейной пары) почти не отличалось от их числа у самок, содержащихся отдельно (Приходько, 2003). Но у первой группы самок реализуемая рождаемость (с учетом смертности телят) была выше, чем у второй группы ($p < 0,01$). Плотность экспериментальных групп не оказывала влияния на процент покрытия самок самцами и на их плодовитость.

Различия в организации репродуктивных группировок на разных стадиях динамики численности, количестве «оседлых» и выселяющихся самок, таким образом, могут приводить к изменению полового состава популяции. В период роста численности естественной популяции рождается повышенное количество самок. При дальнейшем увеличении плотности возрастает процент самок, меняющих место обитания и, вероятно, рождающих повышенное число самцов. В дальнейшем, в начале фазы падения численности, количество самок снижается, что влияет и на общую плотность группировок. Тем самым намечается механизм периодических флуктуаций состава и в какой-то мере плотности группировок. Изменения в небольших группировках постепенно приводят и к изменению показателей репродукции в крупной популяции.

На приведенные Приходько (2003) данные по выживаемости телят экспериментальных групп из одной самки и одного самца или из нескольких животных в разных соотношениях могло сказаться ограничение вольерного пространства. В отличие от искусственных условий, каждая самка в естественной среде имеет пространство площадью не менее нескольких гектаров, «свободное» от других самок. В связи с этим утверждать, что между самками существует конкуренция за родовой участок и место родов (Приходько, 2003), нет никаких оснований, так же как и говорить о какой-либо особой роли объединения самца с самкой в выживании молодых особей. Некоторые из выявленных в вольере особенностей регулирования рождаемости и смертности молодых, вероятно, следует отнести к резервным возможностям механизма регуляции.

На протяжении нескольких лет и даже одного года количество самок, обитающих на участке самца, может измениться, чему способствуют хищники и вселяющиеся и выселяющиеся самки.

Вообще переоценивать привязанность самки к конкретному участку обитания и к определенному самцу не следует. По этим признакам самки очень различались. Перемещения самцов в пределах участка зависят от локализации самок в большей мере, чем перемещения самок от локализации самцов. В одном из случаев (2005–2006 гг.) взрослый самец отдельной территориально организованной пары был вынужден периодически посещать краевую зону своего участка, куда постепенно переместилась самка. Затем в марте ее участок частично наложился на участок другого самца, доминирующего в парцелле. В конце концов самец, составлявший с ней пару, «отгородил» зоной активного мечения этот участок леса от самца-доминанта.

Парцеллярные группировки кабарги относятся к незамкнутому типу, что позволяет вселяться в их пределы посторонним молодым животным. В социальной организации парцеллы взрослый самец-доминант по количеству и разнообразию контактов занимает центральное место. При исчезновении доминирующего самца и в отсутствие других самцов репродуктивного возраста претенденты появляются на перспективных участках в течение менее года. Часть сеголетков находит свободные вакансии с осени, часть обосновывается вначале вблизи участков самок — вероятно, их матерей, — что, однако, не гарантирует их дальнейшего присутствия в группировке. Большинство случаев вселения и выселения самцов возрастных групп 1–2 и 2–3 лет происходило с февраля—марта и в апреле. В это время значительно снижается как интенсивность мечения у взрослых самцов, так и их агрессивность. С другой стороны, самцы 2-го года жизни в это время начинают метить участок хвостовой железой, обособляя свою территорию. Большинство молодых самцов не получают возможности овладеть центром парцеллярной группировки. Если самцу все же удалось обосноваться в группировке и расширить свою территорию до размеров, присущих взрослым самцам, то парцелла содержит некоторое время несколько почти равноценных репродуктивных объединений. Для многих молодых особей в Сихотэ-Алине свойственно поэтапное расселение, в ходе которого они могут сменить до нескольких вакансий, удаляясь на значительные расстояния (Зайцев, 2005б). Выселяющиеся особи пытаются вселиться в места, уже освоенные кабаргой.

Расселение взрослых и молодых особей, вызванное разными причинами, предотвращает близкородственное скрещивание. Но число вероятных случаев инбридинга не так уж мало. Как полагает Приходько (2003), светлую штриховую окраску кабарга формы *chrysoaster* могла приобрести в ходе филогенетического развития в условиях низкой численности популяции, имевшей

место в южной части ареала, вероятно, на рубеже плиоцена и плейстоцена. В вольере уже в четвертом поколении при скрещивании близкородственных особей наблюдалось преобладание особей со светлым и промежуточным типом. Альбинизм или частичный альбинизм может сопутствовать инбридингу, так как кодируется рецессивными аллелями. Но наибольшее число добытых особей с признаками альбинизма (всего 6) мне известно из мест большой плотности населения кабарги бассейнов рек и ключей Самарги, Агзу и Адими.

Размножение кабарог в вольере, описанное Приходько (2003), может моделировать случаи, соответствующие как низкой, так и прежде всего высокой плотности в естественных популяциях. Первый случай предполагает высокую вероятность встречи в период гона близкородственных партнеров, что способствует появлению рецессивных признаков. Второй случай — контакты между ними в условиях ограниченных возможностей расселения на удаленные территории при высоких качествах среды обитания. Из 45 черепов кабарги Среднего Сихотэ-Алиня (1974–1983 гг.) и 12 черепов, осмотренных в 2004–2006 гг., 1 имел уродливые нижние челюсти и 1 — небольшое искривление, что могло быть следствием инбридинга.

В естественных условиях в периоды высокой численности популяции большое количество молодых погибает уже в первый год жизни. Ведущий фактор их смертности — хищничество. Тем самым потери, возможно и связанные с различиями в показателях ювенильной смертности телят в зависимости от структуры репродуктивных объединений, перекрываются замещающим фактором смертности. Увеличение выживаемости телят в территориально организованных парах возможно при одновременном снижении количества хищников (см.: Воспроизводство...). Однако в настоящий период в Сихотэ-Алине при значительном падении численности харзы соотношение числа сеголетков и самок на ключевых участках почти такое же, как и раньше, или пониженное.

Воспроизводство и популяционный баланс

В идеальной устойчивой замкнутой популяции естественно ожидать, что ее репродуктивные возможности полностью компенсируют смертность в результате разных причин. Это условие не соблюдается в естественных популяциях с незамкнутым ареалом. Для кабарги вопросы, связанные с функционированием популяции и механизмами поддержания ее баланса, почти не изучены в пределах всего ареала. Проблемы, касающиеся поддержания популяционного баланса в естествен-

ной среде обитания, исследуются в Сихотэ-Алине на базе Сихотэ-Алинского заповедника (Зайцев, 1983, 1991а и др.). Следует учесть, что все аспекты территориальности и поведения кабарги, зависимость ее плотности от количества пищи и т. д. влияют на популяционный баланс.

Половозрастная структура, темпы воспроизводства

Соотношения полов и возрастных групп связано с географической и экологической средой, однако в целом для кабарги характерно не столь значительное варьирование этих соотношений. В Китае в искусственных условиях у кабарги формы *chrysogaster* среди новорожденных преобладали самки, доля самцов составляла 42% (Bistra et al., 1979). У сибирской кабарги в вольерах рождалось больше самцов (60%), и при недостаточной обеспеченности кормом доля самцов среди новорожденных увеличивалась (Приходько, 1986). Соотношение полов среди новорожденных зависит и от социального статуса размножающихся самок: у самок в экспериментальных парах с самцом («семейных парах» — Приходько, 2003) рождалось больше самок (73%), у одиночных самок — до 64% самцов.

В Сихотэ-Алинском заповеднике с 1974 по 1983 гг. у молодых самок среди эмбрионов было немного больше самцов, у взрослых — самок. Яловость самок в 1974–1982 гг. составила 18,2% (Зайцев, 1991а). В естественных условиях показатель яловости самок на Алтае и в Сихотэ-Алине в некоторые периоды может достигать 30–33% (Абрамов, 1954; Салмин, 1972; Лобанов, 1975), хотя, по другим данным, например на Алтае, (Шапошников, 1956), он не превышает 7%. По сведениям, обобщенным Грином (Green, 1987d), число эмбрионов и соответственно новорожденных наибольшее у кабарог северных подвидов. Количество эмбрионов на одну самку у северных подвидов формы *moschiferus* достигает 1,7–1,8, а у южной кабарги *chrysogaster* оно уменьшалось до 1,1–1,2. У содержащейся в неволе кабарги *berzovskii* этот показатель составил 1,2–1,6.

В разных частях севера ареала в популяциях и других группировках среди особей, ведущих самостоятельную жизнь, отмечено или почти равное соотношение полов, или небольшое преобладание самок над самцами. Следует учитывать, что в некоторой мере влияет на данный результат способ регистрации половозрастных соотношений в популяциях.

Примерно равное число самок и самцов было отмечено на Алтае (Приходько, 2003), на севере Дальнего Востока (Железнов, 1990). Но среди размножающейся части небольших группировок на Алтае преобладали самки с соотношени-

ем 1:1,5 (Соколов, Приходько, Собанский, 1988). В Восточном Саяне, по данным отстрелов, преобладали самцы — 51,7–57,2% (Лобанов, 1970). Немного чаще самцы встречались и на маршрутах учета в Сихотэ-Алине: 41% самцов со второго года жизни и 39% самок со второго года жизни и старше (пол 20% особей не был определен). Но в изучаемых нами репродуктивных группировках в 1974–1983 гг. доля самок, как правило, была больше (Зайцев, 1991а). Преобладание самок над самцами в Сихотэ-Алине было замечено Салминым (1972) в 1940-е годы. В период снижения численности кабарги в конце XX и начале XXI в. на стационарах в Сихотэ-Алинском заповеднике наблюдалось уменьшение относительной доли самок вплоть до преобладания самцов (см.: Социальная структура...). В этот же период наблюдалось и уменьшение количества лишайника в доступной кабарге зоне.

Доля молодого пополнения летом в ельниках у хребта Сихотэ-Алинь (до августа) достигала 34% от общей весенней численности, но к началу зимы эта величина во многих местах не превышала 20%. Количество молодых в группировках в 1974–1983 гг. заметно уменьшалось в течение зимы в кедровых лесах в связи с деятельностью харзы, добывающей преимущественно самок и молодых обоих полов. Смертность сеголетков в местах почти полного отсутствия харз в ельниках у хребта Сихотэ-Алинь была меньше, но их доля в населении не превышала 18% общего числа животных. С июля—августа и в течение первого года жизни количество молодых особей уменьшалось в разные зимы до 43–65% от летне-осенней их численности. На втором году жизни смертность снижалась, хотя в добыче харз было отмечено повышенное количество кабарог данного возрастного класса, особенно самцов. На нашем основном стационаре, где в эти годы влияние харзы и рыси было достаточно интенсивным, доля самцов данной возрастной группы к началу зимы составляла от 0 до 23% (в среднем 15%), в других группировках — от 7 до 23%, самцов 2–3-летнего возраста — 10–11%. Эти цифры свидетельствуют о снижении смертности самцов после первого и особенно второго года жизни.

В 2004–2006 гг. в бассейне р. Серебрянки была отмечена пониженная доля молодых особей — количество сеголетков зимой составило всего 13,5%. В 1977–1980 гг. их доля достигала 20% в среднем за зиму. Снижение численности сопровождалось увеличением среднего возраста особей в группировках, уменьшением количества самок и молодых особей. К зиме 2006 г. средний возраст особей одной группировки был не меньше 5,5 года, 4 особи имели возраст свыше 6 лет. Такой возраст достаточно велик для всей совокупности особей. Средний возраст этой группировки в 1977–1981 гг.

Таблица 9

Репродуктивный потенциал группировок, половозрастная структура популяции кабарги Сихотэ-Алинского заповедника

Всего самцов старше 2 лет — 30–31%; самок старше 1 года — 39%; эффективная численность — до 69,1% (65–70%)*			
Беременность — у 80–83% самок старше 1 года (иногда снижается до 66,7%)			
Число эмбрионов и новорожденных на 1 самку — 1,1–1,3			
Соотношение самцов и самок среди особей репродуктивного возраста в парцеллярных группировках			
Бассейн р. Таежная	Ключ Поднебесный	Ключ Зимовейный	Верховья р. Джигитовка
1 : 1,3 — 1 : 2	1 : 2	1 : 1 — 1 : 1,5	1 : 1,2 — 1 : 1,4

* — Визуальные встречи ($n = 124$).

Таблица 10

Изменчивость основных показателей половозрастной структуры популяции кабарги в разных местообитаниях и в разные годы в Сихотэ-Алинском заповеднике

Показатели	Вторичные леса большой площади и др.: второстепенные местообитания	Хвойные леса: фоновые местообитания большой площади между репродуктивными ядрами популяции	Хвойные леса: репродуктивные ядра популяции, обычно небольшой площади (<10 км ²)
Доля самок, %	25–45	37–52	43–73
Доля молодых самцов, %	39–41,7 (возраст 1–2 и 2–3 года)	16–23 (возраст 1–2 года)	7–21 (возраст 1–2 года); 5,4–6 (возраст 2–3 года)
Доля сеголетков зимой, %	17–21,4	15–33,3	9,3–12,6 (от 0 до 18)
Пределы варьирования плотности, особей/10 км ²	>0–2 (до 4)*	2–7	7–≥30**

* — Для больших площадей, в скобках — на локальных участках с повышенной плотностью.

** — Учитываемые плотности (динамические) на малых участках могут быть очень высокими (11–20 особей на 2,5–5 км²) при средних показателях для больших площадей леса.

был 3–4 года (не менее), некоторые особи доживали до 8–10 лет. В одной из популяций Восточной Сибири средний возраст животных, определенный по весу хрусталика глаза, также составил 3–4 года (Лобанов, 1975).

Соотношение полов и возрастных групп (взрослых самцов, самок и молодых обоих полов) в парцеллярных группировках Сихотэ-Алиня неодинаково в разных экологических условиях. С увеличением обилия пищи в ельниках с буреломными участками количество самок возрастало (Зайцев, 1991а). Линейная регрессия для небольших по площади мест обитания (300–400 га) описывалась уравнением: $P_f(\%) = 4,947 + 12,441W_s$, где W_s — количество всего лишайника (кг/10 га). Для сам-

цов зависимость от обилия опада лишайника имела вид: $P_m = 5,229 + 0,046w$ (где w выражено в г/га) в пределах вариаций от 80 до 1200 г/га, т. е. их количество возрастало медленнее. Данные зависимости, имеющие ограничения в связи с возможностью «упаковки» группировок, характеризуют динамические плотности самцов и самок в местообитаниях и лишь опосредованно связаны с половым соотношением в группировках. Однако они свидетельствуют о некотором влиянии трофических условий на половые соотношения, что подтверждается прямыми наблюдениями за составом группировок.

В естественных местообитаниях самцы, собирая обрывки лишайников с подстилающей поверхности чаще, чем самки и молодые, засе-

ляют обычно участки с меньшим содержанием пищи на единицу площади. Среди причин сокращения относительного обилия самок репродуктивного возраста — связь половых соотношений с общим количеством лишайника, уменьшившимся в последнее десятилетие. Вероятно, тенденция изменения количества пищи, распределенной в естественных местообитаниях, способна каким-то образом повлиять и на рождаемость разных полов. Снижение количества самок выступает в качестве одной из возможных причин ограничения численности популяции. Это предположение не противоречит данным по увеличению числа самок и молодых в местах обилия пищи, что является составной частью механизма регуляции распределения плотности кабарги. Снижение количества молодых в осенне-зимних группировках Сихотэ-Алиня в 1974–1982 гг. (Зайцев, 1991а) не может свидетельствовать о невысоком репродуктивном потенциале этих группировок, как предполагает Приходько (2003). В устойчивых объединениях кабарог, обладающих высоким репродуктивным потенциалом, происходит интенсивное выселение молодых зверей в окружающие местообитания, пригодные для жизни кабарги. В связи с этим, например, во вторичных восстанавливающихся местообитаниях кабарги Сихотэ-Алиня доля молодых особей второго года жизни и 2–3 лет (особенно самцов) возрастала до 53% и больше (табл. 9, 10). Самцы интенсивнее, чем самки, выселяются на отдаленные территории или поселяются на периферии, в том числе и соседних группировок (Зайцев, 2005б). Очевидно, что выселение молодых самцов на новые территории — основная причина преобладания самок среди взрослых особей в плотных репродуктивных группировках, в то время как соотношение полов в популяции в целом или в ее значительной части может быть близкой к 1:1 или изменяться в пользу самцов.

Взаимоотношение кабарги с хищниками

Высокий репродуктивный потенциал популяций кабарги и возможность поддерживать высокую плотность населения способствуют возникновению устойчивых связей с хищниками.

1. Хищники и их воздействие на популяции кабарги. К основным хищникам в пределах большей части ареала кабарги относятся рысь (*Lynx lynx*), на Дальнем Востоке — харза (*Martes flavigula*). Среди хищников, гораздо реже добывающих кабаргу, отмечены лисица (*Vulpes vulpes*), соболь (*Martes zibellina*), волк (*Canis lupus*), россомаха (*Gulo gulo*), тигр (*Panthera tigris*), бурый медведь (*Ursus arctos*). На юге Приморья кабарга

встречается в добыче леопарда (*Panthera pardus orientalis*) (Ошмарин, Пикунов, 1990). На молодых кабарожок охотятся крупные хищные птицы: ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentiles*), длиннохвостая неясыть (*Strix uralensis*), филин (*Bubo bubo*), орланы, беркут (*Aquila chrysaetos*), возможно, и другие. Влияние того или иного хищника на кабаргу зависит от конкретной ситуации и численности хищника. Оно различается в разных географических регионах.

В период существования в Сихотэ-Алинском заповеднике крупных стай волков (с 1910 г., в 1940-е годы и позднее) эти хищники регулярно охотились за кабаргой, хотя предпочитали оленей и лосей. В 40-х годах кабарга присутствовала в 6,5% от числа всей добычи волка (Капланов, 1948). До 1970 г. в Сихотэ-Алинском заповеднике из 124 волчьих жертв 107 приходилось на изюбря. С 1962 по 1980 г. известно всего 8 случаев гибели кабарги от волков в центральной и южной частях заповедника и несколько случаев у побережья моря. В 1970–1980-е годы пришла в упадок последняя крупная группировка волка в бассейне р. Колумбэ, к 1990-м годам волк стал в заповеднике редок (Костоглод, 2006). Значительное разграничение зон максимальной плотности кабарги и волка в пределах больших территорий влияет на снижение показателя влияния этого хищника на кабаргу. В бассейне р. Серебрянки редкое появление волков в 1974–1983 гг. было приурочено исключительно к долинным вторичным лесам. Они очень редко заходили в хвойный лес.

Росомаха регулярно охотится за кабаргой. Однако там, где кабарга достигает высокой плотности ближе к югу ее ареала в России, росомаха встречается нечасто, как, например, на западных склонах хребта в Среднем Сихотэ-Алине. До 1976 г. в заповеднике 2 раза была отмечена охота ее за кабаргой, в 1 случае окончившаяся удачно (Астафьев, 2006). Случай удачной охоты росомахи на кабаргу в Сихотэ-Алине описал и В. К. Арсеньев. Невысокая плотность населения хищника на всем протяжении его ареала с увеличением в местах концентрации крупных копытных — северных оленей, лосей — предопределяет относительно небольшое его влияние на кабаргу. К обычным хищникам, добывающим кабаргу в Забайкалье, на Алтае, росомаху относят Устинов (1967) и Собанский (1992). В некоторых районах Якутии (бассейны рек Адычи и Токко) доля останков кабарги в экскрементах росомахи возрастала до 33,3–36,8% (Тавровский и др., 1971). В этих местах авторы отметили малочисленность другой возможной добычи хищника.

В отношении воздействия соболя на численность кабарги существуют противоречивые мнения. Случаев успешной охоты этого хищни-

ка на кабаргу в литературе и в устных сообщениях известно очень мало, но некоторые авторы (Кучеренко, 1980; Дунищенко, 1979) считают воздействие его на кабаргу существенным. Случаи добычи кабарги этим хищником известны в многоснежные зимы (Байдавлетов, 1984; Зырянов, 1985; и др.) или у ледяных торосов, как это имело место вдоль берега Зейского и Буреинского водохранилищ (Подольский, 1996, личн. сообщ.), и это свидетельствует о том, что добыча кабарги соболем, вероятно, происходит регулярно, хотя и достаточно редко.

В последние 10–15 лет численность соболя в Сихотэ-Алине и в других регионах Дальнего Востока возросла (наши данные 2004–2006 гг.), а численность кабарги на заповедной территории уменьшилась. Соболю стал обычен и многочислен не только в хвойных лесах, но и во вторичных березняках, дубняках с редким подростом кедра вблизи побережья моря. Однако мнение, что соболю мог существенно повлиять на уменьшение численности кабарги, лишено пока подтверждений. Возможность сильного влияния его на численность кабарги отметил Дунищенко (письмо в TRAFFIC, 2003; цит. по: Вайсман, Фоменко, 2004). Однако ни я, ни другие опрошенные охотники Сихотэ-Алиня не замечали в последнее время каких-либо признаков активизации охоты соболя на кабаргу. Хотя зимой в эти годы выпадал глубокий снег, ни разу не было отмечено преследование кабарги соболями.

Не исключена возможность охоты соболя на молодых кабарог в бесснежное время года. Однако зимой на наших ключевых участках соотношение сеголетков и самок кабарог в периоды высокой численности (1974–1983 гг.) и ее снижения (после 1990–1991, в 2004–2006 гг.) изменилось почти прямо пропорционально. В одной из группировок бассейна ключа Зимовейного в 1977–1980 оно было 1:2,6; в 2004–2006 гг. — 1:2,7. На охотничьих участках вне заповедных территорий падение численности кабарги было вызвано преимущественно нерегулируемой охотой, и даже если допустить интенсификацию охоты соболя на молодых кабарог в последние десятилетия, этот фактор не является ведущим в уменьшении ее численности.

У больших водоемов, например на оз. Байкал, кабарга становится добычей лисиц, которые нередко ловили кабарог, выгоняя их на лед с прибрежных склонов (Устинов, 1967, 1978). Известны факты удачной охоты лисиц за кабаргой и в других регионах (Байдавлетов, 1984; Тавровский и др., 1971). В Якутии в бассейне р. Токко лисицы нередко добывали кабаргу в многоснежные зимы, концентрируясь у отстоев. В бассейнах двух рек (Адычи и Токко) доля кабарги в составе добычи лисицы изменялась от 0 до 11% (Тавровский и др., 1971). Лисицы, волки, медведи, соболю,

колонок и другие хищники нередко поедают павших животных.

Рысь почти повсеместно является одним из основных хищников, добывающих кабаргу. В экскрементах рыси Среднего Сихотэ-Алиня останки кабарги присутствуют в 57% (Зайцев, 1991а; Матюшкин и др. в «Рысь», 2003), причем эти цифры, если учесть сведения Шамыкина (1947), не претерпели значительных изменений с 1930–1940-х годов. По данным автора, в 1974–1983 гг. велико было и количество экскрементов рыси с останками зайца-беляка — 34–35% (в 1966–1971 г. — 28,6%). Соотношение кабарги, косули, зайца-беляка в составе пищи рыси существенно меняется в разных регионах в зависимости от относительного обилия видов добычи (см.: «Рысь», 2003) и в одном и том же регионе в разные периоды. В условиях многоснежных зим (например, в 2004 г.) в добыче рыси Сихотэ-Алиня существенно повышалось содержание косули, концентрирующейся на малоснежных участках вдоль рек (Матюшкин, Зайцев, 2006).

По количеству найденных в Зейском заповеднике останков жертв рыси в 1964–1974 гг. кабарга присутствовала в 18,2% случаев, в Сихотэ-Алинском заповеднике до 2003 г. — в 19,4%, в Лазовском заповеднике, где кабарги сравнительно немного, — в 5,9% случаях (Матюшкин и др. в «Рысь», 2003). По данным этих авторов, после заполнения Зейского водохранилища, когда распределение косули претерпело существенные изменения, в составе пищи рыси доля зайца-беляка и кабарги возросла до 33,3%, что в целом с 1964 по 1994 г. предопределило большую долю кабарги в рационе этого хищника, составившую 22,6%. На Северо-Востоке Азии кабарга среди жертв рыси отмечена только в Хабаровском крае. К основным жертвам рыси кабарга принадлежит в некоторых районах Красноярского края, в среднегорных лесах Саяна, в Якутии останки кабарги среди жертв рыси отмечаются нечасто («Рысь», 2003).

В XIX и XX вв. высокая численность кабарги на Алтае, вероятно, предопределяла высокую зависимость численности рыси от данного вида жертв. Однако уже к 1990-м годам, когда численность кабарги в сравнении с 1980-ми годами снизилась в 5,4–6,8 раза, Собанский («Рысь», 2003) не относил кабаргу к видам, от которых зависит численность рыси на Алтае. В пределах обширных территорий Прибайкалья и Забайкалья, Восточного Саяна отмечено ограниченное количество участков (хребты Хамар-Дабан, Малханский, Восточный Саян, Икатский), где рысь добывает преимущественно не косулю, а кабаргу (Смирнов, Носков в «Рысь», 2003). Хотя в некоторых из приведенных примеров значение кабарги в питании рыси может недооцениваться, следует, однако, отметить несколько ограниченное влияние дан-



Рис. 49. Останки кабарги, полчаса назад добытой двумя харзами в пойме горной речки, Сихотэ-Алинь. Фото А. Астафьева.

ного вида добычи на численность и плотность населения рыси в пределах всего ареала. Высокая доля кабарги в составе пищи рыси в Зейском заповеднике, где плотность населения кабарги меньше, чем в Сихотэ-Алинском, можно объяснить, по-видимому, высокой численностью хищника, которая поддерживается благодаря другим видам добычи — зайцу-беляку и косуле. Зависимость обилия хищника от численности кабарги выявлена в Красноярском крае (заповедник «Столбы») в 70-е годы прошлого века (Зырянов, 1985) и в некоторых других регионах.

На Дальнем Востоке харза была основным хищником, который ограничивал рост популяций кабарги. В 1974–1983 гг. в Среднем Сихотэ-Алине останки кабарги были найдены в 73% экскрементов харзы. В период с 1962 по 1981 г. в Сихотэ-Алинском заповеднике среди причин гибели кабарги 68,7% приходилось на удачную охоту харзы (Зайцев, 1991а), и до недавнего времени не было известно случаев, когда кабарге, преследуемой харзами, удалось бы избежать гибели. Кучеренко (1980), например, считал воздействие харзы на кабаргу в некоторые периоды «катастрофическим». Однако во время исследований на ключевых участках мы отметили, что успешность охоты групп харз за кабаргой не превышала 34% (Зайцев, 2006б). От харз уходили прежде всего взрослые самцы. Среди добытых харзами кабарог встречено 81% самок и 32% молодых кабарог, что свидетельствует о выборочном изъятии.

Воздействие харзы на кабаргу в указанный период было существенным, однако оно не столь значительно отличалось от влияния рыси. Средняя смертность кабарги от рыси на ключе-

вых участках в среднем течении реки восточного макросклона Сихотэ-Алиня составила 3,5%, от харзы — 3,7–5%, доходя в разные годы до 14–20% по максимальным показателям. Всего эти два вида хищников изымали в течение года в среднем 9–10% населения кабарги.

Для регулирования взаимоотношений кабарги с харзой и рысью большое значение имеет неравномерное вертикальное распределение кабарги и мозаичное распространение ее репродуктивных группировок. Несовпадение вертикальных распределений харзы и кабарги, на которое обратил внимание Матюшкин (1974), является частью механизма регуляции соотношения численности кабарги и харзы, кабарги и рыси (Зайцев, 1983, 1991а).

Репродуктивные группировки кабарги, производящие ежегодно большое количество потомков, заселяют склоны и предвершинные участки у боковых хребтов Сихотэ-Алиня. Харза, напротив, обычно с наибольшей плотностью заселяет долины рек и больших ключей, временами появляясь в поисках добычи на прилегающих к этим участкам склонах гор. В долинах харзы находят убежища в дуплах тополей Максимовича, охотятся на белок, мышей и полевок, птиц и другую мелкую добычу. Но в поисках кабарги они группами по 2–3 особи, в которые, как правило, входят крупные харзы (в основном самцы, но отмечены и пары из самца и самки), поднимаются высоко в горы. Вспугнув кабаргу, харзы преследуют ее сообща, обычно на протяжении от 1,5–3 до 10 км, и сгоняют со склона в долину. На льду реки или реке, в лесу поблизости от нее разворачивается заключительный этап охоты. Хищники быстро умерщвляют жертву и почти сразу же, оттащив к ближайшему убежищу (дуплу дерева, полости под валежиной, расщелине в скале), начинают ее поедать (рис. 49). В зависимости от обилия жертв харзы или съедают почти все мясо кабарги, или оставляют значительную часть добычи нетронутой.

Верхняя часть заселенных кабаргой водоразделов и бассейнов крупных рек, где харза появляется реже, представляет собой естественный резерват для кабарги, откуда происходит пополнение ее населения, сократившегося в местах высокой плотности хищников (рис. 50). Повышенная плотность населения харзы в районах постоянного своего влияния, поддерживается в течение многих лет. Они заселяются и многочисленными одиночными

хищниками, и их группами, образующими своеобразную метапопуляционную ячейку. С течением времени «очаги» как бы пульсируют, то расширяясь в периоды высокой численности хищника, то сокращаясь в годы ее падения. Доля ежегодной гибели кабарги от харзы и рыси в заповедной части бассейна реки на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня в зонах периодического влияния харзы в среднем составляет 7–10% (1974–1982 гг.), что приблизительно соответствует количеству переселяющихся в популяции кабарог ($\approx 10\%$, в основном молодых).

Население кабарги испытывает не столь существенное влияние харз не только на западном макросклоне хребта Сихотэ-Алинь, где харза довольно редка, но и на восточном, где этот хищник более обычен, а в 1974–1983 гг. был многочислен. В верхней части склонов, у высоких водоразделов и на западных склонах основного хребта Сихотэ-Алиня увеличивается влияние на кабаргу рыси, которая в этих местах более обычна, чем на восточном склоне хребта. Преимущественное добывание харзой самок и молодых кабарог приводит к снижению репродуктивного потенциала группировок низко- и среднегорий, что ограничивает плотность популяции в стабильных условиях.

В течение последнего десятилетия произошло резкое снижение численности харзы. В бассейне р. Серебрянки за этот период выгорели мес-

та обитания кабарги по ключам Захаровскому, Горемыкину, которые являлись и постоянными местами охоты харз. В 2004–2006 гг. в долине реки напротив впадения этих ключей следы харз на учетах почти не встречались. Во время мартовских учетов на протяжении 35 км вдоль реки была найдена всего одна кабарга, ставшая их жертвой. Подобная же ситуация наблюдалась в районе всего Среднего Сихотэ-Алиня. Численность харзы на заповедных территориях сократилась в 5–8 раз больше, чем численность кабарги. Это обстоятельство не позволяет считать хищничество харз, как и рысей, основной причиной наблюдаемого падения численности кабарги.

2. Изменения численности кабарги и хищников на заповедной территории. В 1962–1981 гг. в Сихотэ-Алинском заповеднике были отмечены кратковременные изменения численности кабарги с периодом 3–4 года, а также флуктуации ее численности с периодом около 10–11 лет (Зайцев, 1991а). Период спада численности длился 2–3 года (с 1972 по 1975 г.), после чего следовало ее возрастание. В крупных группировках кабарги на территории заповедника колебания численности имеют свои особенности и некоторую автономность друг от друга (рис. 51).

Численность харзы изменялась синхронно с колебаниями численности кабарги, но обычно с запаздыванием приблизительно на год. Надо отметить, что небольшие различия в обилии следов на маршрутах в разные годы могут быть связаны не с изменениями численности, а с изменением подвижности животных, а также с другими причинами. В изображенной на рис. 51 ситуации численность кабарги имела тенденцию возрастать с 1972 по 1975 г., в 1978–1981 гг. она снизилась. Причины синхронного снижения численности кабарги и харзы объясняются не только прямой зависимостью обилия хищника от численности жертвы, но и успешностью их охоты в разные по условиям годы, а также численностью других добываемых видов (в частности, белки, обилие которой зависит от урожая кедровых семян). Даже при небольшой своей численности харзы в многоснежные зимы 1971–1972, 1976–1977 гг. добывали значительно боль-

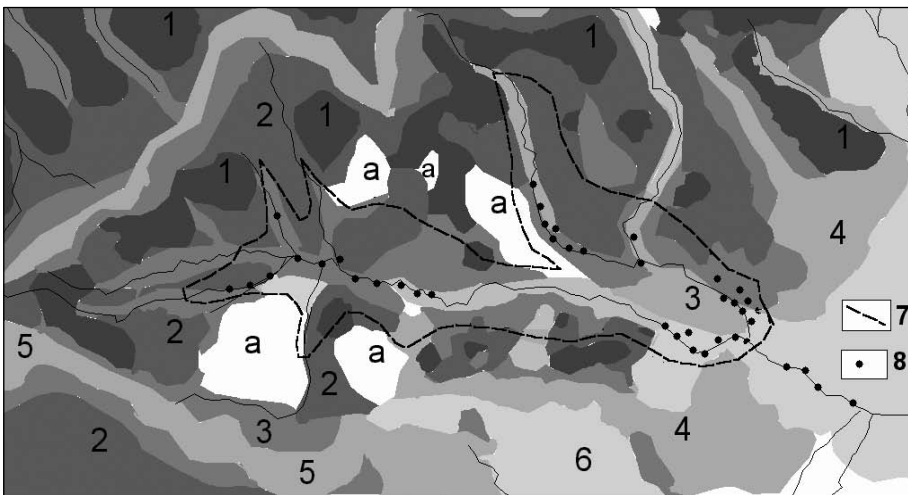


Рис. 50. Распределение плотности населения кабарги (особей/10 км²) и основной район сосредоточения населения харзы в периоды ее невысокой численности (1970–1983 гг.) в бассейне р. Серебрянки Сихотэ-Алинского заповедника: 1 — 15–20; 2 — 7–14; 3 — 3–6; 4 — $\approx 1-2$; 5 — менее 1; 6 — почти полное отсутствие кабарги (изоляция барьеры между группировками); 7 — область распространения харзы; 8 — останки кабарог, обнаруженных в 1974–1982 гг.; а — гари разной давности (после 1978 г.), не заселенные кабаргой. Схема распределения кабарги составлена на основании схемы растительного покрова Сихотэ-Алинского заповедника (автор М. Н. Громыко) и данных учетов; схема распределения харзы — по результатам встреч следов на маршрутах.

ше кабарог, чем при высокой своей численности, но в малоснежные годы.

Запаздывание изменения численности харзы от кабарги свидетельствует о зависимости численности харзы от количества жертв. Деятельность харзы оказывает заметное влияние на кабаргу в периоды максимумов своей численности, что ограничивает обилие кабарги и приводит к его снижению впоследствии, по крайней мере, в местах интенсивного влияния харзы. По этим местам проходит значительная часть маршрутов учета на восточном склоне Сихотэ-Алиня. На западном склоне, где харзы значительно меньше, изменения численности кабарги не испытывали таких резких колебаний. Деятельность этих хищников на восточном склоне приводила к увеличению амплитуды флуктуаций обилия кабарги. Изменения численности рыси, как более редкого в тот период на Сихотэ-Алине хищника, не выявляли заметной зависимости от обилия кабарги.

В Сихотэ-Алинском заповеднике в кедровых и еловых лесах численность кабарги имела положительный тренд постепенного нарастания с 1962 г., когда начались систематические маршрутные учеты зверей, до 1982 г. Однако с 1983 по 2002 г. происходило заметное снижение ее обилия особенно на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня в кедровых лесах (Стивенс и др., 2005). Эти

авторы проанализировали влияние нескольких переменных, которые входили в набор, вероятно, наиболее важных факторов, объясняющих динамику популяций ряда видов копытных. На рост численности популяции кабарги в зоне кедрово-широколиственных лесов большое влияние оказывал уровень численности предшествующего года. Применительно к численности копытных нескольких видов, населяющих зоны кедровых, еловых и дубовых вторичных лесов, влияние показателей суровости зимы, средней температуры весны и лета было разным. Авторы считают, что потепление и аридизация климата повлекли увеличение численности пятнистого оленя. Для кабарги ситуация ими четко не определена, однако анализ показал зависимость ее обилия от суровости зимы, от количества осадков за зиму, средней температуры весны и средней температуры лета, в том числе и в предшествующем году. Авторы предположили, что браконьерство влияло на ее численность в заповеднике. Существенная связь показателей плотности кабарги в моделях от количества зимних осадков ($-0,23WC$ для кедрово-широколиственных и $-0,02WS$ для елово-пихтовых лесов) обусловлена прежде всего сокращением размера занятых кабаргой площадей в многоснежные зимы. Трассы учетов, проложенные в горной местности, главным образом по долинам рек и ключей, кабар-

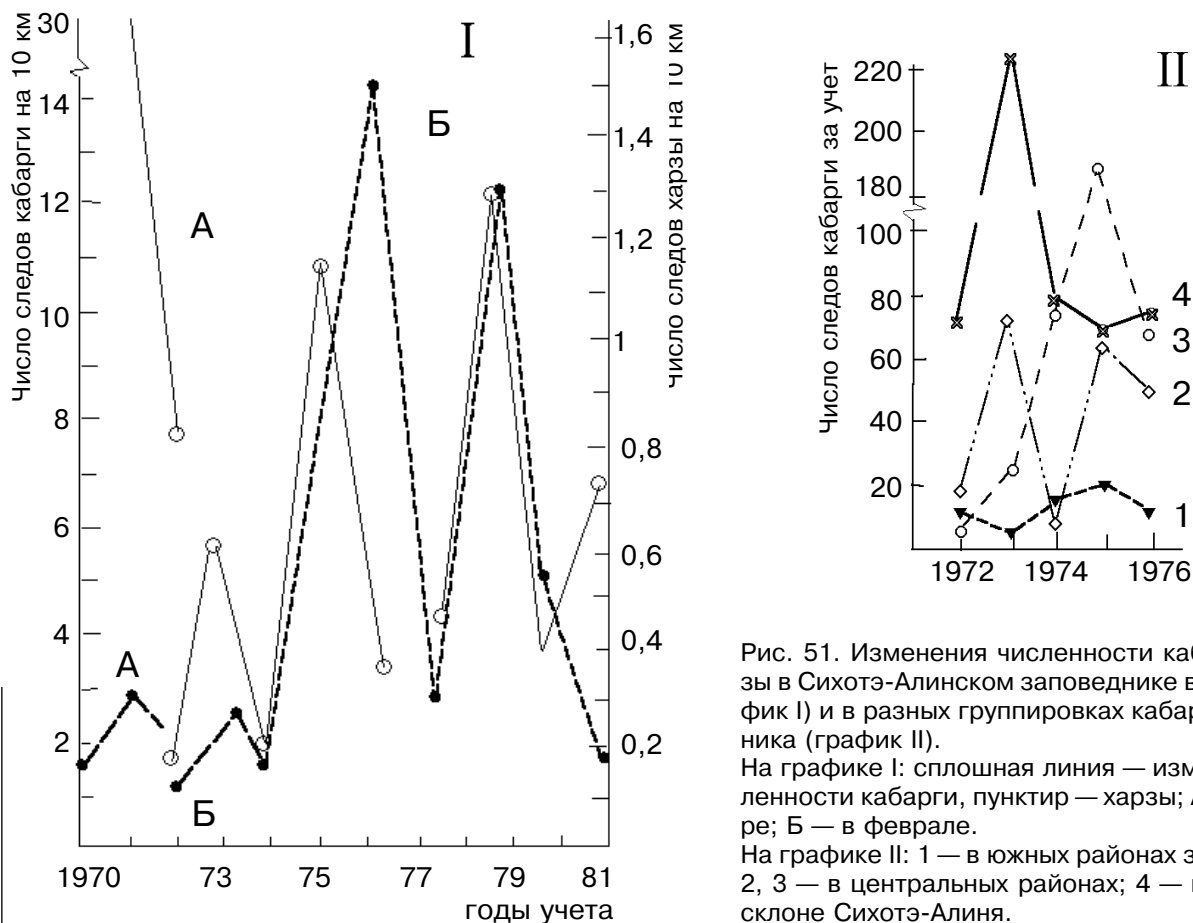


Рис. 51. Изменения численности кабарги и харзы в Сихотэ-Алинском заповеднике в целом (график I) и в разных группировках кабарги заповедника (график II). На графике I: сплошная линия — изменение численности кабарги, пунктир — харзы; А — в декабре; Б — в феврале. На графике II: 1 — в южных районах заповедника; 2, 3 — в центральных районах; 4 — на западном склоне Сихотэ-Алиня.

га в такие зимы пересекает реже, концентрируясь на горных склонах.

В последние десятилетия происходят изменения в растительном покрове и во флористическом составе заповедника (Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника, 2006), что, вероятно, связано с аридизацией климата Центральной Азии (Беликович и др., 2003) и других регионов в конце XX в. Как было показано выше, наблюдается снижение обилия основных компонентов пищи кабарги — древесных лишайников. Но и имеющегося их количества вполне достаточно для поддержания высокой плотности кабарги.

Асинхронность динамики численности кабарги разных популяций наблюдается в пределах небольших территорий, таких, как Сихотэ-Алинский заповедник (Зайцев, 1991а), в разных местообитаниях (Заумыслова, 2000, 2002; Стивенс и др., 2005). По-разному изменяется численность и на более удаленных друг от друга территориях.

В долинах рек Зеи и Гилюй кабарга часто встречалась в 1950-х годах (Щетинин, 1967; цит. по: Подольский, 2006). Но со второй половины 1960-х годов в Зейском районе наблюдали глубокую депрессию ее численности, а со второй половины 80-х — значительный рост (Подольский и др., 2006). В Зейском заповеднике и районе, где плотность населения кабарги ниже, чем в Сихотэ-Алинском, с 1999–2000 гг. наблюдалось падение ее численности, продолжавшееся вплоть до 2003–2005 гг. (Подольский, 1996; Подольский и др., 2006а, б). Были отмечены случаи гибели от неустановленной эпизоотии. Плотность населения кабарги в заповеднике в период наименьшей численности была определена всего в 1,2 особи на 10 км², но затем происходил небольшой рост численности, и плотность достигла 2 особи на 10 км². Как было установлено группой авторов (Подольский и др., 2006а, б), изменения численности кабарги были положительно связаны с количеством осадков в весенний период. Однако наблюдалось отставание цикла динамики численности

кабарги от максимумов и минимумов суммы осадков мая и июня за предшествующие 6 лет, которое имело высокую корреляцию ($r_s = 0,82$). Как отмечают авторы, в прогнозе плотности населения кабарги на 4 года вперед может использоваться регрессия: $P = -2,78 + 0,05Me(-6)$, где P — прогноз плотности кабарги в Зейском заповеднике; $Me(-6)$ — значение 5-летнего медианного сглаживания суммы осадков мая и июня шестилетней давности.

Существенные различия в темпах снижения обилия кабарги на заповедных и не заповедных территориях имеют разные механизмы. При территориальном консерватизме, присущем кабарге, выселение особей из Сихотэ-Алинского заповедника способно пока отразиться на ее численности в пределах пограничных участков шириной до нескольких километров. Как было отмечено выше, в настоящее время понизилась интенсивность обмена особями между заповедником и примыкающими охотничьими участками. Браконьерство в заповеднике наблюдалось в последние годы в пограничной зоне, хотя и не исключалось проникновение браконьеров в глубь территории. Основная причина падения численности кабарги на охотничьих участках — нерегулируемая охота, приводящая к истощению ресурсов данного вида. Так, численность кабарги в заповеднике, составлявшая 3 тыс. особей в 1970-х — начале 80-х годов, уменьшилась к 2004–2006 гг. в 1,4–1,5 раза (Зайцев, 2005б) в результате главным образом естественных причин, а многократное падение ее численности на охотничьих участках (см: Изменения численности и размещения...) почти на 80% определяется интенсивным промыслом.

Причина значительного снижения численности кабарги к 1990–1993 гг. в бассейне р. Зея на неохраемых участках заключалась в интенсивном браконьерстве. Однако после организации заказника «Бекельдеуль» в окрестностях Зейского заповедника ее численность здесь начала расти, а циклы динамики стали схожими с изменениями численности в Зейском заповеднике (Подольский и др., 2006а, б).

ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ В СОВРЕМЕННЫЙ ПЕРИОД

Ни один из существующих результатов учетов на больших территориях, к сожалению, не претендует на высокую точность определения общей численности кабарги. До 1960–1970 гг. в Советском Союзе и РСФСР она определялась лишь приблизительно, т. е. по «экспертным оценкам». К такому же роду данных, но с элементами экстраполяции относятся и опубликованные показатели численности кабарги в Советском Союзе после периода восстановления поголовья (к 1970-м годам): около 100 тыс. особей (Банников и др., 1978). По более поздним данным (Зайцев, 1991а), к 1980–1990-м годам она достигала 150 или даже 200 тыс. особей.

Тем не менее отсутствие достаточно репрезентативных способов учета плотности населения кабарги в первую половину XX в. и «оценочный» характер определения ее численности не помешали ввести запреты на ее добычу как в 1930-е годы, так и в конце прошлого и в начале нынешнего века, имевшие место в некоторых регионах.

Тенденции многолетнего изменения численности кабарги и их причины

Уменьшение численности кабарги в России происходило уже с XVII–XVIII вв. В то время ее численность была, возможно, в 4–6 раз выше, чем в 1970–1980 гг. (Зайцев, 1991а). Струю кабарог добывали десятками тысяч ежегодно и вывозили в основном за границу (Банников и др., 1978; Устинов, 1978). На Востоке известна мечеть, в цементирующий состав которой был добавлен мускус сотен кабарог. Как отмечает С. К. Устинов (1978), ее стены до сих пор источают запах мускуса. Только в 1855 г. в России было добыто 81 200 мускусных желез кабарги, проданных в Китай по цене 500 рублей за фунт (Устинов, 1965; Банников и др., 1978). На Дальнем Востоке в одном из кооперативов охотников в 1827 г. было добыто мускуса на 112 рублей, но к 1929 г. промысел почти прекратился из-за

падения численности кабарги и низкой цены мускуса (Устинов, 1965). К концу XIX и в начале XX вв. численность кабарги упала во многих регионах, прежде всего пограничных с Китаем. Но общий уровень ее численности в России был, вероятно, выше, чем в настоящий период (рис. 52), так как плотность народонаселения и соответственно охотников была меньше. Почти весь добытый в России мускус переправлялся в Китай, Корею и другие страны Тихоокеанского региона, в Западную Европу. В небольшой мере он использовался и в России.

В добыче кабарги были заинтересованы китайцы и корейцы, жившие в то время на Дальнем Востоке России. Их фанзы, по свидетельству В. К. Арсеньева (1921), Золотарева (1936), в конце XIX и в начале XX в. были разбросаны по всему Сихотэ-Алиню и другим дальневосточным регионам. В 1914 г. В. К. Арсеньев писал, что китайцы ежегодно добывали в Уссурийском крае от 25 до 30 тыс. мускусных желез кабарги. Они охотились на кабаргу разными способами, среди которых значительное развитие получило сооружение загородок из подрубленных деревьев с установленными в промежутках петлями — так называемых лудев, осеков, или поскотин. Местные охотники использовали этот способ реже. Темпы снижения численности кабарги в этот период, вероятно, были почти такие же, как и к 1855 г.

Истребление кабарги китайцами и корейцами в Приморье происходило в 1920-х годах, когда использование поскотин достигло апогея (Суворов, 2003). В этот период и позднее, когда пришлых китайцев и корейцев выселяли с Дальнего Востока, по всему региону бушевали пожары, устраиваемые, по свидетельству Колесникова (1938), выселенцами. Это значительно повлияло на сокращение численности и без того немногочисленной кабарги. Обеспокоенные этим охотники протестовали против «поскотинной» охоты, публикуя призывы к охране кабарги в местной прессе (Суворов, 2003). В 1930-е годы охота на кабаргу была запрещена. Затем была открыта лицензионная добыча зверей. Сравнительно небольшая популярность мускуса среди местного населения (русских, орочей, удэгейцев и др.) и падение цены на мускус

спасли кабаргу от дальнейшего истребления. В тот же период в соседнем Китае охота на кабаргу была интенсивна. В Кэнтее, по свидетельству А. Г. Банникова (Устинов, 1965), до конца 1930-х годов один охотник добывал за сезон до 100 кабарог, численность ее резко сократилась.

Большое значение в восстановлении численности кабарги имели создаваемые в первой половине прошлого века большие по площади заповедники — Баргузинский, Сихотэ-Алинский и др. Вскоре численность кабарги стала восстанавливаться, и первые сотрудники дальневосточных заповедников (Абрамов, 1955; Капланов, 1948; Салмин, 1972; Шамыкин, 1947; и др.) отмечали ее довольно высокую численность в 1940–1960-е годы. В своем отчете, обобщающем результаты многолетних исследований, Шамыкин (1947), используя данные Салмина, писал о многочисленности кабарги, заселяющей большие площади хвойных лесов Сихотэ-Алиня. Интенсивность промысла на охотничьих участках существенно снизилась, но в некоторых регионах продолжала оставаться высокой. Так, несмотря на ограничения охоты, в 1955 г. на Яблоновом хребте один охотник добывал до 70 кабарог за сезон (Устинов, 1965). В Сихотэ-Алине в 1970-е годы добыча охотника составляла нередко всего 1–4 струи за сезон. Поскольку кабаргу и в то время промышляли петлями, то число животных обоих полов и разного возраста в добыче охотника обычно не превышала 1–12 особей. По максимальным цифрам она была все же значительной. Часть профессиональных охотников, используя поскотины, добывала больше кабарог, не проявляя значительного интереса к добыче самцов. К 1970–1990-м годам численность кабарги считали почти восста-

новленной по отношению к сохранившимся местообитаниям (Банников и др., 1978). В Приморье в 1980-е годы ее обилие определяли в 14–16 тыс. особей, в Хабаровском крае — до 30 тыс. (Бромлей, Кучеренко, 1983). Однако она не достигала тех значений, которые имела в XVIII в.

В 1960–1980-е годы охота на кабаргу не имела истребительного характера. Хотя лишь незначительная часть охотников (1 из 10–20) добывала ее «с подхода», а большинство — петлями, причем некоторые устраивали осеки, достигавшие в Сихотэ-Алине длины 500 м, охота на кабаргу велась попутно с охотой на других животных. Вблизи границ Сихотэ-Алинского заповедника эти ловушки обеспечивали ежегодную добычу кабарги, население которой на охотничьих участках пополнялось из заповедника.

В 1960-е годы Устинов (1967) и другие охотоведы, основываясь на данных учетов кабарги в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, ратовали за интенсификацию использования ее ресурсов и применение осеков, в то время не разрешенных при промысле кабарги. При малочисленности охотников на больших пространствах Сибири и Дальнего Востока охота этими способами не наносила кабарге значительного урона.

Тем не менее и в этот, благополучный для кабарги, период происходило все более усиливающееся разрушение ее местообитаний в хвойных лесах при рубках и пожарах. Исчезновение больших площадей хвойных лесов во второй половине XX в. являлось основным фактором снижения численности кабарги в те годы. Только обширные пожары 1978 г. (рис. 53) на площади в несколько десятков тысяч гектаров кедровых и еловых лесов в Среднем Сихотэ-Алине уничтожили среду обитания около 1,5–2 тыс. кабарог. На обширной площади гарей, чередующихся с пятнами частично разрушенного пожарами леса (рис. 54), кабарга отсутствует и спустя 30 лет после пожара.

Другой фактор разрушения местообитаний кабарги — усыхание старовозрастных еловых и пихтово-еловых лесов, начавшееся с конца XIX в. и прогрессирующее в последние десятилетия в Сихотэ-Алине (Манько и др., 2002; Власенко, 2005; Майорова, 2005; и др.). В конце 1970-х годов усыхание охватывало до 46% пихтово-еловых лесов Приморья (Любарский, Соловьев, 1969),

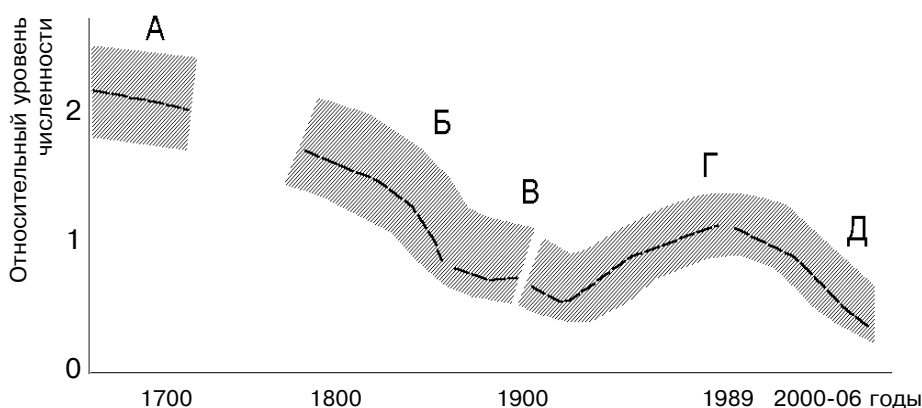


Рис. 52. Основные тенденции изменения численности кабарги в России в течение нескольких столетий (относительное обилие, за единицу принята численность в 1975–1983 гг., полоса показывает пределы возможных вариаций). Основные этапы: А — начальный уровень, при слабой освоенности человеком лесов Сибири и Дальнего Востока; Б — значительное снижение численности к середине — второй половине XIX в.; В — ее минимум в первой трети XX в.; Г — увеличение обилия кабарги в периоды запрета промысла и ограниченной промысловой нагрузки; Д — современный уровень численности, рассчитанный по аналогии со снижением плотности кабарги в Сихотэ-Алине и других регионах.



Рис. 53. Пожары 1978 г. охватили одно из лучших мест обитания кабарги в Сихотэ-Алине. На снимке: колонна транспорта, приближаясь к очагу пожаров на водоразделе рек Таежной и Кемы, была вынуждена остановиться в нескольких километрах от обширного верхового пожара. Плотность кабарги в этих сгоревших лесах достигала 20–28 особей на 10 км². Фото Е. А. Суворова.

а в 80-х годах — около 50% (Майорова, 2005). Большие площади усыхающих лесов расположены в Северном Приморье, в бассейне рек Бикин, Большая Пея и Кабанья. Однако разрушение хвойного леса при усыхании происходит частично, имеет фрагментарный характер, не затрагивает пока обширных площадей. Дальнейшее восстановление леса через 30–40 лет происходит плотными насаждениями ели и пихты. Наименее подвержены усыханию брусничные и зеленомошные ельники (Майорова, 2005), являющиеся хорошими местообитаниями кабарги. Вероятно, именно превышенная опасность усыхания еловых лесов служит одной из основ для развертывания их широкомасштабных рубок. Однако усыхание леса в существующих

масштабах не имеет пока большого значения в сокращении мест обитания кабарги, а возросшее количество усыхающих деревьев на первой стадии повышает обилие лишайников.

Усыхание древостоев и аномально засушливые годы способствуют возгораниям леса как по естественным причинам, так и по вине человека. Возгорания леса из-за молний в Сихотэ-Алинском заповеднике происходят нечасто. С одной стороны, наибольшее число пожаров возникает на юге Приморья в густонаселенной местности (Микелл и др., 2004). С другой — высокими показателями количества возгораний отличаются слабонаселенные участки Среднего и Северного Сихотэ-Алия, Ургальского и других лесхозов Амурской области (Астафьев и др., 2000), представляющие перспективные для кабарги территории, и вдоль транссибирской магистрали. Наибольшие среднегодовые площади пожаров (10–32 га на 1000 га лесов) характерны для Северного Сихотэ-Алия и лесов по нижнему течению левобережья р. Амур (Сергеевский, Пограничный, Пожарский, Уликанский и другие лесхозы Хабаровского края). На части этих территорий до 1990 г. были отмечены высокие плотности кабарги (Бромлей, Кучеренко, 1983). Число пожаров и площадь сгоревших лесов, увеличившиеся в последнее десятилетие, снижают перспективы сохранения местообитаний и популяций с высокой численностью. Через 10 лет воздействия пожаров в указанных и других лесхозах численность кабарги может снизиться почти на 25%.

С реорганизацией СССР, развалом госохотхозяйств, ослаблением контроля охоты, внешней торговли, экономической разрухой увеличилась незаконная добыча практически всех видов крупных зверей (лосей, кабанов, оленей). Начало падения численности перечисленных видов зверей, как и кабарги, началось в 1990–1991 гг. После расширения торговых отношений с Китаем и другими странами Тихоокеанского региона, с появлением многочисленных китайцев и корейцев на Дальнем Востоке России ситуация, наблюдаемая в 20–30-е годы XX в., вновь повторяется. Но в этот раз временные переселенцы играют роль перекупщиков мускуса и других охотничьих трофеев, а роль «добытчиков» полностью принадлежит уже местным охотникам, обычно нелегально добывающим кабаргу всевозможными способами.

Вновь получил широкое распространение способ охоты длинными лудевами, которые устанавливаются в удаленных участках тайги (Зайцев, 2004). Официальные данные о состоянии видов охотничьих животных, в том числе и кабарги, не всегда отражают реальное снижение их численности и требуют дополнительного контроля. В условиях стабильной политической и экономической ситуации в Советском Союзе до начала 1990-х годов величина изъятия животных, планируемая охотконтролем на основе данных ЗМУ и других учетов, не причиняла существенного ущерба большинству популяций охотничьих зверей (даже с учетом браконьерства). Однако к 1991–1992 гг. ситуация вышла из-под контроля, получила массовое развитие нерегулируемая охота. С оценкой численности кабарги, как и некоторых других охотничьих животных, возникло «неопределенное» положение.

Проблема определения численности кабарги и темпов ее снижения

Согласно данным Центрохотконтроля, уменьшение численности кабарги характеризуется как незначительное, имеющее региональный характер («Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации», 2000, 2004 и др.). С 1997 г. данные ЗМУ для определения численности кабарги собираются этой организацией с больших площадей (за исключением Республики Саха, где учеты на протяженных маршрутах были развернуты только к 2003 г.). Вместе с тем, как уже было отмечено, метод ЗМУ из-за пролегания значительной части маршрутов по долинам рек, имеет ограничения для определения плотности кабарги в пределах всех горных местообитаний и приводит в основном к занижению показателей плотности. Такого же мнения придерживаются и охотоведы (Состояние ресурсов..., 2004). Таким образом, по первичным данным, используемым Центрохотконтролем (количество следов на 10 км маршрута), можно оценить в основном лишь тенденции изменения численности (и то не для всех регионов), в то время как определение абсолютной численности ограни-



Рис. 54. Обширные пожарища 1978 г. (вплоть до вершин хребта) на месте кедровых лесов в средней части бассейна р. Таежной в 2004 г. В небольших массивах оставшегося после пожаров кедровника, частично поврежденного огнем, кабарга отсутствует, так как площадь каждого такого фрагмента леса мала. В верховьях реки более поздними верховыми пожарами уничтожены ельники, в которых плотность кабарги достигала 30 особей на 10 км².

чивается лишь ее приблизительным уровнем со значительными отклонениями. Учет на площадках, окладом, пока имеет ограниченное применение.

По данным, собранным автором, в последнее десятилетие во многих охотхозяйствах, например в Приморье, учет численности охотничьих животных проводился в недостаточном объеме, чем недовольны многие охотники (Зайцев, 2005а). Учет копытных в некоторых районах проводится на площадках, количество и размеры которых не обеспечивают достоверного определения численности кабарги. О том, что такие учеты вообще проводятся, не знают многие охотники-спортсмены.

В конце 1990-х годов численность кабарги в России определялась Центрохотконтролем в 150 тыс. особей, т.е. приблизительно на таком же уровне, какой она была к 80-м годам, или несколько меньше (Зайцев, 1991а). К 2000 г. она стала снижаться. Всего с 2000 по 2003 г. численность кабарги сократилась со 129 тыс. до 120,4 тыс. Уровень ее численности, определенный в 1970-х годах, был ниже, чем в начале 2000-х годов (Данилкин, 2006), что находится в некотором противоречии с интенсификацией промысла в 1990-х и 2000-х годах и, возможно, обусловлено разными методами экстраполяции. Однако, по данным TRAFFIC России (2000), ежегодный экспорт струи требует добычи приблизительно 20 тыс. самцов, а всего добывается порядка 50–60 тыс. кабарог, и эта оценка ежегодного изъятия в 28–29 раз превосходит величину, определенную Центрохотконтролем для ежегодного среднего показателя падения обилия кабарги в России.

В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке кабарга в настоящее время представляет основной вид добычи многих охотников. Однако психологическая установка на многочисленность кабарги, сохраняющаяся с предшествующего периода, сказывается на незаинтересованности в проведении точного учета ее численности и благоприятствует интенсивному нелегальному промыслу.

Данные Центрохотконтроля по относительной численности кабарги (рис. 55) не указывают на сколько-нибудь существенное снижение численности в Приморском крае: с 2000 по 2003 г. она сократилась всего на 0,5 тыс. — с 17,5 до 17 тыс. особей. По данным этой организации и других авторов, в 1970–1980 гг. она даже увеличилась с 14–15 тыс. (Бромлей, Кучеренко, 1983) до 18 тыс. в 1992 и до 21 тыс. в 1997 г., после чего стала снижаться. Между тем на территории Сихотэ-Алинского заповедника, где обитают несколько устойчивых группировок кабарги, с 1982 г. наблюдаются отрицательные тренды изменения численности кабарги, круто падающие на части траектории (Стивенс и др., 2005; рис. 55). По нашим данным, полученным при учетах на площадках с экстраполяцией на площади леса, ее обилие вследствие естественных причин и выселения животных на опустевшие охотничьи участки за 15–20 лет сократилось с 3 тыс. особей в 1980–1982 гг. до 2–2,2 тыс. к 2004–2005 гг., т. е. в 1,4–1,5 раза (Зайцев, 2005б).

Прогрессирующее разрушение местообитаний кабарги рубками и пожарами неминуемо ведет к снижению ее численности на больших площадях, что не учитывается, вероятно, органами охот-

ничьего контроля. Нелегальные рубки леса, общие площади которых трудно оценить, в Приморском крае достигают приблизительно половины легально заготовленной древесины (Вайсман, 2005).

В настоящее время из-за недостаточного распространения репрезентативных методов учета оценки обилия кабарги разными организациями и охотоведами в некоторых случаях различаются в 1,6–6 раз и более. По данным, приведенным С. А. Подольским (1996), оценки численности в одном из районов Амурской области, полученные разными организациями, различаются в 2–11,4 раза, при этом ежегодные колебания численности с амплитудой почти в 2 раза, отмеченные зверопромхозом, не могут быть вызваны какими-либо естественными причинами. Как было показано выше, популяция кабарги при отсутствии промысла обладает высокой стабильностью численности и структуры из года в год, и свойственные ей темпы воспроизводства ни в коей мере не могут объяснить происхождения подобных показателей. Большое количество примеров разногласий в оценках численности кабарги охотпользователями и центральными организациями приведено в отчете WWF (Без лицензии..., 2004). Расходятся не только данные о численности, приведенные организациями разной ведомственной подчиненности, но и данные центральных органов охотничьего учета. Так, в 1998–2002 гг., по данным ВНИИОЗ, обилие кабарги в Приморском крае оценивалось в 22 тыс., в Хабаровском крае в 29 тыс., в Амурской области в 11 тыс. особей. По данным Центрохотконтроля оно составляло в Приморском крае 17 тыс., в Ха-

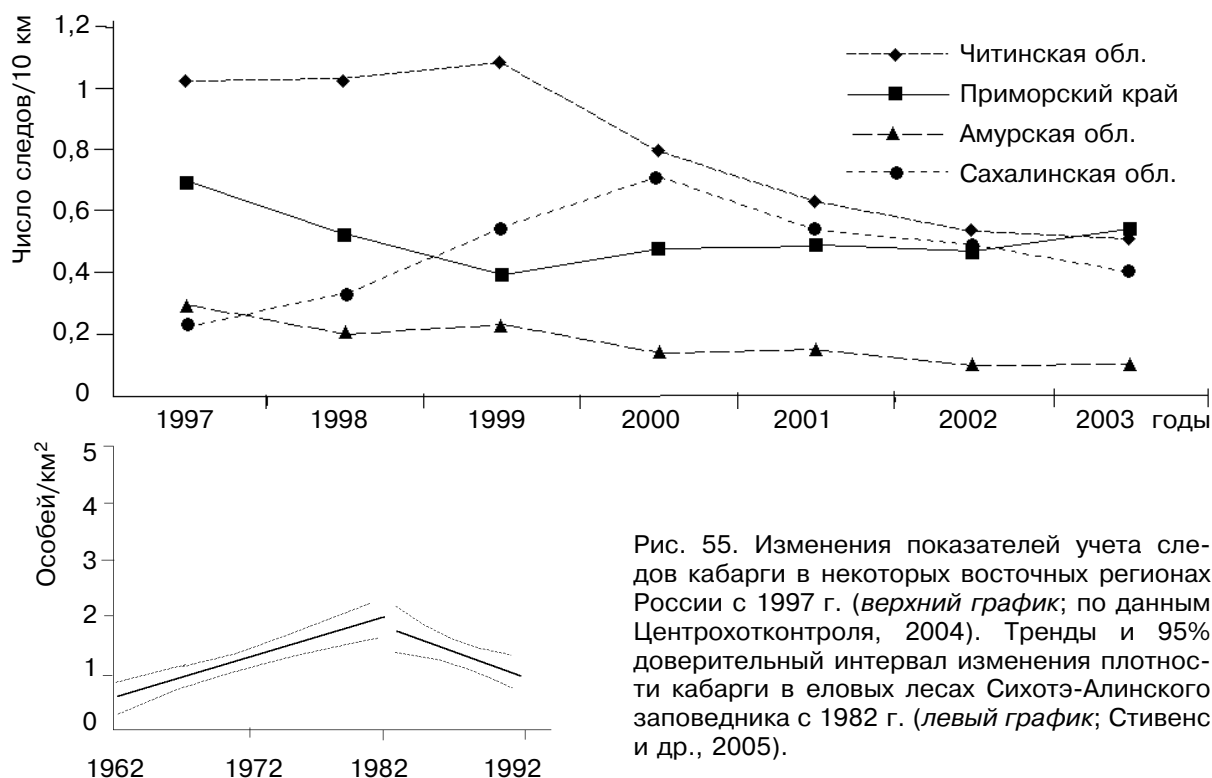


Рис. 55. Изменения показателей учета следов кабарги в некоторых восточных регионах России с 1997 г. (верхний график; по данным Центрохотконтроля, 2004). Тренды и 95% доверительный интервал изменения плотности кабарги в еловых лесах Сихотэ-Алинского заповедника с 1982 г. (левый график; Стивенс и др., 2005).

баровском крае 15–16 тыс., в Амурской области 4,1–6,5 тыс. В то же время отдельные охотоведы (журнал «Зов тайги» и др.) оценивали численность кабарги в Приморском крае в этот же период (до 2003–2004 гг.) от 12 до 15 тыс. Причина этих расхождений далеко не всегда кроется в желании заинтересованных в использовании кабарги лиц и организаций подтасовать результаты учетов. В приведенных С. А. Подольским данных (1996), наивысшие оценки численности принадлежат зверопромхозу, заинтересованному в добыче кабарги значительно больше, чем охотники-спортсмены. А оценки последних оказались ниже, чем оценки сотрудников Зейского заповедника.

Минимальные показатели обилия кабарги принадлежат В. И. Приходько с соавт. (Приходько, 1997, 1999; Prikhod`ko in «Deer», 1998; Prikhodco, Ovsjanikov, 1998). Акцентируя внимание на падении численности кабарги, они уже к 1994 г. оценивали ее обилие в России всего в 56–60 тыс., а на Дальнем Востоке — в 4–6 тыс. особей. По другим данным, только в Хабаровском крае кабарги в этот период было 18 тыс. особей (Khabarovsk Game Department in «Deer», 1998) или больше (см. выше). С другой стороны, из учетов, проведенных WWF, следует, что численность кабарги на Дальнем Востоке России на 2002–2004 гг. достигала 140,6 тыс., а в Приморье 38–39 тыс. особей. По сообщению TRAFFIC, объем сбыта продукции (учитывая нелегальную) требует ежегодной добычи около 60 тыс. кабарог (Вайсман, Фоменко, 2004). Исходя из этого, с 1999 по 2002–2003 гг. ее общая численность из-за добычи уменьшилась на 150–200 тыс., а к началу 1990-х годов должна была достигать 300 тыс. особей и более.

Различия в оценках численности кабарги разными авторами и организациями в регионах, в частности в Приморском крае и на Дальнем Востоке, к 1999–2004 гг. достигали 23–35 крат, что представляет собой беспрецедентный случай. Однако почти все авторы, сотрудники TRAFFIC WWF и других природоохранных служб и охотинспекции, многие жители Сибири и Дальнего Востока (см., например, сообщения в Интернете) единодушны в том, что нелегальный промысел кабарги необычайно возрос. По интенсивности истребления кабарги Россия вышла на уровень 1855–1920-х годов, когда общая численность народонаселения, включая китайцев, корейцев и других народов в Сибири и на Дальнем Востоке, была гораздо меньше, а общая площадь местообитаний кабарги больше. Очевидно, что с начала 1990-х годов начался этап небывалого влияния человека на кабаргу в России. На общем фоне интенсификации нелегального промысла кабарги выделяются лишь некоторые регионы. Например, в некоторых районах Якутии на нее не охотятся согласно народной традиции (Кривошапкин, 2003).

Как было отмечено выше, проблемы, возникающие при определении численности кабарги в России, связаны в основном с недостаточным использованием известных в настоящее время репрезентативных методик учета и общих объемов учетных работ.

Реальность оценок численности кабарги. Выбор исходных данных для планирования ее охраны. Определение численности кабарги без специальных широкомасштабных учетов заведомо приводит к присутствию в результатах оценок типа «экспертных». Рассмотрим основные крайние результаты определения ее численности.

Минимальные значения численности приведены в указанных выше статьях В. И. Приходько. Они были получены на основании данных по официальным заготовкам мускусных желез кабарги. В этом кроется методическая ошибка, поскольку объем нелегального экспорта во много раз превышает официальные данные. В результате, например, численность кабарги в 4–6 тыс. к 2000–2005 гг. для Дальнего Востока представляется явно заниженной. Только в Приморском и Хабаровском краях в 1999–2003 гг., согласно официальным данным, по лицензиям добывалось от 495 до 947 самцов, всего в России от 1748 до 3654 особей. Если согласиться с оценкой В. И. Приходько, то даже такие незначительные в сравнении с реально существующими объемы промысла кабарги уже привели бы к ее полному уничтожению на Дальнем Востоке.

Численность кабарги в 140,6 тыс. особей, определенная к 2004 г. на Дальнем Востоке России учетами сотрудников WWF (Вайсман, Фоменко, 2004), представляется завышенной. Авторы получили первичные данные по плотности кабарги (до 50 особей на 10 км²), которые редко регистрировались нами даже на территории Сихотэ-Алинского заповедника (Зайцев, 2005а, б) и были гораздо ниже в соседних охотничьих угодьях (табл. 11). Далее эти авторы провели снижение показателей, исходя из предположения, что кабарга заселяет 51% площадей, введя искусственный коэффициент ограничения. Однако и в этом случае используемые для экстраполяции плотности цифры превышали наши первичные данные для охотничьих территорий. Мы использовали другие способы учета, подстраивая сеть маршрутов на пробных площадках к структуре группировок кабарги, экстраполируя данные на другие категории местообитаний. Поэтому в таблице 11 сопоставления с данными Вайсмана и Фоменко проведены по различиям в группах выделяемых схожих местообитаний.

Возникают сомнения и в правомерности экстраполяции данных учета на лесопокрытые площади, которую эти авторы проводят на основе публикации Шейнгауза с соавторами (1996). Дело в том, что к 2004–2005 гг. обширные участки лесов в Приморье

рье были вырублены, часть лесов сгорела. В некоторых районах Сихотэ-Алиня уже пройдено рубками разного режима свыше 50% пихтово-еловых лесов и до 20% и больше кедровников (например, лесхоз Мельничное), что снижает емкость этих местообитаний для кабарги или приводит к полному их исчезновению. Вместе с тем в опубликованных источниках, которые используют авторы, и в лесотаксационных материалах эти площади еще числятся как неповрежденные. Соответственно общая площадь заселенных кабаргой местообитаний в реальности значительно меньше и продолжает снижаться.

Для планирования изъятия кабарги в охотничьем хозяйстве и для ее сохранения на данном этапе целесообразно исходить не из оценок общей уменьшающейся численности кабарги в пределах больших регионов, а из ее плотности, учитываемой на пробных площадях. Это позволяет проводить и более точную экстраполяцию на сравнительно небольшие площади. Плотность ее на многих охотничьих территориях Сихотэ-Алиня к 2004–2005 гг. была значительно менее 5 особей на 10 км² — ниже

того предела, с которого, согласно действующим правилам, может быть разрешена охота на кабаргу. Соответственно нами были рекомендованы меры по прекращению охоты на нее, и в конце 2005 г. в Приморье лицензий не выдавали. В 2005–2006 гг. Центральная экспертная комиссия ограничила квоту на струю самцов 450 лицензиями в Приморском и 500 в Хабаровском краях (всего в России их было выдано 2730). В предшествующие годы по лицензиям самцов добывалось меньше (2234 в 2000–2001 гг., 1327 в 2004–2005 гг.). Реализация такого количества лицензий при добыче кабарги петлями приведет к гибели не менее 2 тыс. особей в Приморском крае, а всего в России будет добыто не менее 7–10 тыс. кабарог. Для Дальнего Востока и других регионов России в настоящий период это немалая величина. Нелегальную охоту подобная мера, вероятно, ограничит мало. Лесопромышленники, сборщики кедровой шишки, которые добывают кабаргу в большом количестве, часто не состоят членами охотничьих обществ, и большая часть мускуса, вероятно, будет реализовываться нелегально.

Таблица 11

Результаты учетов (средние показатели первичных данных) плотности кабарги в Приморском крае (по Вайсману, Фоменко, 2004) и Среднем Сихотэ-Алине (наши данные)

Группы типов леса	Плотность населения, особей/1000 га	
	Приморский край	Средний Сихотэ-Алинь (в скобках — вариации)
Елово-пихтовые леса в целом	от 4–7 до 27,5 (в разных местообитаниях)	
Елово-пихтовые леса разного состава		0–6,5
Елово-пихтовые леса с другими породами, пройденные рубками		3,3
Елово-пихтовые леса с примесью кедра	40,7	3 (0–6); на крутых склонах — 4,6
Кедровники с елью, пихтой, лиственницей		
Елово-пихтово-лиственничные, мшистые поймы	23,3	леса с буреломом — 16–18*
Елово-пихтовые леса с гарями	10	0–3
Елово-пихтовые леса с заросшими вырубками	15	2,6 (0–4,5)
Кедрово-широколиственные леса	7,7	0,9 (0–4,2)
Кедровники с пихтой, пройденные выборочными рубками		2,3 (0–5)
Вырубки большой площади с лиственным подростом	3	0–0,5
Лиственничники с примесью березы	3	0,1–1,5

* — На охотничьих участках.

Изменение численности и размещения кабарги на охотничьих территориях

Как было показано выше, определить реальную общую численность кабарги на основе всех имеющихся в настоящее время данных весьма затруднительно. Со значительно большей точностью это может быть сделано на территориях ограниченного размера и в допустимых интервалах. Поскольку интенсивный промысел кабарги распространен практически по всей территории России, то ситуация в Сихотэ-Алине репрезентативно характеризует общее положение дел с кабаргой.

Значительные падения обилия кабарги произошли в Южном Сихотэ-Алине, где этот вид и прежде был неравномерно распространен в сохранившихся хвойных лесах вдоль основного хребта. Наличие кабарги в южном очаге ее былого распространения (чернопихтарниках) в настоящий период пока не показано. Значительно снизилась ее численность и в других районах Южного Приморья. В Чугуевском районе, простирающемся вдоль хребта Сихотэ-Алинь, в течение последних лет проводились интенсивные рубки, большие площади хвойных лесов сгорели. По сообщениям жителей района, кабарга стала редка, заселяя удаленные от населенных пунктов горы. Небольшое количество кабарог сохранилось в Лазовском районе, где она с малой плотностью обитает и в Лазовском заповеднике на прилегающих к Чугуевскому району участках. В Лазовском заповеднике, как и на окружающих территориях, преобладают лиственные леса с добавкой кедра и других хвойных пород. В Дальнегорском районе кабарга встречается в хвойных лесах вдоль основного хребта. Она стала редка в смешанных лесах восточного склона хребта Сихотэ-Алинь. В Красноармейском районе, расположенном на западном склоне, плотность населения кабарги и общая численность прежде были велики. В 1978–1983 гг. в примыкающих к Сихотэ-Алинскому заповеднику ельниках и кедровниках она достигала 15–27 особей на 10 км². В конце прошлого и в начале нынешнего веков на западном склоне выгорели большие площади мест обитания кабарги (у пос. Молодежное, вдоль верховий р. Большой Уссурки, у пос. Таежное, население которых в прошлом достигало нескольких тысяч, а ныне 100–120 человек). От основного хребта до пос. Мельничное гари вдоль автодороги занимают около половины площади лесов (до 70%), некоторые из них растягиваются до десяти километров. Елово-пихтовые леса сохранились преимущественно вдоль самого хребта и некоторых боковых водоразделов, но в настоящее время они подвержены интенсивным рубкам, охватившим свыше 50% их площади. Около 20% кедровников к 2005 г. уже пройдены

выборочными рубками. На вырубках плотность кабарги очень низка из-за браконьерства.

В Тернейском районе на восточном макросклоне хребта численность кабарги постоянно снижается вследствие добычи, выборочных рубок и пожаров. Спелые и старовозрастные кедровые леса занимают в настоящее время сравнительно небольшую площадь — вне Сихотэ-Алинского заповедника они сохранились в средней и верхней частях бассейнов рек Таежная, Кема и соседних с ними. Леса вдоль водораздела рек Кема и Таежная существенно повреждены недавними пожарами. Кедровники интенсивно вырубались около 20 лет назад Кемским леспрохозом. В настоящее время сплошные их рубки ограничены площадью низовых пожаров 2004 г. и свежими гарями в бассейне притоков Надежный и Веселый. Выборочными рубками охвачены значительные площади средней и верхней частей бассейнов рек Таежная и Кема. Нижняя и частично средняя части их бассейнов заняты вторичной растительностью давних гарей, восстанавливающимися пожарищами 1978 и более поздних годов. На этих площадях кабарга в небольшом количестве присутствует в восстанавливающимися лиственничниках и остатках темнохвойного леса. Из-за рубок и промысла кабарга практически отсутствует вне границ заповедника в средней части бассейна р. Таежной в полосе шириной 1–2 км вдоль русла реки и автодороги (рис. 56). В верхней части бассейна в сохранившихся от пожаров кедровниках и ельниках кабарга еще встречается на участках, примыкающих к пойме. Повышается ее численность и вблизи высоких кемских водоразделов, труднодоступных для охотников. Часть охотников, учитывая падение численности кабарги, добывает ее здесь в ограниченных количествах или вообще на нее не охотится. В верхней части бассейна Кемы охотники мало используют до 80% площади своих участков.

«Свободные» от кабарги территории простираются в бассейнах рек Амгу, Максимовка, Светлая, на большом протяжении р. Единка и в нижнем течении р. Самарга. В Приморье в бассейнах этих и соседних рек имели место обширные пожары, в последние 10 лет лес горит ежегодно. Недавно были проведены сплошные рубки ельников. Вырубались первичные леса из ели аянской на Нахтахинском плато. В бассейне р. Светлой, где лес рубили корейцы, остались большие площади полностью разрушенных лесов. В бассейне р. Самарга уже почти построен лесопромышленный терминал, включающий вахтовый поселок лесорубов (бухта Адими) и пристань для вывоза леса в Японию морским путем. Компания «Тернейлес» к началу 2006 г. еще не начала сплошные массовые рубки, но интенсивно прокладывается сеть дорог, выходящих в Хабаровский край. Со стороны Хабаровского края также развертываются лесоразработки.

Браконьерство еще до прихода лесорубов было развито в заселенных кабаргой лесах. Например, вблизи побережья бухты Адими инспектор А. Д. Сайко встретил летом поскотину, вдоль которой шел несколько часов. В петли уже попали несколько кабарожек. Браконьер, взяв мускус у самцов, отбросил туши в сторону. Через год в этом месте было развернуто строительство поселка лесорубов, довершивших истребление кабарги у побережья и вдоль прокладываемых в глубь материка трасс. Часть территории была выделена в зону традиционного лесопользования удэгейцев из пос. Агзу, однако и в этой зоне «Тернейлес» намечал рубки леса. Нелегальный промысел процветает в верховьях р. Самарга. В эту часть бассейна, находящуюся на расстоянии до 70 км от пос. Агзу и Самарга, охотники заезжают зимой, обычно на несколько месяцев, но число охотников, добывающих кабаргу десятками и сотнями особей, здесь пока невелико. В пос. Агзу, где проживают удэгейцы и русские, лишь небольшая часть охотников, включая приезжих, осваивает отдаленные территории, что способствует сохранению заметной численности кабарги в верховьях — 20 особей на 10 км² и больше. Приток приезжих охотников и лесорубов повсеместно усиливает тенденцию снижения ее численности в сохранившихся лесах. На основании данных учета кабарги в Тернейском районе (табл. 12) и схемы лесоустройства Тернейского лесхоза, предоставленную В. Д. Мамоновым, а также других данных

составлена схема распределения кабарги в этом лесхозе к 2005 г. (рис. 57). Однако местообитания кабарги быстро разрушаются: только весной 2006 г. в районе было отмечено 12 очагов пожаров. Все факторы разрушения местообитаний вносят существенные поправки и в распределение кабарги, снижая ее численность.

Для размещения кабарги в настоящий период характерны следующие особенности. Участки с повышенной ее плотностью отдалены от побережья Японского моря на большие расстояния, чем 20–25 лет назад. На обширных площадях прибрежных вторичных лесов и гарей кабарга отсутствует. Места встреч ее следов приурочены здесь к лесам с лиственницей, старыми березами и дубами вблизи скал побережья. На этих участках охота на кабаргу неразвита. Проведя учеты (например, у мыса Моленный), мы убедились, что ее плотность в некоторых местах осталась почти на том же уровне, что и в 1974–1983 гг. Очевидно, что эти небольшие группировки способны поддерживать свою численность и при уменьшении потока вселяющихся особей.

Группировки с повышенной плотностью распределены зонально-мозаично на отдаленных от автодорог и русел крупных рек участках вблизи основного хребта в горной местности с крутыми склонами, на которых лесоповал не проводится. Площадь этих мест в сравнении с 1974–1983 гг. существенно сократилась, как и плотность кабар-

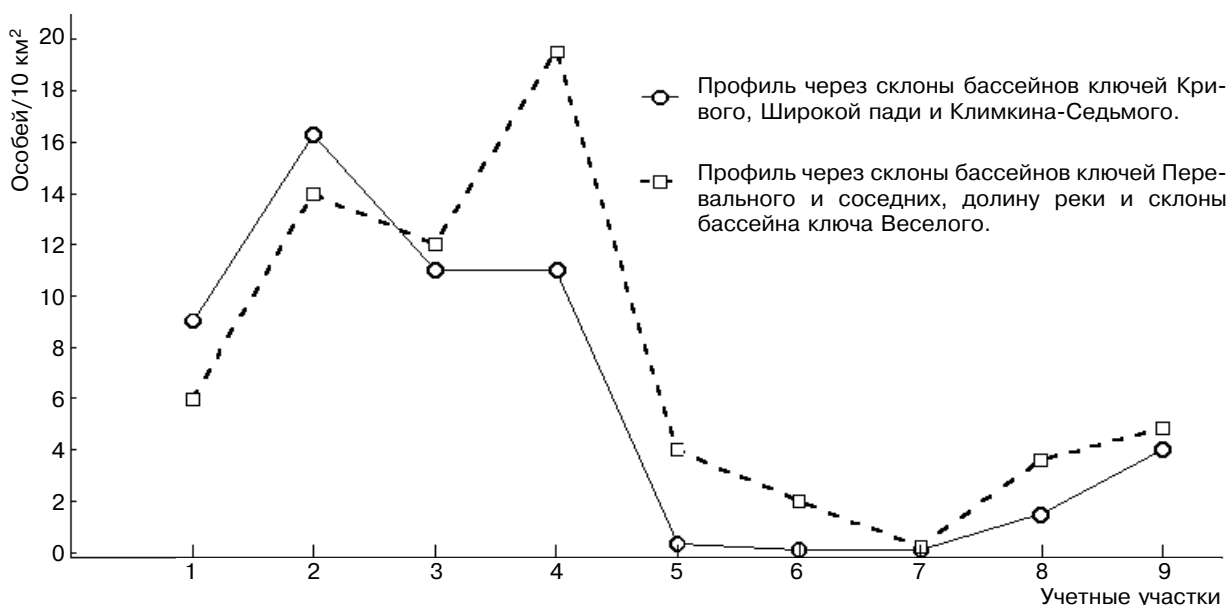


Рис. 56. Плотность кабарги (динамические показатели) в Сихотэ-Алинском заповеднике (1–6) и на охотничьих участках в бассейне р. Таежной (7–9). Участки учета (по оси X): 1 — верхняя зона еловых и кедровых с елью лесов на водоразделах; 2 — верхняя часть бассейнов притоков реки, кедровники с елью, лиственницей; 3 — средняя часть бассейнов притоков, сложные кедровники; 4 — средняя часть бассейна реки и притоков, сложные кедровники, кедровники с лиственницей, елью, ельниками; 5 — прилегающие к долине склоны, кедровники, ельники; 6 — долинные леса, смешанные — у ключей Кривого и Широкой пади и еловые с кедром — на стационарном участке Перевальном; 7 — не далее 0,5–1 км от дороги; 8 — нижняя часть склонов левобережья реки, кедровники с выборочными рубками; 9 — верхняя часть крутых склонов левобережья реки, кедровники с пихтой, елью, дубом и лиственничники.

Таблица 12

Результаты учетов плотности населения кабарги (особей/10 км²) в Сихотэ-Алинском заповеднике и на других территориях зимой и весной 2004–2006 гг.

Заповедник		Охотничьи участки, местообитания аналогичные с заповедником	
Место проведения учета, бассейн реки	Плотность*	Место проведения учета, бассейн реки	Плотность*
Вторичные леса с лиственницей, кедром			
Дубняки с березой, лиственницей, кедром и пихтой, рододендроном на водоразделах ключей	<0,1 (14); локально до 2–3	Прибрежные местообитания на склонах. Дубняки с березой, лиственницей, кедром**	локально 2,6–3,4 (2); в целом <0,1
Дубняки с кедром, пихтой, березой, лиственницей, рододендроном на крутых склонах в 30–36 км от моря	0,1–0,4 и менее	Дубняки, березняки с кедром ^{лсв} , пихтой, рододендроном на склонах в 25–27 км от моря**	0–0,2 (2); близко к 0
Фрагменты хвойного леса площадью около 1000 га среди вторичных лиственных лесов			
Кедровники ^{сп} сложного состава с дубом, елью и лиственницей на склонах в верхней части бассейна ключа Сухого	5,4 (2)	Оставшиеся после пожаров 1978 г. кедровники ^{сп} с пихтой и елью на склонах, частично поврежденные пожаром, верховья р. Таежной	0; 0,25; 1 (3); близко к 0
Кедровники ^{лсв, сп} с дубом, пихтой, березой, лиственницей, рододендроном на крутых склонах северо-восточной экспозиции в 36–40 км от моря. В 1920-х годах часть их повреждена пожарами.	5 (2); 4–6	Выгоревшие кедровники сложного состава в бассейне р. Таежной	0 (2)
Кедровые леса сложного состава большой площади			
Кедровники ^{сп} с березой ребристой, пихтой, елью на склонах в верхнем бассейне р. Джигитовки	10–17 (2)	Кедровники ^{сп} с пихтой, дубом, березой ребристой на склонах в верхней части бассейна р. Джигитовки, пройденные рубками, вблизи дороги***	0 (1)
Сложные кедровники ^{сп} с дубом, пихтой, елью, березой ребристой, лиственницей на склонах и в долине средней части бассейна р. Серебрянки (учет окладом с троплениями)	11 (6); 9,6–11,3; ранее до 19		
Сложные кедровники на склонах верхней части бассейнов р. Серебрянки и ключа Спорного	14–18 (2)	Кедровник ^{сп} с елью, лиственницей и пихтой на западном макросклоне вблизи северо-западной границы заповедника***	0,2 (3); 0–0,3
Сложные кедровники ^{сп} с пихтой, елью и дубом. Водоразделы ключей Нечетовский и Корейский вблизи границы заповедника	6–9,8 (2)	Пройденные выборочными рубками кедровники ^{сп} с пихтой, елью и лиственницей в средней части бассейна р. Таежной, в 0,5–1 км от дороги****	1,5 (5); 0–3,3

Таблица 12 (продолжение)

Заповедник		Охотничьи участки, местообитания аналогичные с заповедником	
Место проведения учета, бассейн реки	Плотность*	Место проведения учета, бассейн реки	Плотность*
Кедровники сложного состава ^{сл} , кедровники с листовицей на северных склонах, кедровники с дубом, кедровники с елью, пихтой, листовицей на южных склонах по ключам Кривой, Прошальный и соседним с ними	16,7 (3) в нижнем; 23,3 (1) в среднем течении	Слепые и пройденные рубками средние и северные кедровники в среднем течении ключей Климкина и Седьмого ^{***}	<0,2 (3); 0-0,7
То же в Широкой пади	16,4-25,6 (2)	То же ^{**}	0,9 (2)
Кедровники сложного состава по склонам среднего и верхнего течения ключа Сахалинского	17,3 (1)	Рубленные кедровники с елью и листовицей правых притоков в среднем течении р. Таежной ^{**}	1,7 (3); 0-4,2
Кедровники ^{сл} с елью, пихтой, с вкраплениями дуба на склонах в среднем течении ключа Перевального и соседних с ним	19,5-25 (2); локально до 37	Рубленные кедровники с елью и листовицей левых притоков в среднем течении р. Таежной ^{***}	1,7 (3); 0-4,2
Елово-пихтовые леса разного состава большой площади у водоразделов			
Елово-пихтовые леса верховьев ключей Спорного и Кабаньего на водоразделе бассейнов рек Серебрянки и Джигитовки	0-4 (2) зимой	Нерубленные кедровники с елью, листовицей, листовицей верховой левых притоков в среднем течении р. Таежной и правых притоков р. Кемы, в отдалении от дорог, труднодоступные ^{**}	4-6,3 (2)
Пихтово-еловые леса верхней и средней частей бассейна ключа Спорного	6-17 (2) зимой	Кедровники ^{сл} (средние и северные) с пихтой, елью и листовицей левых притоков средней и верхней частей бассейна р. Таежной. Свежие вырубки	3,6 (3); 2,4-4,8
Елово-пихтовые леса сложного состава верховой ключей Зимовейного и Поднебесного в средней части бассейна р. Серебрянки	5-9 (3) зимой ^{*****}	Учеты не проводились	
Ключ Перевальный, северный склон	12,2-21 (2); локально больше	Учеты не проводились	

Таблица 12 (продолжение)

Заповедник		Плотность*	Охотничьи участки, местообитания аналогичные с заповедником	
Место проведения учета, бассейн реки	Плотность*		Место проведения учета, бассейн реки	Плотность*
Пихто-еловые леса с лиственницей (зеленомошные, вейниковые и рододендроновые) верховой р. Таежной (ключ Водораздельный)	15,4–19,3 (2)	Сложные ельники с пихтой, кедром, лиственницей в нижней части течения притоков верховой р. Таежной, напротив ключа Водораздельного	0,3 (2); 0–0,57	
Елово-пихтовые леса с лиственницей, кедром по притокам р. Колумбэ вблизи границ заповедника (ключ Хитрый)	19,6 (1)	Сложные ельники в верхней части течения притоков верховой р. Таежной, напротив ключа Водораздельного	4,1 (3); 1–6,5	
Елово-пихтовые леса сложного состава, лиственничники и смешанные долинные леса бассейна р. Колумбэ (ключ Проходной)	12,9 (1)	Елово-пихтовые леса с кедром, лиственницей верховой бассейнов ключей западного макросклона Сихотэ-Алиня	3,3 (1)	
	22 (1)	Учеты не проводились		

* — Указаны средние значения и/или интервал плотности, в скобках — число учетов (площадок).

** — На расстоянии свыше 2 км от дорог.

*** — На расстоянии 1–2 км от дорог.

**** — Вблизи от дорог (до 1 км).

***** — Зимой в верхней части склонов елово-пихтового пояса, в каменноберезняках и поясе кедрового стланика кабарга отсутствует.

сп — Спелые и старовозрастные леса.

псв — Приспевающие древостой.

ги в группировках. Вокруг заповедника вдоль дорог и лесосек образовалась разреженная зона, где кабарга появляется лишь эпизодически, переходя из заповедника на отдаленные территории у водоразделов. В южной части района плотность кабарги снизилась больше, чем в северной. Почти все участки в кедровнике и ельнике пройдены рубками, хорошо сохранилась густая сеть волоков. Распределение кабарги в Тернейском и других районах приобрело явный антропогенный зональный характер. Увеличилась фрагментарность ее распространения.

При снижении численности на заповедной территории падение обилия кабарги на охотничьих участках происходит несравнимо интенсивнее (табл. 13). В 1974–1983 гг. ее количество на охотничьих участках, в слабо поврежденных рубками и пожарами лесах, особенно в верхней части бассейнов рек восточного макросклона, не столь существенно отличалось от ее плотности на прилегающей территории заповедника

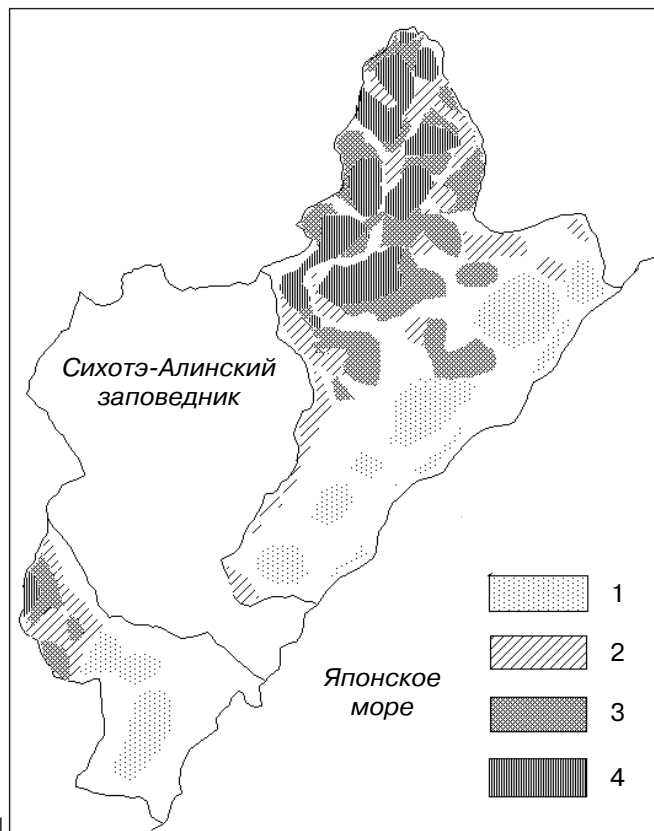


Рис. 57. Распределение и плотность населения кабарги (особей/10 км²) в Тернейском лесхозе: 1 — 0,1–0,5 особей, фрагментарно во вторичных лесах; 2 — прилегающие к трассам кедровники с пихтой и елью и ельники, поврежденные рубками и пожарами, осваиваемые охотниками, 1–2 особи; 3 — участки активного промысла, кедровники с пихтой, елью, ельники, от 2 до 4 особей; 4 — удаленные от дорог и рек кедровники с елью и пихтой, ельники приспевающие и спелые, 3–8 особей, редко больше.

(табл. 13). Однако в дальнейшем эти различия стали все более и более возрастать. К 2004 г. население кабарги в «незаповедных» верхней и средней частях бассейна р. Таежной достигало 200–250 особей. В сезон 2004–2005 гг., когда нелегальный промысел был особенно интенсивен, численность кабарги там уменьшилась в 1,5–2 раза и оставалась очень низкой в 2006 г. В окрестностях Сихотэ-Алинского заповедника на разных участках ее численность по сравнению с 1974–1983 гг. уменьшилась в 4–10 раз и более, но в заповеднике ее высокая численность сохранилась.

В настоящее время значительная часть населения кабарги Тернейского и Красноармейского районов сосредоточена в Сихотэ-Алинском заповеднике. В пределах Тернейского лесничества к 2005–2006 гг. обитало не более 700–800 кабарг, всего в районе не больше 4,5–6,4 тыс. (вне территории заповедника).

Особое значение для сохранения высокой плотности населения кабарги имеет бассейн р. Бикин на западном макросклоне хребта. Нижняя часть бассейна освоена людьми, в средней части сохранились старовозрастные кедровые и другие леса, расположены территории традиционного природопользования. В верхней части бассейна в елово-пихтовых лесах сложного состава, где отсутствуют малые населенные пункты, промысел не развит. Удэгейцы и приезжие охотники появляются здесь эпизодически и в небольшом числе. Бикинские удэгейцы в последние годы отметили значительное падение численности кабарги («вовсе не стало»), однако они отрицают свою роль в перелове на том основании, что прежде они охотились так же, как и сейчас (сообщ. Пикунова). Однако в последние годы охотничий пресс ощутимо возрос. В 2002–2003 гг. в Верхнем Бикине каждые два дня высаживается вертолет, полный охотников (Лебедев, 2003а). Усиление прессы нерегулируемой охоты отрицательно сказывается на кабарге и других животных Среднего и Верхнего Бикина. В бассейне этой реки сохранились обширные массивы кедровников и других лесов, пока не горевшие и не рубившиеся, представляющие типично уссурийский тип лесной растительности. Функционирует несколько ландшафтных заказников, среди которых особое значение имеет Верхнебикинский, предлагается развернуть добавочную сеть охраняемых территорий, в частности для сохранения тигра (Бочарников и др., 1995; Паничев, 1995; и др.). Однако на некоторых участках бассейна уже проводятся лесозаготовки с нарушением существующих правил рубок и хранения срубленного леса, что вообще характерно для Дальнего Востока (см. публикации в журналах «Зов тайги», «Экология и бизнес» за разные годы).

Таблица 13

Плотность населения кабарги (особей/10 км²) на заповедной и «незаповедной» частях бассейна р. Таежной в 1978–1982 и 2004–2006 гг. (обобщенные данные)

Территория заповедника		Прилегающие участки охотников			
Место учета	Плотность		Место учета	Плотность	
	1978–1982 гг.	2004–2006 гг.		1978–1982 гг.	2004–2006 гг.
Верхняя часть бассейна, ключ Водораздельный и соседние, ельники, лиственничники	13,8–28*	18,1	Бассейны ключей левого берега р. Таежной, ельники, кедровники с елью, пихтой, лиственницей, неповрежденные	11–18	1,9
Бассейн (склоны) ключа Перевального, кедровники с пихтой, елью, лиственницей	23,3	19,4	Бассейн ключа Веселого (склоны), кедровники с елью и пихтой, неповрежденные	12–15	3,6
Бассейны ключей Нечетовский, Кривой и притоков, кедровники сложного состава	16,2	10,8	Бассейны ключей Седьмого, Климкина, кедровники с пихтой, елью, на части площади поврежденные рубками	11–14	1,5–3
Средняя и верхняя части ключей Нечетовский, Прощальный, ельники с кедром, елово-пихтовый лес	25,2	21,8			

* — До сплошных пожаров на хребте Сихотэ-Алинь.

Для юга Дальнего Востока небольшие показатели плотности кабарги были получены охотстроителями уже к 1996–1997 гг. («Материалы межхозяйственного охотустройства Хабаровского края», 1997; цит. по: Шерметьев, Прокопенко, 2005). По этим данным, в елово-пихтовых лесах Хабаровского края плотность кабарги составляла всего 3,62, в кедрово-еловых — 3,26, в кедрово-широколиственных лесах — 2,03 особи на 10 км². А в других типах леса плотность кабарги только на заросших вырубках превысила 1 особь на 10 км². В сравнении с 1970–1980 гг. (Бромлей, Кучеренко, 1983) плотность кабарги снизилась. В Хабаровском крае, Читинской области, в Бурятии и в других регионах Восточной Сибири в период 1990–2006 гг. большие площади хвойного леса выгорели.

Исходя из имеющихся у автора данных, современное размещение кабарги в Сихотэ-Алине существенно отличается от ее распределения в 1970–1980-е годы. В Приморье, в южной части ареала, существование плотных очагов ее распространения остается под сомнением (рис. 58). Кабарга здесь значительно сократила площади своих местообитаний, приуроченные прежде к высоким водоразделам вдоль основного хребта

(рис. 3). Несколько изолированно выглядит ее группировка в Сихотэ-Алинском заповеднике, ограниченная к югу сравнительно невысокой плотностью вдоль хребта. Севернее пока еще сохраняются очаги повышенной плотности в бассейнах верховий рек Таежной, Кемы, Бикина, других рек и ключей. Повышенные плотности пока характерны и для верхней части бассейна р. Самарга, части бассейнов рек в Хабаровском крае и на севере Сихотэ-Алиня. Однако, как и для южных ее группировок, ситуация на севере данной части ареала во многом неопределенна. Из-за близости р. Амур и городов Комсомольска-на-Амуре, Советская Гавань и других населенных пунктов численность кабарги и участки ее высокой плотности на севере Сихотэ-Алиня уменьшились. Не исключено, что существенное сокращение размера группировок затронуло и Сихотэ-Алинь напротив г. Хабаровска, однако в этой местности немного населенных пунктов. Перекупщики мускуса прилетают на вертолетах из Хабаровского края в поселки Северного и Среднего Приморья, например Агзу, базирясь в небольших таежных поселках. Их присутствие здесь свидетельствует, что на севере Центрального и в Северном Сихотэ-Алине еще сохраняются сравнительно многочисленные группировки кабарги.

Исходя из данных наших учетов и дополнительных сведений, численность кабарги в горах Сихотэ-Алиня можно оценить в пределах существенного интервала — от 14 до 16–18,5 тыс. особей. Центрохотконтроль отметил снижение численности кабарги в Дальневосточном федеральном округе к 1999 г. (Состояние ресурсов..., 2000), после чего, по данным этой организации, численность стабилизировалась на более высоком уровне. Однако «достаточно стабильной ситуации» с численностью кабарги в этом округе после 1999 г. в реальности не существовало. В период наших исследований особо неблагоприятным периодом для кабарги Приморья был охотничий сезон 2004–2005 гг. Население кабарги бассейнов рек Таежной, Кемы в этот год снизилось почти в 2 раза из-за чрезмерного промысла. В конце 2005 г., когда лицензий на кабаргу не выдавали, браконьерство еще процветало на многих, особенно удаленных, охотничьих участках. Тем не менее охотники, опасаясь контроля, вели себя очень осторожно.

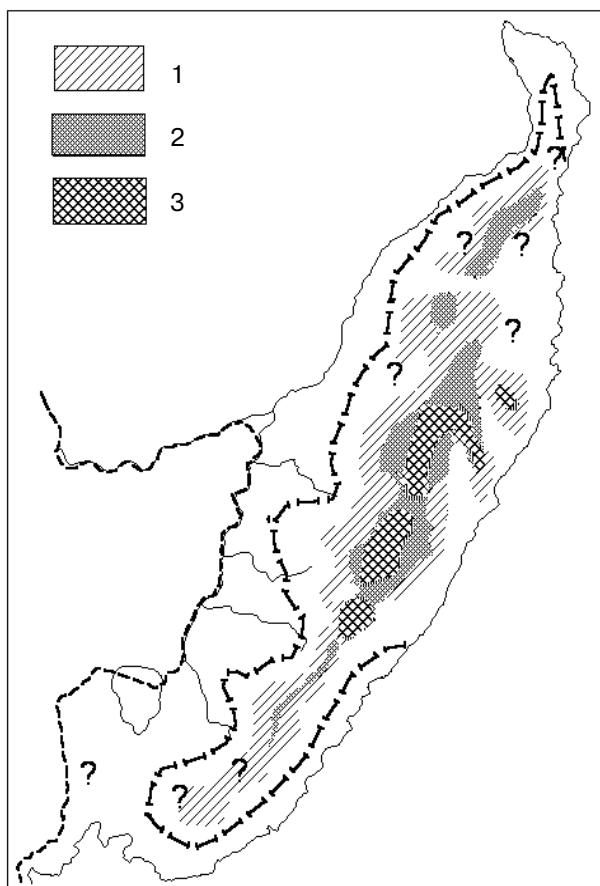


Рис. 58. Современное распределение населения кабарги в Сихотэ-Алине (особей/10 км²): 1 — низкая плотность (от 0 до 2); 2 — средняя плотность (2,5–4); 3 — средняя и высокая плотность (4–6 и больше); ? — нет данных; не заштрихованные участки — небольшая плотность, фрагментарное распределение.

Центрохотконтроль отметил устойчивое снижение численности кабарги в Республике Бурятия, Иркутской, Читинской областях. Вместе с тем, по данным этого источника, в Красноярском крае население кабарги увеличилось с 10 тыс. особей в 2000 до 13,9 тыс. в 2003 г. Запрет на охоту в течение последних 5 лет действует в Республике Алтай, где на учетах ее следы иногда вообще не встречаются, в Амурской области. Численность кабарги, полученная при учетах WWF (Вайсман, Фоменко, 2004) для Алтая, совпадает с результатами Собанского («Рысь», 2003) — от 4 до 5 тыс. особей. Стоит отметить, что в 1980-е годы на Алтае еще обитало до 27 тыс. кабарог, а в отдаленном прошлом — до сотен тысяч. В 1999 г. введен запрет в Республике Хакасия, в 2000 — в Республике Тыва, в 2002 — в Читинской области. Однако Центрохотконтроль (2004) пока не отметил заметного увеличения численности кабарги в этих регионах, что также, вероятно, связано с нелегальной охотой и, возможно, с медленным темпом воспроизводства популяции.

В 2004–2006 гг. кабарга в небольших количествах еще встречалась в горных лесах, отдаленных на 10–20 км (и больше) к югу и северу от Транссибирской магистрали. Согласно данным Центрохотконтроля, обилие кабарги в Читинской области после запрета охоты на нее сократилось с 20 тыс. особей в 2000 до 15–16 тыс. в 2003 г. В этой области за 40 лет лесной фонд уменьшился более чем на 1 млн. га, но покрытая лесом площадь возросла почти на 3,5 тыс. га, немного увеличилась и площадь хвойных лесов. Из 570,1 тыс. га фонда восстановления леса 504,9 тыс. га занимают гари и погибшие насаждения, вырубki — 49,1 тыс., прогалины — 16,1 тыс. га. В последние десятилетия объем рубок сократился в 3–4 раза, особенно в северных районах (Бобринев, Пак, 2006). Однако сократилась доля приспевающих лесов (с 14,6 в 1961 до 12,0% в 2006 г.), спелых и перестойных (с 58,3 до 41,7%). Подобные изменения местообитаний, как и увеличение площадей свежих пожарищ, сопровождаются снижением численности кабарги, а период ее восстановления растягивается на многие десятилетия. Другая причина — интенсивный нелегальный промысел, стимулируемый близостью границы с Китаем.

Расцвет браконьерства приходится на естественный период снижения численности кабарги, охвативший многие регионы. Это хорошо заметно на заповедных территориях, например в Сихотэ-Алинском и Зейском заповедниках. Наибольшее влияние нерегулируемая охота оказывает на численность кабарги плотных группировок. Численность группировок кабарги с разреженным населением снижалась из-за этого фактора, как правило, менее интенсивно и, вероятно, будет восстанавливаться быстрее. Естественная

фаза спада численности, по-разному проявляясь на разных территориях, замедляет темпы ее восстановления. Поэтому даже в случае дальнейшего запрета на охоту в Приморье и в Хабаровском крае восстановление плотности населения кабарги затянется не менее чем на 15 лет, но и потом из-за разрушения больших площадей местобитаний общее ее обилие в ареале будет существенно меньше, чем до начала интенсивной охоты.

Интенсивность промысла. Влияние добычи кабарги петлями на численность и структуру популяций. Вероятно, промысел кабарги петлями всегда был одним из основных способов ее добычи в России, хотя существуют и другие способы охоты: подкарауливание у водоемов, подманивание на пищик, подражающий голосу самки и кабаржонка, — этот способ иногда используется и для учетов кабарги (Устинов, 1967; Зайцев, 1991а). Для ловли кабарги применяются капканы, запаховые приманки. Издавна охотники Дальнего Востока добывали кабаргу, медленно следуя по цепочке ее следов, не издавая большого шума, но и не скрываясь от зверя до тех пор, пока кабарга не показывалась на расстоянии выстрела (в лесу это 20–60 м). Но так охотятся лишь единицы из сотен охотников, как, например, известный в Тернейском районе Приморского края И. И. Самаркин — энтузиаст этого способа охоты, не признающий петель. В настоящее время, по данным автора, свыше 99% кабарог добываются петлями. Согласно охотничьим правилам (Справочник..., 2000) запрещается использование петель с целью добычи всех видов копытных, кроме кабарги, для которой оговаривается возможность применения петель при промысловой (но не любительской) охоте. С прекращением деятельности госпромхозов основу охотничьих обществ составляют охотники-спортсмены, или «любители», а они, беря лицензию на кабаргу, как правило, добывают ее петлей, причем и охотники, и руководство охотничьих обществ уверены, что используют петли в рамках закона.

В 1980-е годы совместно с А. А. Астафьевым мы провели исследования, результаты которых вкратце приведены в книге «Кабарга Сихотэ-Алиня...» (Зайцев, 1991а). В 1970–1980-е годы, когда приемная цена мускуса на внутреннем рынке была невелика (10–12 руб. за одну струю), лишь часть охотников специально добывала кабаргу ради него. На Алтае снижение численности кабарги в эти годы (Собанский в «Рысь», 2003), вероятно, было связано с использованием его местным населением, но не исключена и контрабандная реализация мускуса за границу. Большинство охотников-промысловиков и любителей добывали кабаргу попутно, в основном для того, чтобы использовать мясо и куски шкуры как приманку на соболя.

Охотнику было по большому счету безразлично, попадет в петлю самка, молодая особь или взрослый самец. Самок и молодняк, охота на которых официально запрещалась, среди пойманных кабарог было в 2–4 раза больше, чем взрослых самцов. Количество лицензий, которые мог получить охотник за небольшую плату, было велико. Некоторые брали по 3–5 лицензий, но кабарог добывали больше. Кабаргу учитывали попутно с другими «основными» видами, а среди способов учета охотничьих зверей широко использовался выборочный отстрел. Исходя из его результатов, планировалась и ежегодная норма лицензий на белку, косулю, кабана, лося, соболя и в какой-то мере кабаргу.

В 1960–1980 гг. петельный промысел не приносил кабарге значительного урона. Ситуация изменилась после 1990 г., когда на северных территориях Приморского края именно кабарга, а не соболь стала основным желаемым для охотников объектом охоты. Подобное явление отмечено Вайсманом и Фоменко (2004) в Иркутской области, характерно оно и для других регионов. Широкое распространение получили протяженные лудевы, чьи истребительные свойства были известны охотникам уже в 1920–1930-е годы (Суворов, 2003). По сведениям Дунишенко (Без лицензии..., 2004), в Северном Сихотэ-Алине один охотник добывал за сезон до 300, а все браконьеры вместе до 3 тыс. кабарог. Количество петель, расставляемых охотником, по сообщению Шаульского, достигает здесь 1100 штук. При применении петель на многих охотничьих участках добыча одного взрослого самца сопровождается поимкой до 5–6 самок и молодых кабарог, а не 2–4, как раньше. В Среднем Сихотэ-Алине некоторые охотники, охотясь все время на одних и тех же участках, за сезон нередко отлавливают только молодых и самок и ни одного взрослого самца. Многие охотники и браконьеры из таежных поселков умеют вполне правильно расположить ловушки с целью добычи самца. Однако и у них из-за специфики этого промысла и поведения кабарог все же преимущественную часть добычи составляют самки и молодые, которые чаще посещают завалы деревьев.

Удэгейцы устраивают петельные живоловушки, выпуская оставшихся в живых самок и молодых, и ежегодно меняют их расположение. Охотник снимает ловушку, простоявшую сезон в бассейне одного ключа, и устраивает другую на удалении несколько километров. Все это не относится к случайным добытчикам — рабочим леспромхозов и пр. Эта категория ловит подряд всех кабарог. Обычно для ловушек используются сваленные пихты, среди ветвей которых настораживают петли, или огораживается подрубленным подростом елок и пихт небольшой «коридор». Такие ловушки, расположенные вдоль путика, распространены и среди охотников бассейнов рек

Таежная и Кема. Отдельные петли настораживаются и на тропах зверей в распадках вдоль ключей и горных гребней. Петли изготавливают из различных материалов — стальной проволоки, тонкого троса, кабеля или толстой лески.

В 2004–2006 гг. в Среднем Сихотэ-Алине в бассейнах рек Таежной и Кемы мы в каждом небольшом ключе обнаруживали несколько ловушек на кабаргу. На некоторых участках охотников-спортсменов в марте—апреле ловушки были закрыты до следующего сезона, однако большое число петель было насторожено, хотя сезон охоты был уже давно закрыт. В зоне шириной 0,5 км от русла реки было найдено свыше 70 петель. Общее их число в хвойных лесах левого «незаповедного» берега р. Таежной достигало, вероятно, 1 тыс. штук. В приграничных районах Сихотэ-Алинского заповедника инспекторы ежегодно снимают несколько десятков петель (Зайцев, 2004). В 2004 г. было снято до 40 капканов в пограничной зоне заповедника вверх по течению реки от кордона Нечетовский, годом ранее — десяток петель, в которые уже попали 2 кабарги. В апреле 2005 г. вместе с инспекторами Сайко и Ворониным мы обнаружили в Широкой Пади и соседних ключах 16 петель и капканов, в которые попало 4 кабарги (рис. 59). Тушу одного самца браконьер оттащил целиком к автотрассе. Несколько лет назад в южной части заповедника (ключ Невидимка и его окрестности) патрульной группой были обезврежены браконьеры, зашедшие в заповедник по чернотропу и часть зимы прожившие в нем. У них было найдено до 100 петель на кабаргу, встроенных в «загородки», останки убитых изюбрей и косуль. Надо отметить, что усилия охраны способствовали тому, что, например, на заповедной части бассейна р. Таежной за сезон 2005–2006 гг. было снято всего несколько петель на кабаргу, поставленных одним из бродяг, проживающим в охотничьей избушке. Но сам факт интенсификации охоты на заповедной территории свидетельствует о плачевном состоянии охотничьих ресурсов в регионах и в стране в целом. Приведенные ниже данные свидетельствуют, что всякий раз, когда контроль охоты снижался, усиливалось воздействие браконьеров на копытных животных в заповедниках.

В начальный период организации Сихотэ-Алинского заповедника (после 1935 г.) государственная граница была закрыта, что значительно



Рис. 59. Жертвы браконьерских петель на заповедной территории.

снижало интерес к нелегальной охоте. Нарушения заповедного режима во время войны 1941–1945 гг. были редкими (Астафьев, 2005). В эти годы крупные виды копытных и хищных зверей восстановили плотность своего населения.

В 1951 г. площадь заповедника была сокращена в 18 раз, и на охотничьи участки на территориях, лишившихся заповедного статуса, хлынули охотники-промысловики и сезонники. В эти же годы в регионе началась разработка месторождений полиметаллических руд и прокладка дорог. В 1953 г. дорога к месторождению Лысогорка прошла по бассейну р. Серебрянки, что оказало существенное воздействие на природные комплексы в целом. В 1960-е годы территория заповедника была увеличена в 3 раза. Плотность населения копытных на его территории быстро восстанавливалась и к 1965 г. была уже довольно стабильной. В 1970-х годах по периметру заповедника, кроме северо-западной его части, были проложены автомобильные дороги. В первые годы после начала их строительства были отстреляны и сбиты автомобилями сотни копытных. С 1974 г. получила развитие ночная охота браконьеров из-под фар (Астафьев, 2005). Однако кабарга сохраняла высокую плотность в пограничной зоне заповедника, так как добычи вполне хватало и на охотничьих участках.

С 1970-х годов начались лесоразработки у южной границы заповедника вдоль дороги. Активизировались браконьерство и деятельность легальных охотников вдоль трасс. Но в центральной части заповедника численность всех видов копытных сохранялась. Уже к концу 1980-х годов все кедровые леса на сопредельной территории были пройде-

ны промышленными рубками, продвинувшимися на некоторых участках в километровую охранную зону заповедника. К этому периоду относится и резкое увеличение интенсивности добычи кабарги, особенно с начала 1990-х годов, когда для широкой торговли была открыта государственная граница. В эти годы в пограничной зоне заповедника, а иногда и во внутренних территориях инспектора ежегодно снимали десятки петель. Как отмечает А. А. Астафьев (2005б), ситуация с охотничьими видами животных стала схожей с таковой в 1910–1920 гг.

Объявления перекупщиков в газетах и Интернете широко стимулировали добычу кабарги, медведей, тигров. Нехватка транспортных средств и штата инспекторов создают большие трудности для организации надежной охраны пограничной и охранной зоны заповедника.

Охота в охранной зоне проводится в полном объеме, ее интенсивность с заповедником не согласуется. Это способствует истреблению кабарги почти на всех прилегающих охотничьих участках. По нашим данным, в сезон 2004–2005 гг. на «незаповедной» части бассейна р. Таежной было добыто 134 кабарги (из них самцы составляли лишь треть или четвертую часть), а это свыше 50% от ее общей численности в этом бассейне. Еще 6 кабарог было уничтожено по соседству в заповеднике. В бассейнах ключей — Корейском, Легенько, Мартельевском — было добыто от 11 до 21 кабарог в каждом (всего 44). В бассейне ключа Пестрого, где работали лесорубы, было поймано 27 кабарог, в остальных ключах — от 2 (ключ Климкин) до 9 кабарог (Малый Веселый). При этом в Тернейском обществе охотников в этот сезон было выдано всего около 20 лицензий. Этот сезон был особенно губителен для кабарги, и на следующий год ее численность на охотничьих участках в бассейнах рек Таежной и Кемы снизилась повсеместно. В следующий сезон активизировалась нелегальная охота на пятнистых оленей и изюбрей вдоль трассы Пластун — Терней, выстрелы вдоль трассы в январе—феврале слышались почти ежедневно, но количество попыток добыть кабаргу в заповеднике уменьшилось почти в 2,5 раза. Часть охотников, чьи участки прилегают к заповеднику в отдалении от поселков и трасс, постоянно в эти годы в небольшом количестве отлавливали кабаргу в приграничной полосе.

Положение усугубляют постоянные выборочные лесоразработки в кедровниках. Свежие вырубki привлекают кабарог, приходящих с расстояния нескольких километров на шум падающих деревьев, в том числе и с территории заповедника. К лесосекам приурочено большинство найденных нами петель на кабаргу. Несколько лет назад, инспектируя охранную зону у южной границы заповедника вдоль Сихотэ-Алиня, инспекторы и егерь охотобщества Подлубный, Шаров

и другие сняли до 160 петель с площади 10 га. Петли десятками ставили около упавших деревьев бульдозеристы и другие рабочие лесоповала. У ключа Малого Веселого на месте выборочной рубки кедровника в 2005 г. нами было найдено 18 петель на 4 га леса, встроенных в ловчие коридоры. Группа инспекторов с сотрудниками милиции обнаружила под полом вагончика для рабочих 6 шкур кабарги (личн. сообщ. В. Е. Соседова).

Согласно исследованиям Рыбачук (1987), в бассейне р. Журавлевка, притоке Уссури, плотность кабарги на месте свежих рубок резко увеличивалась до 10–12 особей на 10 км², но уже через 2 года сокращалась более чем в 2 раза. В наблюдаемых нами случаях (2000–2005 гг.) концентрация кабарги на вырубках достигала 2 особей на 10 га. В бассейнах рек Таежная, Кема и ключа Иртыш вокруг заповедника количество петель на вырубках в период рубок увеличивалось многократно, как и число добытых кабарог (рис. 60). Однако уже спустя 1–3 года после интенсивного лесоповала и та, и другая величины уменьшались. После рубок немногих оставшихся в живых кабарог на участках по крутым склонам, где лес остался нерубленным, обычно долавливают охотники и случайные посетители тайги.

Нелегальный промысел процветает почти повсеместно в Сибири и на Дальнем Востоке. Интенсивно эксплуатируются популяции кабар-

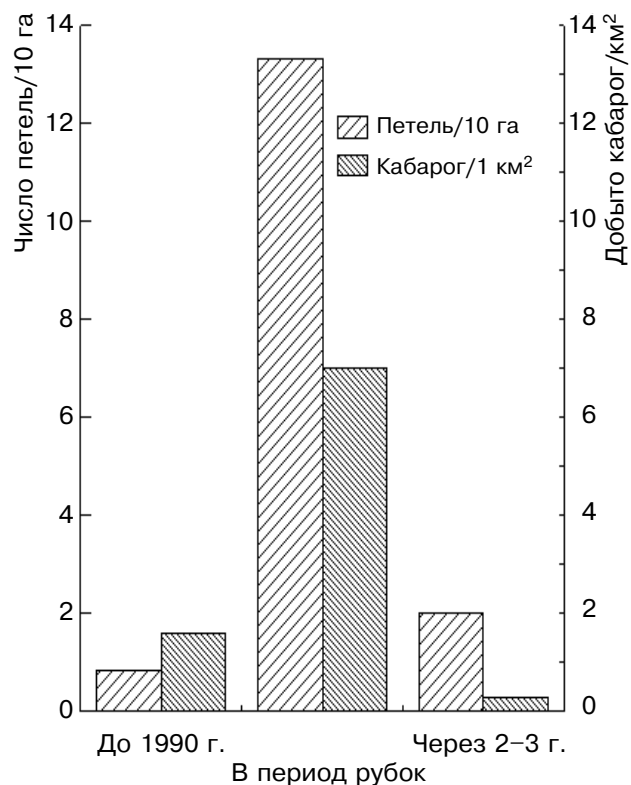


Рис. 60. Интенсивность добычи кабарги в бассейнах нескольких рек Среднего Сихотэ-Алиня: до начала рубок леса, во время рубок и через 2–3 года после их завершения.



Рис. 61. Добытая браконьерской петлей кабарга, бассейн р. Зеи. Фото С. А. Подольского.

ги в окрестностях Зейского и Буреинского заповедников (Подольский и др., 2006а, б; рис. 61), в некоторых районах Красноярского края, например в окрестностях Усинской котловины (сообщ. Супранковой), в других регионах. На отдельных участках Буреинского каньона, например, за год уничтожалось около 30–40% населения кабарги, и на прибрежных склонах она почти не встречается (Подольский и др., 2006). К 2004–2006 гг. свыше 90% кабарог в Среднем Сихотэ-Алине добывалось нелегально. Столь же высока доля браконьерской добычи (82–84%) в целом в России — по оценке Вайсмана и Фоменко (2004).

Добыча кабарги петлями, встроенными в небольшие ловушки типа «коридоров» или в длинные поскотины, в настоящий период приводит к опустошению охотничьих угодий. Добывая в больших количествах самок и молодняк, браконьеры способствуют снижению темпов воспроизводства популяций. Из самцов в ловушки попадают в основном молодые звери, мускусная железа которых весит всего 15–18 г. Подобную тенденцию отметили Вайсман и Фоменко (2004) в Алтае-Саянском регионе.

В бассейне р. Таежной, где самки составляют 67–70% добычи, темп воспроизводства популяции снизился не менее чем в 2–2,5 раза. На участке по ключу Климкин в 2005 и 2006 гг. не было отмечено гаремных агрегаций самок, а в приграничной километровой полосе заповедника у ключа Корейский, где промысел в 2005 г. был особенно интенсивен, в 2006 г. присутствовали лишь редкие самцы.

В 1–2-километровой пограничной полосе заповедника почти повсеместно наблюдаются пониженные плотности кабарги. В его охранной зоне кабарги очень мало. Именно на эти участки, простирающиеся вдоль автомобильных дорог, приходится одна из наибольших промысловых нагрузок на все виды копытных зверей.

В настоящее время интенсивный нелегальный промысел кабарги в России влияет на ограничение квот на добычу, выдаваемых центральными органами охотничьего контроля. При сравнительно высокой общей численности, отмечаемой Центрохотконтролем (хотя и недостаточно репрезентативной), квоты на добычу кабарги могли бы быть выше выделяемых. В первые годы

XXI в. они составляли 1,96–2,96% от численности кабарги в регионах. В период с 1999–2000 по 2002–2003 гг. объем легальной добычи кабарги в России сократился на 50%, что, однако, не может служить критерием для определения тенденции снижения общего объема продукции, добываемой в основном нелегально. Наши данные в Сихотэ-Алине, основанные на опросах охотников и учетах, свидетельствуют, что количество добываемых кабарог, в частности самцов, становится все меньше и меньше. Это количество на многих участках Южного и Среднего Сихотэ-Алиня с начала и середины 1990-х годов снизилось в несколько раз. Основной поток мускуса в Приморье следует в настоящее время с северных территорий Среднего и с Северного Сихотэ-Алиня.

Нерегулируемый промысел и его социальные причины

В настоящий период почти вся кабарга вылавливается российскими охотниками. Члены многочисленной диаспоры китайцев на Дальнем Востоке, вероятно, не занимаются промыслом кабарги. Однако при первой возможности часть граждан стран АТР отлавливает кабаргу для получения мускуса и на мясо. Этот промысел широко процветал, например, во время рубок северокорейцами ельников в бассейне р. Светлой. Граждане Северной Кореи совершали попытки вылова кабарги и в бассейнах рек Зеи и Буреи (сообщ. Подольского). В настоящее время деятельность северокорейских

лесорубов прекращена, однако есть сообщение (Ассошиэйтед Пресс, 9 июля 2003), что в районе Тынды снова предполагается их появление.

Основные причины расцвета нерегулируемой охоты в России с началом перестройки в стране — нестабильная экономическая ситуация, мизерные зарплаты и дефицит рабочих мест, особенно в сельской местности, а также широкие возможности беспрепятственной торговли с Китаем и Кореей.

Кабарга стала добываться почти исключительно ради мускуса, который полностью переправляется за границу. Необходимость денежных средств для жизни, оплаты медицинского обслуживания, а в последнее время и для приобретения новых автомашин и другой техники является движущей силой расцвета браконьерства. В лесных регионах Дальнего Востока добыча кабарги наряду с лесозаготовками приобрела характер «народного» промысла. Некоторые из нелегальных охотников не скрывают источник своих доходов и за счет охоты живут довольно зажиточно, часть заочно обучается охотоведческим специальностям, что требует немалых средств.

Цена мускуса на внутреннем рынке в первой половине 1990-х годов достигала 5–6 долларов США за 1 г. К концу прошлого века и в 2001–2002 гг. цена упала до 3–4 долларов, но к 2004–2005 гг. вновь возросла до 5–7 долларов. За одну струю (латку) взрослого самца в 2004–2006 гг. можно было получить до 100–150 долларов и до 70–80 долларов за струю молодого самца. Высокая цена на мускус способствует тому, что в 2003–2005 гг. многие охотники в местах произрастания хвойных лесов полностью переходили на промысел кабарги, так как соболь значительно уступал ей в цене. В сезон 2004–2005 гг., например, за шкурку соболя давали от 700 до 1000 руб., в 2005 г. — от 1000 до 1200 руб. или немного больше.

Сбыт мускуса, добытого охотниками в глубине таежных лесов, не представляет особых трудностей. В период охотничьего сезона таежное Приморье наводняют перекупщики продукции тайги, или живущие в самих лесных поселках, или приезжающие из более крупных населенных пунктов на автомашинах. Из труднодоступных таежных поселков севера Приморского края, например из населенных пунктов Пожарского района (Лебедев, 2003а) и Хабаровского края охотничьи трофеи, главным образом струю кабарги, ежегодно вывозят специальные рейсы вертолетов, прилетающих из Хабаровска и Комсомольска-на-Амуре и принадлежащих, вероятно, частным компаниям (сообщ. Шаульского, Соломатина, Медведева и др.).

Сбыт мускуса жители данных районов и лесорубы осуществляют и морским путем. Некоторые сдают на пароходы за один раз по 0,6 кг струй и больше. Морской путь сбыта доста-

точно развит, и реализация продукции происходит непосредственно в море через борта рыболовецких российских и японских судов. К приходу теплохода в малые порты на побережье спешат охотники из отдаленных поселков, обходя инспекторов, дежуривших на дорогах.

Развит и сухопутный способ транспортировки дериватов. Рейсовыми автобусами продавцы или сами охотники добираются до южных городов и сел Приморья и Хабаровского края (г. Усурийск, с. Прохоровка и др.), где встречаются с перекупщиками второго звена, нередко китайцами. Затем струи кабарги, лапы медведя, туши и шкуры тигра, шкурки белки и соболя в натуральном виде, а часть продукции (струя, лапы), вероятно, уже переработанная (лекарственные препараты) следуют за рубеж. Развитие туризма создает дополнительные возможности для широкого экспорта струи. В сообщениях TRAFFIC России, WWF и других источников нередко говорится о задержании у границы больших партий дериватов. Значительно реже задерживаются скупщики в глубинных районах, например в пос. Пластун — туш тигра, в пос. Терней — лап медведя, струи кабарги (2006 г.) и др. Если учесть, что сравнительно небольшая часть подобной продукции изымается таможней, пограничниками и другими службами, то общие объемы нелегального экспорта уже давно достигли угрожающих размеров.

Понятно, что браконьерства не остановить без решения насущных социально-экономических проблем. Вместе с тем в настоящее время сельскохозяйственное производство ограничивается редкими фермами, а южнее — пасеками, количество которых в окрестностях пос. Терней с 1980 г. уменьшилось более чем в 2 раза, приусадебными огородами и садами. Не действуют многие животноводческие предприятия. К 1995–2006 гг. была закрыта часть рыболовецких кооперативов, квоты на вылов рыбы, как сообщают жители Приморья, скупил «москвичи», не заботившиеся о развитии местной промышленности. Среди населения Дальнего Востока распространено мнение, согласно которому «Москва относится к восточным территориям как к недоразвитым колониям» (Искян, 2003).

Угроза существует для малых народностей (удэгейцев и др.), для которых были выделены территории традиционного природопользования. Рыбные запасы р. Самарга и бухты Адими, других северных рек составляют одну из основ развития традиционных способов природопользования, но в бухте Адими компания «Тернейлес» почти построила пристань для отправки леса в Японию. Воды бухты и устье р. Самарга отнесены к высшей категории рыбохозяйственного значения, что не стало препятствием для постройки лесопромышленного терминала и проведения взрывных работ, нанеших существенный вред лососевым рыбам,

заходящим на нерест и обитающим в реке (Лебедев, 2003б, 2005; Фадеев, 2005; и др.). В настоящее время на р. Самарга во время хода лососевых рыб собирается большое количество местных и приезжих рыболовов, часть из которых при обилии рыбы берет лишь икру.

Лесоразработки вдоль рек и ключей повлекут дальнейшее снижение рыбных запасов. Лесозаготовительная компания «Тернейлес», «предотвратив» опережающими действиями организацию в бассейне Самарги Агзинского парка (сообщ. Астафьева), все-таки не смогла пока полностью договориться с удэгейцами о проведении промышленных рубок леса на территории традиционного природопользования (Фадеев, 2005). Благодаря противобор-

ству лесозаготовителей не был реализован разработанный проект создания Кемского парка (сообщ. Мамонова). Деятельность лесопромышленных компаний ставит под угрозу организацию и других охраняемых природных территорий, а на некоторых уже почти приступивших к функционированию ООПТ, например в парке «Удэгейская легенда», продолжались рубки леса. Усилия общественности, направленные на ограничение деятельности лесопромышленных компаний и вывоза необработанного леса за границу, без соответствующей юридической основы далеко не всегда реализуются. Лесозаготовки стимулируются мнением, что если леса не вырубить, то они все равно сгорят. Количество же пожаров в течение нескольких последних лет значительно возросло.

Развитию всех видов нелегального промысла способствуют доступность лесных богатств при явно недостаточной их охране и далекая от реальности, но присутствующая у многих природопользователей психологическая установка на неисчерпаемость природных ресурсов. По данным опросов в пос. Терней, из 15–20 мужчин 1–3 проживают за счет случайных подработок и охоты. Тем не менее такой способ заработка вполне обеспечивает им возможность «неплохо жить». В поселках Таежное, Молодежное, Золотой прииск и других, где ранее действовали горнообогатительные фабрики, нынешнее население осталось без работы и существует за счет «даров тайги».

Не лучше обстоят дела и у жителей Южного Приморья. В годы урожая шишки, приезжая бригадами в несколько десятков человек в кедровые леса Тернейского района, они сетуют на то, что



Рис. 62. Инспекторы во время задержания нарушителей режима Сихотэ-Алинского заповедника.

в южных районах большие площади кедровников разрушены рубками и пожарами, а охотиться «стало не на кого». Однако это нередко не мешает им нарушать заповедный режим (рис. 62). Во время бесед многие из них соглашались с необходимостью охраны природы, так как легальный и нелегальный промыслы привели к опустошению охотничьих угодий, резкому падению численности кабарги, изюбря и других зверей, лососевых и других рыб. Но часть населения придерживается мнения, что заповедники и другие ООПТ препятствуют развитию производства (какого — часто неясно), отдыху населения и т. д. С другой стороны, часть браконьеров начинает понимать, что наличие заповедника обеспечивает им более-менее стабильную добычу на сопредельных участках.

В 2004–2006 гг. мы провели исследования, показывающие роль разных профессиональных и социально-функциональных групп населения Приморского края в истреблении кабарги и других животных.

Наименьший вред кабарге и фауне в целом наносят отдыхающие. Отрицательная роль рекреации сводится пока к незначительному загрязнению среды обитания, более ощутимому в южных районах Приморского края. Пластиковые бутылки и прочий мусор в последние годы были отмечены и на заповедной территории (в бухте Благодати) в местах традиционно разрешенного отдыха жителей пос. Терней. По вине этой категории природопользователей не исключены и возгорания леса вне территории заповедника, как это часто случается в окрестностях пос. Пластун, хотя палы сухой травы весьма часто практикуются населением все-

го Дальнего Востока, Забайкалья и Прибайкалья. Многие жители поселков имеют автотранспорт, что расширяет влияние рекреационного использования на отдаленные территории.

Контингент сборщиков кедровых шишек («шишкарей») состоит из местных жителей самых разных профессий, безработных и бродяг, приезжающих в орехопромысловые зоны осенью и реже (при урожаях кедра) весной, а также приезжих из других регионов. В Тернейский район приезжают сборщики из Хабаровского края, с юга Приморья и других районов Дальнего Востока, в которых большие площади кедровников сгорели или были вырублены, из Магаданской и других областей. Один из результатов их деятельности — почти полное «выгребание» кедровой шишки в орехопромысловой зоне. Это приводит к нарушению природного баланса, сокращению численности животных — потребителей кедрового ореха (белки, кабана, медведей бурого и гималайского, кедровки) на неохраемых территориях, которые уже пройдены выборочными рубками. Массовое посещение людьми хвойных лесов в пожароопасный период влечет увеличение числа возгораний леса. «Шишкари» создают значительный фактор беспокойства, распугивая животных и на охотничьих землях, и на пограничных участках заповедника. Количество медведей, использующих пойму и прилегающие склоны пограничного бассейна р. Таежной после выхода из берлог, в 2004–2005 гг. было в 8–10 раз меньше, чем в центре Сихотэ-Алинского заповедника. Часть сборщиков занимается браконьерством. В 2004–2005 гг. мы находили в распадках по р. Таежной десятки петель, неумело расставленных «шишкарями».

В марте—апреле 2005 г., собрав почти всю шишку в охранной зоне, «шишкари» почти ежедневно нарушали границу заповедника в бассейне р. Таежной. Во время задержания они каялись

в содеянном, но те же лица уже на следующий день отправлялись в заповедник за рассыпанными из их мешков шишками. «Шишкари» углублялись в заповедник на 1–1,5 км, обследуя прилегающие к долине реки склоны. Имеются факты задержания в заповеднике больших групп, а следы их лагерей (сетки для шелушения шишек и др.) встречались по ключу Прощальному на расстоянии почти 2 км от границы заповедника, на других участках — свыше 6 км. Летом 2005 г., например, в одном из распадков в 1 км от границы обосновалась группа в составе более 10 человек. Они в течение нескольких недель собирали и обрабатывали шишку, выносили орехи по тропе вблизи кордона Нечетовский, пока их деятельность не была пресечена инспектором.

Сезонный наплыв сборщиков шишки характерен для всех кедровых лесов Среднего Сихотэ-Алиня. Их число существенно зависит от урожая ореха. В 2004 г. при очень высоком урожае (6 баллов) вблизи границ заповедника в лагерях скапливалось до 200 человек на 5 км² (рис. 63). Лагеря «шишкарей» были расположены почти в каждом ключе левого берега р. Таежной, где есть кедровники. С выпадением глубокого снега в 20-х числах декабря по февраль—апрель их число значительно уменьшилось, но снова резко возросло весной, когда упавшие шишки стали вытаивать из-под снега. На следующий год урожай был меньше (2 балла). Еще на ветвях орехи нового урожая использовали кедровки, поползни, белки. Количество «шишкарей», занятых сбором прошлогодней упавшей шишки, было велико все лето, возросло в сентябре и затем резко снизилось. Зимой 2005–2006 гг. в бассейне р. Таежной они отсутствовали.

«Шишкари» обычно живут лагерями по 20–40 человек. Их бригады, руководимые приемщиками-нанимателями, взяв лицензию на сбор орехов, делят тайгу на участки. В распадках некоторых ключей, например в Корейском, существуют пос-

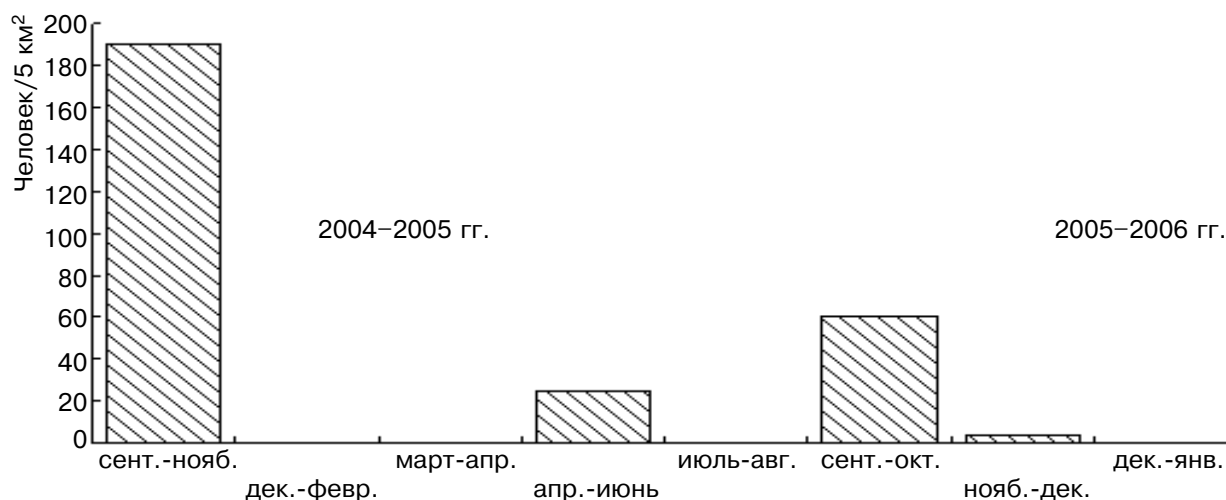


Рис. 63. Плотность сборщиков кедровой шишки в бассейне среднего течения р. Таежной в урожайный (2004–2005 гг.) и неурожайный (2005–2006 гг.) сезоны.

тоянные оборудованные жильем пункты, охраняемые от других сборщиков. Наряду с временными убежищами «шишкари» устраивают отапливаемые полуземлянки, ставят палатки, в которых часть «шишкарей» (по 5–15 человек) проживала в 2005 г. всю зиму и весну.

Многие из сборщиков, жалующихся на безработицу, по всей видимости, имеют другие источники дохода и проводят за сбором шишки свой отпуск, а через 3–4 недели уезжают. Но небольшая их часть действительно является безработными. В 2005 г. перекупщики платили им по 70–80 руб. за мешок шишек. Приемная цена 1 кг орехов на рынке превышала осенью 40 руб. (в 2003 г. — до 60 руб.), к апрелю она снизилась до 37 руб. За день сбора орехов «шишкарь» зарабатывал не более 200–300 руб., за отпуск — до 4–6 тыс. Штраф за тот же мешок шишек, собранных в заповеднике, достигал 5 тыс. руб. Инспекторы часто снижали размеры штрафа и отпускали нарушителя, взяв с него лишь 500 руб. за нарушение границы заповедника, опасаясь, как бы обиженный нарушитель не поджег лес.

В настоящий период, когда почти весь собранный орех переправляется в Китай, как и другие продукты леса, наплыв сборщиков шишек растет быстрыми темпами, становясь угрозой для благополучного существования лесов и диких животных. Эта тема постоянно присутствует в публикациях охотников и других жителей в местной прессе (газета «Вестник Тернея», журнал «Зов тайги» и др.). Количество сборщиков никак не регулируется в связи с конкретными условиями региона, хотя делать это необходимо (Зайцев 2005а, 2006б).

Охотники (в том числе и браконьеры, некоторые из которых известны в своем кругу хищническим истреблением зверей) в целом заинтересованы в обилии дичи на их участках и в заповеднике, из которого происходит пополнение животных в охотничьих угодьях. Контингент охотников состоит в настоящее время из охотников-спортсменов, многие из которых при невысокой плотности населения имеют закрепленные за ними участки. В бассейне р. Таежной охотугодья разделены на 18 охотничьих участков. В охотобществе пос. Мельничное, например, к 2005 г. насчитывалось всего 92 легальных охотника, в пос. Сидатун — около 40 охотников. Часть охотников, проживающих в более крупных населенных пунктах (поселки Терней, Пластун), охотится на участке одного из них. «Посещение» участков регламентируется довольно свободно. Часть охотников переезжает каждый сезон за сотни километров на другой участок «по приглашению». В охотничьих избушках по договоренности с владельцами или без нее обитает небольшое количество «бродяг» (в бассейне р. Таежной они составляют не более 6–7%), тоже промышляющих добычей зверей. Некоторые охотятся без билета, имеют гладко-

ствольное или нарезное оружие, используют самоловы. Известен случай установки на звериной тропе (Золотой ключ) мощного арбалета на бревенчатых козлах. Случаи браконьерства в заповеднике более часты среди лиц, не имеющих участки, охотящихся с автотрассы. Многие водители и пассажиры возят с собой ружья и в течение всего года отстреливают по дороге (в том числе и на трассе через заповедник) изюбрей и других зверей.

Особую категорию охотников составляют немногие оставшиеся жители брошенных горняками таежных поселков. Основными видами их деятельности являются полностью неконтролируемая охота, прежде всего на кабаргу и соболя, сбор ягод и грибов и самогонование. В охотничий сезон их число пополняют приезжие, особо интересующиеся промыслом кабарги, изюбря, медведей. В пос. Таежном, Молодежном их количество нередко превышает количество местных охотников. В бассейне р. Самарги среди приезжих (как сообщают жители) присутствуют чиновники, выбирающиеся на рыбалку и охоту в отдаленные от постороннего взгляда места, нередко на вертолете.

Отношение охотников к возможностям добычи зверей неодинаково на разных территориях. На севере Приморья (пос. Агзу) и Сихотэ-Алиня охотники применяют истребительные способы добычи кабарги и других зверей, порой не снимая петли круглый год. При этом они считают, что их воздействие на популяцию кабарги не приносит ей особого вреда, поскольку в части угодий они бывают редко и, по их мнению, угодья «недопромышляются». Действительно, на части территорий, где охотники появляются редко, сохраняется значительная плотность кабарги.

Охотники недовольны тем, что их участки оккупируются «шишкарями» и случайными охотниками, лесозаготовителями. Лесозаготовки привели к снижению продуктивности охотничьих угодий. Кедровники, изреженные на больших площадях выборочными рубками, частью сторевшие и пройденные сплошными рубками ельники не могут обеспечить высокой численности типично таежных обитателей — белки, которая в прежние времена составляла основу охотничьего промысла, кабанов, медведей. После больших урожаев кедрового ореха, как в 2004 г., пока еще наблюдается значительное увеличение численности белки. К осени 2005 г. на 1 км маршрута встречалось до 20 зверьков, однако уже к концу осени, когда запасы ореха иссякли, у белки наблюдались кормовые миграции. Они в больших количествах появились в прибрежных дубняках, где истреблялись охотниками. В заповеднике зверьки, обессиленные от голода, становились легкой добычей хищников, и зимой мне ежедневно попадалось по 1–3 белки, разорванных длиннохвостой неясностью или сободем. Однако периоды значительных всплесков численности

белки стали все более редкими и кратковременными, а ее многолетняя средняя плотность, как и кедровки, значительно сократилась. Вероятно, это падение численности имеет и естественную составляющую, связанную с изменением климата, влияющим на урожай кедров. Но, в свою очередь, и вырубание больших площадей леса, и обширные пожары в хвойных лесах у водоразделов способны повлиять на изменения климата. Как бы то ни было, добыча, а соответственно и заработок охотника уменьшились на разных участках к 2003–2004 гг. по сравнению с 1983–1985 гг. в 10–30 раз и более. Однако некоторые охотники зарабатывают в хорошие годы на промысле белки, соболя и других зверей 40–60 тыс. руб. и больше, имея и другие источники существования (постоянную работу).

Охотники, имеющие участки, отрицательно относятся к увеличению арендной платы и другим налогам. По их мнению, это приведет к вынужденному перепромыслу. Эксплуатация охотничьих ресурсов, как и лесных ресурсов в целом, в настоящий период направлена на получение как можно больше продукции, а не на стабильное долгосрочное их использование. Некоторые склонны прекратить охоту на кабаргу, так как в петли попадает почти один молодняк, интересуются применением живоловушек, не травмирующих кабаргу, прижизненным получением мускуса. В охотобщистве пос. Мельничное, например, охотники выступают против применения петель, хотя и считают ружейную охоту на кабаргу малоэффективной (сообщ. Шарова). Но в то же время другая часть охотников, как и «бродяги», иногда отлавливает петлями медведей и в заповеднике, добывает панты. Ориентируясь на соседний Китай, где содержание кабарги в неволе хорошо развито, делались попытки организации кабарожьих ферм, например, в Тернейском районе в 1990-х годах. Однако реализовать эту идею пока не удалось. По сообщению егерей и инспекторов, члены обществ охотников, обеспокоенные падением численности кабарги и других зверей, в последнее время стали более дисциплинированными. Многие тернейские охотники одобряли ограничение охоты на кабаргу в сезон 2005–2006 гг. в Приморье, предлагали продлить его еще на несколько лет (на самом деле охота в этот сезон была лишь ограничена), предлагали запретить охоту на изюбря. Некоторые предлагали ограничить применение нарезного оружия.

Переломный этап в благополучном существовании кабарги и других таежных животных наступает с началом деятельности лесозаготовителей. Лесорубы нередко активно занимаются промыслом кабарги, ставят петли на изюбрей, косуль. За два десятка лет лесорубочные компании создали густую дорожную сеть в Сихотэ-Алине. Это значительно облегчает доступ в охотничьи угодья. Лесные дороги проложены обычно вдоль ручьев или по

их руслам, что ухудшает экологическую обстановку в целом. Многие ручьи и горные реки обмелели, прекратился заход на нерест лососевых рыб в их верховья. Только осенью 2005 г. в р. Таежной у кордона Нечетовский (среднее течение) впервые после долгого перерыва наблюдался заход на нерест симы и гольца. Восстановление и рыбных, и лесных ресурсов растягивается на десятилетия.

Лесозаготовители в массовых количествах истребляют кабаргу петлями, одновременно уничтожая или частично разрушая среду обитания кабарог и других животных в немногих оставшихся крупных массивах старовозрастного леса. Вблизи южных границ Сихотэ-Алинского заповедника (горы Глухоманка, Лысогорка, верховья ключа Иртыш и др.) катастрофическим для кабарги стал период массивированной рубки леса в начале 1990-х годов. В настоящее время у границ заповедника в бассейне р. Таежной небольшой кооператив лесорубов постоянно проводит выборочные рубки, при которых вылавливается и кабарга. Ресурсы леса, отведенного под рубку, тем не менее не бесконечны. Некоторые пожары, например низовой пожар 2005 г., начавшись в спелых кедровых лесах у дороги (ключи Надежный, Веселый), способствовали продлению периода работы лесорубов, по договору вываливающих кедр на площади более 100 га. Этот пожар был потушен лишь рано выпавшим снегом, уже перейдя водораздел в кедровники бассейна р. Кема (наши данные, Мамонова и Шаульского).

Интенсивно развито браконьерство и среди рабочих, прокладывающих лесовозные путики в бассейнах рек Самарга и Адими. Масштабы вылова кабарги и отстрела лося велики. По сообщению рабочих (Медведев и др.), недовольных высокими темпами истребления животных, «мясом бывает завален весь ключ», а некоторые лесорубы продолжают стрелять в сохатых. Администрация «Тернейлеса» запретила своим рабочим производство промысловой охоты в 2005–2006 гг., но она по-прежнему процветала из-за отсутствия контроля. Браконьерство в данном случае не имеет никакого экономического оправдания, поскольку зарплата рабочих компании, составляющих небольшую долю от общего населения района, достигала 18 тыс. рублей в месяц и выше, было организовано снабжение их продуктами питания.

Легальная и нелегальная охота в настоящее время привела к значительному падению численности кабарги, изюбря, лося, медведя на охотничьих участках. Деятельность лесорубочных компаний и пожары ограничивают рост численности таежных животных на долгие десятилетия. Отмеченное увеличение численности косули и соболя вряд ли может возместить эти потери и для сохранения естественных природных сообществ, и для экономического развития охотничьего хозяйства. Рубками разного режима уже пройдены

огромные площади хвойного леса. Вдоль обочин лесовозных дорог свалены толстые стволы дуба, березы и других деревьев, брошенные лесорубами. Деятельность лесопромышленных компаний и большого количества мелких организаций по широкому «освоению», а фактически разрушению нетронутых лесов Дальнего Востока имеет сомнительное экономическое значение для Российского государства. Стремление лесорубов опередить реализацию проектов по созданию ООПТ наносит непоправимый ущерб сохранению природных ресурсов. При существующих темпах рубок и пожаров через 20–30 лет в Сихотэ-Алине останутся лишь небольшие участки девственных лесов.

Принципы и теоретические основы охраны кабарги

Данные, приведенные выше, свидетельствуют, что в настоящий период непосредственная угроза самому существованию вида кабарги и ее подвидов, кроме сахалинского, в России отсутствует. Но исчезновение грозит части ее группировок как в связи с активным промыслом, так и в связи с разрушением местообитаний. Кабарга является уязвимым видом из-за своей экологической особенности заселять спелые, старовозрастные темнохвойные леса большой площади и устойчивой структуры. Именно в этих лесах существуют основные репродуктивные ячейки, обеспечивающие популяциям кабарги высокую плотность и способность освоения окружающих участков. В настоящий период деятельность лесопромышленных предприятий, охотников и случайных «посетителей» леса направлена прежде всего на истребление репродуктивного ядра вида, менее затрагивая второстепенные для кабарги территории. В пределах ареала кабарги в России происходят изреживание популяций, сопровождающееся высокими темпами падения численности, возрастание мозаичности ареала, сокращение площадей, заселенных плотными репродуктивными ячейками. Эти изменения связаны с преобразованием внутренней структуры ареала и отчасти с общим сокращением его в регионах.

1. Основные направления охраны и использования. Исходя из вышеизложенного, основные направления деятельности природоохранных служб и организаций, органов контроля и регулирования торговли по сохранению кабарги должны быть сосредоточены на следующем:

а) ограничении или запрете промысла (в разных регионах) на период восстановления плотности ее населения с одновременным пресечением нелегальной охоты;

б) усилении контроля охоты и сбыта продукции, ликвидации нелегальных путей ее реализации на внутреннем и внешнем рынках;

в) запрещении добычи кабарги петлями и капканами, приводящей к истреблению репродуктивного ядра популяций (в небольшом объеме применение петель, прежде всего «живоловящих», можно допустить на территориях традиционного природопользования малых народов);

г) резервировании естественных популяций на территории ООПТ, в сохранившихся или частично разрушенных местообитаниях хвойных лесов; кабарга должна быть включена в круг основных охраняемых видов животных в системе ООПТ;

д) создании в пределах охотничьих территорий зон покоя в местах обитания основных репродуктивных ячеек популяции.

От реализации пункта б) прежде всего зависит возможность пресечения нелегальной охоты на кабаргу. Целесообразно продолжение «Процесса слежения за торговлей в значительных объемах» СИТЕС, контроля за переработкой мускуса, изготовлением препаратов из него на территории России и их транспортировкой за границу.

В «Состояние ресурсов...» (2004) высказано мнение, что повышение природоохранного статуса кабарги, в частности перевод ее в Приложение I СИТЕС, будет иметь для охотничьего хозяйства России отрицательные последствия из-за уменьшения квот, а с другой стороны, хозяйства «не будут заинтересованы» в данном виде, т.е., следует понимать, в его охране. Однако на фоне непрекращающегося падения численности вида в России, невысокой плотности популяций и интенсивного нелегального промысла повышение природоохранного статуса не может нанести существенного ущерба охотничьему хозяйству — охоту на кабаргу и без того закрывают уже во многих регионах. Между тем это облегчит задачу прекращения или ограничения потока мускуса из России. Что же касается роли охотхозяйств в сохранении кабарги, то, по нашим данным, начиная с 1990 г. охотничьи хозяйства не могли существенно повлиять на процесс уничтожения больших площадей хвойных лесов на их территориях, а ведь именно разрушение местообитаний является одной из основных причин стабильной тенденции снижения численности кабарги. Некоторые охотоведы и работники сферы охраны природы, не считаясь с объемом нелегального промысла, до сих пор относят кабаргу к второстепенным, попутным видам охотничьего хозяйства и охраны (т.е. фактически контроля численности), больше интересуясь состоянием популяций лося, кабана, оленей, косули, горала и других видов. Не следует выводить дальневосточную кабаргу из Приложения 2 Красной книги РФ как подвида, сокращающего свою численность, и рассмотреть возможность повышения статуса охраны других подвидов.

Действенной мерой как для снижения объемов нерегулируемой охоты на кабаргу, так и для повышения благосостояния населения могло бы стать создание кабарожьих ферм для получения мускуса. На биостанции «Черноголовка» ИПЭЭ РАН накоплен большой опыт содержания кабарги в неволе и прижизненного получения мускуса, который целесообразно использовать при организации подобных ферм. Можно использовать и опыт Китая, где содержанием кабарги в неволе занимаются многочисленные народные коммуны, являющиеся весьма доходными предприятиями (Green, 1987d; Суворов, 2003). Неконкурентоспособность и нерентабельность таких ферм в России на сегодняшний день обусловлены лишь доступностью и дешевизной добычи струи в больших объемах путем нелегальной добычи.

Перспективным направлением является обучение охотников использованию живоловушек и методам прижизненного получения мускуса от самцов кабарги. Так считает и Дж. Грин, а «доение» кабарог во время охоты издавна применяется в Китайском Тибете. Со временем этот способ может вытеснить охоту с уничтожением животных и тем самым будет способствовать ее охране. Поскольку охотятся на кабаргу в настоящее время прежде всего из-за мускуса, добыча которого приобрела характер «мускусной лихорадки» (по аналогии с «золотой»), и подобная охота является по сути промысловой, а отнюдь не спортивной, то целесообразно ограничить добычу кабарги охотниками-спортсменами, а кабарге придать особый статус, учитывая перспективу прижизненного получения мускуса.

Создание крупных ООПТ в сохранившихся хвойных и смешанных лесах сталкивается со многими трудностями, как объективными (выбор репре-

зентативной для сохранения вида площади), так и субъективными, к которым относится противодействие лесопромышленных и «сочувствующих» им организаций, обычно ссылающихся на тяжелую экономическую обстановку. Учитывая общественное мнение и экологическую ситуацию, компании идут на некоторые уступки. Например, компания «Тернейлес» согласилась выделить в пределах территории в бассейне р. Самарги. Однако пока все эти ООПТ создавались для сохранения прибрежных экосистем с акцентом на охрану рыбных ресурсов. Вместе с тем рубки старовозрастных хвойных лесов, последние обширные участки которых могут быть сведены в ближайшие 10–30 лет, затрагивают места обитания видов современного «таежного» комплекса, в том числе кабарги, дикуши, занесенной в основной список видов Красной книги РФ, белки, соболя, рыси, бурого медведя и лося. Охране этих коренных экосистем уделяется явно недостаточное внимание. Перспективные территории для создания ООПТ есть и на севере Сихотэ-Алиня, в Хабаровском крае в верховьях рек Селемджа, Бурей и Амгунь. В этих местах большие площади повреждены давними пожарами, но и они являются перспективными для охраны кабарги (рис. 64).

Охрана популяций кабарги может быть наиболее успешна и вместе с тем легче обоснована экологически и юридически в системе ООПТ комплексного, ландшафтного значения. Затягивание создания уже запланированных и новых ООПТ, рубки леса в их пределах и по соседству (в частности, по р. Бикин) отрицательно сказываются на сохранении кабарги. Возникающие затруднения в охране местообитаний диких животных во многом обусловлены недостаточно разработанной юридической

основой, допускающей «возможность быстро вырубить лес, что-либо построить, а затем, если будет желание, уже и охранять». Множество юридических коллизий возникает и при трактовке статей законов, предусматривающих ответственность за браконьерство.

Существующие заповедники, заказники и другие охраняемые территории обеспечивают длительное сохранение дальневосточной кабарги (Зайцев, 2005б) в номинальной форме, но далеко не всего генетического и экологи-



Рис. 64. Восстанавливающиеся ельники в долине р. Бурей, заселенные кабаргой. Фото С. А. Подольского.

ческого разнообразия популяций данного подвида, его адаптивного «багажа», обеспечивающего дальнейшее устойчивое процветание вида в целом. Создание большого числа ООПТ, направленных прежде всего на сохранение генетического разнообразия популяций, имеет большое значение и для дальнейшего развития охотничьего хозяйства. С этой целью на охотничьих участках целесообразно обособление зон покоя или воспроизводственных участков. На Дальнем Востоке, в частности в Сихотэ-Алине, в начале 1980-х годов предлагалось резервирование до 30% площади охотничьих хозяйств с мозаичным распределением зон покоя (Зайцев, 1983). Согласно результатам исследований структуры популяции кабарги и влияния на нее хищников на заповедной территории, размеры каждого такого участка, расположенного на небольшом удалении от соседних, должны быть не менее 10–15 км². До 1980–1990 годов отсутствие зон покоя на охотничьих участках компенсировалось неравномерным распределением интенсивности промысла.

В качестве одной из мер повышения эффективности ООПТ В. И. Приходько (2000) предлагает выделить охранные зоны вокруг заказников, в которых будет запрещено всякое лесопользование. В современный период даже в явно недостаточной для сохранения заповедных сообществ километровой охранной зоне вокруг Сихотэ-Алинского заповедника разрешены выборочные рубки, а функционирование этой зоны ограничивается в основном запрещением там капитального строительства. Рядом с границей заповедника обычно располагаются склады лесоматериалов, стоянки транспорта и жилье лесорубов. Организация же зон охраны вокруг заказников еще более затруднена. Вокруг заповедников охраняемые зоны должны быть расширены, усилен режим их охраны.

Невысокие темпы морфологической и экологической дифференциации у кабарги при древности семейства и рода связаны с медленным преобразованием основных экологических связей и со значительным их сходством в пределах разных частей ареала. В этом случае слабое внутривидовое разграничение форм может быть обусловлено встречным процессом конвергенции и действием стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1968). Все данные указывают на перспективность и необходимость сохранения кабарги как системы популяций в пределах системы охраняемых территорий. В этом случае репродуктивные группировки с достаточной численностью могут некоторое время (десятилетия, а возможно, и сотни лет) сохраняться на территориях ООПТ до тех пор, пока не восстановятся разрушенные человеком окружающие местообитания. Расселяющиеся звери уже будут иметь адаптивные генетические признаки, характерные для существующей прежде в этих местах популяции.

Иной путь сохранения номинальных форм подвидов необходим уже в настоящее время для сахалинской кабарги. Он должен быть основан на создании резервного генетического фонда этого подвида путем содержания кабарог в неволе (в загонках, вольерах, зоопарках, на фермах). Наряду с этим необходимо усилить охрану сохранившихся группировок и их местообитаний.

Намеченные выше направления и способы охраны и использования кабарги в дальнейшем, вероятно, будут реализовываться по-разному в зависимости от реальной ситуации. К мерам сохранения, требующим немедленной реализации, относятся прежде всего запрет и ограничение охоты во многих регионах, усиление контроля торговли и охоты и запрещение применения затягивающихся петель и капканов. Сюда же следует отнести и меры по сохранению местообитаний диких животных «таежного» комплекса.

2. Теоретические принципы организации ООПТ. Успех охраны кабарги во многом зависит от оценки пригодности территории ООПТ для длительного ее сохранения. Следует учитывать, что ООПТ, создаваемые для полноценного сохранения кабарги, должны иметь достаточно большую площадь, без чего невозможно рассчитывать на устойчивое существование популяции по крайней мере в течение нескольких десятилетий. Выбор территории для этих целей включает несколько последовательно или одновременно реализуемых этапов.

А. Определение перспективности территории для сохранения или воспроизводства высокой плотности кабарги. Для этого необходимо учитывать общую площадь и площадь хвойных лесов, а также расчлененность территории безлесными участками, свежими гарями, вырубками. Предпочтение отдается территориям, охватывающим горную систему одного или нескольких хребтов с большой долей сохранившихся хвойных лесов, пусть даже включающих участки сплошных и выборочных рубок, восстанавливающихся гарей, которые в перспективе могут быть освоены животными.

Б. Если численность кабарги упала в связи с промыслом, то для оценки перспективности территории или ее участка для существования репродуктивного ядра популяции целесообразно определение потенциальной емкости биоценозов. Для этого многократно (около 10 раз) на площадках в разных типах леса проводится учет обилия основной пищи кабарги — эпифитных древесных лишайников («нитчатых» и кустистых). На основании приведенных расчетов (см.: Питание...) определяется потенциальная плотность кабарги в больших группах типов леса, формациях (ельниках, кедровниках и др.) и приблизительно рассчитывается ее общая потенциальная численность. Одновременно на территории проводится учет существующей чис-

ленности кабарги с использованием наиболее удобной методики — например, учет по экскрементам на маршрутах (см. Приложение).

В. Определив реальный или перспективный (после прекращения промысла) уровень численности, можно определить и период возможного благополучного существования популяции кабарги на создаваемой или существующей ООПТ.

В современный период нелегко найти большой участок, сплошь покрытый старовозрастным или спелым хвойным лесом. Планируемая для охраны кабарги территория должна включать участки хвойного леса (ядро) с потенциальной возможностью для поддержания высокой плотности и достаточной на период охраны общей численностью кабарги. Территория может включать и довольно большую долю восстанавливающихся лесов в качестве резервных участков. Вообще в современных условиях не следует пренебрегать созданием заказников в восстанавливающихся лесах, если там имеются возможности для жизни кабарги хотя бы пока на части территории.

Ниже в качестве примера приведен способ определения продолжительности периода функционирования популяций кабарги Сихотэ-Алинского заповедника (Зайцев, 2005б). В настоящее время специфика генетических процессов, ответственных за продолжительность существования многочисленных популяций у кабарги, почти неизвестна. Однако можно использовать уже давно известные способы, основанные на общегенетических закономерностях, включающие несложные математические модели.

Общая площадь Сихотэ-Алинского заповедника составляет 401 428 га, 72,6% которой занята хвойными (в основном средне- и старовозрастными) лесами, из них 35,5% составляют кедровые, 28,3% — пихтово-еловые леса (Проект..., 1980). Эти местообитания обеспечивают существование нескольких популяций кабарги с высокой плотностью населения. Сохраняется угроза возгорания леса, однако число пожаров в заповеднике гораздо меньше, чем на сопредельных территориях. Пожары 1978 г. и более поздние разрушили часть местообитаний репродуктивного ядра популяции восточного макросклона хребта, хотя ее численность продолжает сохраняться высокой. Численность кабарги в заповеднике в 2004–2005 гг. достигала 2–2,2 тыс. особей. В настоящий период усилилась изоляция между группировками кабарги заповедника и соседних с ним территорий. Для выяснения возможностей самостоятельного функционирования основных группировок (рис. 32) использована модель Добжанского и Райта (Dobzhansky, Wright, 1947), основанная на определении величины «соседства».

Под «соседством» подразумевается совокупность особей, распространенная на площади, в пределах которой родители особей, находящихся в ее

центре, могут считаться выбранными случайно. Размер «соседства» определяется исходя из обилия обитающих в нем особей. Для определения их числа в «соседстве» была предложена формула: $N_s = 4\pi r^2 \rho \sigma$, где N_s — число особей в соседстве; $\pi = 3,14$; ρ — средняя плотность населения; σ — среднее квадратичное расстояние расселения особей. К 2005 г. в заповеднике в бассейне р. Серебрянки восточного макросклона хребта популяция кабарги имела численность 670–740 особей, приближаясь, вероятно, к своему минимуму. Вообще при расчетах следует учитывать естественную многолетнюю флуктуацию численности кабарги не менее чем в 1,5-кратном размере. Основную трудность представляет определение σ , так как известные случаи расселения кабарог редки. Исходя из наблюдений, средние расстояния, на которые происходит расселение молодых животных в заповеднике, каждый год находятся в пределах 3–10 км (Зайцев, 2005б). В дальнейшем часть молодых уходит дальше, и потомков какой-либо пары через длительное время можно встретить в отдаленных углах территории, занятой популяцией. Число мигрантов в общем случае уменьшается экспоненциально с увеличением расстояния от места расселения. Для многих видов 1–2-х мигрантов на поколение достаточно для предотвращения отрицательных последствий инбридинга в группировках (Crow, Aoki, 1984). В популяции кабарги заповедника существует интенсивный обмен особями между парцеллярными группировками, достигающий в среднем за год 10% от общей численности. Эта величина меняется из года в год, причем в плотных группировках самки имеют больше перспектив для закрепления, чем самцы. Кабарга обладает эффективным механизмом предотвращения близкородственных скрещиваний путем расселения молодых, перемещений части особей и т. д. (см.: Структура популяции...).

При средних плотностях населения группировок хвойных лесов бассейна р. Серебрянки 14–17 (до 20) особей на 10 км², или ρ — от 0,07 до 0,1, от 0,14 до 0,17 особей/км², реже — 0,07–0,1 и средних расстояниях расселения 3–10 км количество животных в «соседствах» находится в пределах 88–126 особей, при наибольших значениях 176–214 особей. Площадь, занятая каждым «соседством», исключая крайние нереальные варианты, составляет от 12 до 22 тыс. га. На заповедной части бассейна р. Серебрянки вероятное число «соседств», определенное в интервале минимума и максимума особей, составляло от 5–8 до 33–38 особей. В формуле, предложенной Маруямой (Maruyama, 1977) для оценки влияния дрейфа генов и потери генетической изменчивости, $\rho\sigma^2 \geq 1$ для популяций с панмиксией (свободой скрещивания) и $\rho\sigma^2 < 1$ — при отсутствии панмиксии в случае более изолированных группировок. В нашем случае $\rho\sigma^2$ находится

в интервале от 1,5 при $N_s = 19$ (что маловероятно) до 14, если $N_s = 176$ особей, т. е. при максимуме особей в «соседстве». Эти значения всегда больше единицы, что позволяет считать группировку кабарги бассейна р. Серебрянки, как и других крупных ее объединений в заповеднике, единой саморегулирующейся популяцией с распространенной панмиксией. Эффективная численность популяции бассейна р. Серебрянки с учетом перекрещивающихся поколений приближается к 400–450 особям. Это в 8–9 раз превышает необходимое минимальное число особей (50) для сохранения группировки в течение ≈ 100 лет (Frenklin, 1980; Senner, 1980), и обеспечивает популяциям заповедника устойчивое существование в течение приблизительно 1 тыс. лет.

В данном случае не учтена возможность катастрофических воздействий, прежде всего пожаров, разрушающих местообитания. Однако популяции обладают высокой возможностью устойчивого существования, что не вызывает особой тревоги за их будущее. Для охотничьих территорий и районов с разреженной плотностью необходимо, хотя бы в общем виде, учитывать возрастание σ при значительных расстояниях между группировками, что должно несколько компенсировать влияние на размер соседства снижения плотности ρ , так как в общем виде зависимость между этими величинами описывается формулой: $N_s = 4\pi f(r)\rho^2$, где f — функция. Однако рост σ способен влиять и на увеличение площади, занятой каждым «соседством». Тем самым снижается число «соседств» в пределах конкретной площади.

Модели для выяснения устойчивости существования популяции можно усложнять, однако определение их параметров постоянно сталкивается с недостатком достоверных полевых данных.

Эти расчеты показывают, что для долговременного (не менее 100 лет) сохранения популяции кабарги территории должны иметь размеры, не менее чем в 1,75–2 раза превышающие площади, заселенные каждым «соседством», т. е. от 21–24 до 39–45 тыс. га, что вполне согласуется с выводом, сделанным ранее на основе исследований в природе. Для сохранения популяции в течение 1 тыс. лет необходимы территории размером в сотни тысяч га (130–350 тыс. и больше) (Зайцев, 1983) в зависимости от потенциальной плотности населения и риска разрушения части местообитаний. Создание ООПТ больших размеров предлагает и Приходько (1997). Тем не менее в разных регионах минимальные размеры заказников и прочих ООПТ для охраны кабарги могут несколько различаться.

В реальной ситуации, складывающейся в регионах, возможно сохранение кабарги в системе близко расположенных ООПТ, между которыми имеются участки восстанавливающихся лесов. В этом случае необходимо учитывать степень

изоляции группировок кабарги друг от друга. Исходя из наблюдения по распределению кабарги на участках вторичных лесов у побережья Японского моря, сеть небольших охраняемых территорий (10–60 тыс. га) должна располагаться так, чтобы расстояния между охраняемыми участками (кластерами) не превышали 30–50 км при условии наличия больших площадей промежуточных лесных местообитаний или сети «воспроизводственных участков».

3. Сеть ООПТ и ее соответствие теоретическим предпосылкам и необходимым мерам охраны. Количество и пространственная организация ООПТ должны соответствовать задачам, которые ставятся перед охраной природы. Если эти задачи ограничиваются только сохранением в течение длительного времени номинальной формы (вида, подвида) животного, обладающего очень малой численностью, то для охраны копытных и других животных (некрупных хищников) можно временно ограничиться созданием ООПТ, обеспечивающим сохранение номинальной формы на период «переживания» и начального восстановления численности. Для многих видов, значительно снизивших свою численность в последние десятилетия и представляющих собой важный ресурсный потенциал (например, для кабарги), подобный подход не отвечает задачам восстановления и поддержания их численности. Россия в настоящее время имеет большие возможности для охраны как естественных популяций многих видов, так и экосистем в целом. Очевидно, что охрана больших популяций кабарги соответствует не только целям сохранения эталонных природных группировок, но и задачам, стоящим перед охотничьим хозяйством.

К сожалению, информация о численности кабарги на многих охраняемых территориях не отличается полнотой, и более-менее достоверные сведения имеются только для некоторых заповедников, уже долгое время практикующих проведение систематических учетов, обычно по белой тропе. Ниже, насколько это возможно в настоящее время, характеризуются перспективы долговременного сохранения части популяций кабарги Дальнего Востока

В настоящее время существующие заповедники материковой части Дальнего Востока обеспечивают долговременное сохранение дальневосточного подвида кабарги в случае разрушения соседних местообитаний. На больших пространствах между ООПТ еще сохранились большие по площади леса. Хотя значительная их часть уже частично разрушена рубками разного режима и пожарами, однако и в них имеются большие участки, пригодные для жизни кабарги. В перспективе через несколько десятков лет они могут войти в состав основных

местообитаний кабарги. Тем не менее число заповедников, в которых кабарга имеет значительную численность и которые могут рассматриваться в качестве основных резерватов для данного вида, невелико. На материковой части Дальнего Востока лишь в 4 из 15 заповедников данный вид присутствует в качестве одного из основных, а в 7–8 кабарги мало. В Приморском крае всего в 1 из 6 заповедников численность кабарги высока, и в 2–3 кабарга немногочисленна («Заповедники Дальнего Востока», 1999). Заповедные территории удалены друг от друга на расстояния до нескольких сотен километров, что в обозримом времени практически исключает обмен особями между ними. На пространствах между заповедниками обитают популяции, испытывающие воздействие промысла и значительно снизившие свою численность. Как было показано выше, заповедные популяции кабарги имеют большое значение для пополнения группировок соседних охотничьих участков, однако на удалении свыше 40–50 км от их границ это влияние в настоящий период почти отсутствует.

Поддержание ресурсного потенциала вида и сохранение генетического разнообразия облегчается благодаря наличию режима охраны на части «промежуточных» территорий. В Сихотэ-Алине, например, уже существует и намечено организовать до 7 крупных национальных и природных парков по программе Всемирного наследия (Матюшкин, Кулешова, 2001), исключая Кемский (до 200 тыс. га) и Амгинский парки в Приморском крае, организация которых была прекращена. Местообитания, представленные на территории этих парков, пока сохраняют значительные возможности для обитания и охраны кабарги в кедровниках с пихтой и елью и ельниках. Размеры многих из организуемых ООПТ превышают 100 тыс. га, и там могут сохраняться большие популяционные группировки кабарги даже в условиях ограниченного промысла. Но лишь 4 из них и 3 в Среднем Сихотэ-Алине расположены в местах, где прежде кабарга имела значительную численность. Расстояния между парками, заповедниками и заказниками в Среднем и Северном Сихотэ-Алине составляет от 20 до 150 км и больше. Например, парк «Удэгейская легенда» расположен всего приблизительно в 20 км от границ Сихотэ-Алинского заповедника, что при сплошном распространении восстанавливающих лесов способно обеспечить связь между группировками кабарги и других животных. В других случаях эти расстояния значительно больше, и для обеспечения достаточно интенсивного обмена особями между популяциями ООПТ требуется организация дополнительных охраняемых участков типа «экологических коридоров». Создание сети таких «коридоров», которые могут занимать на Дальнем Востоке 6363 км² (из общей площади 266 349 км²), намечено для охраны амурского тигра (Miquelle

et al., 1999). В перспективе общая площадь ООПТ в южной части Хабаровского края и в Приморье будет достигать 69 366 км² (к 2005 г. — 20 578 км²). В экологических коридорах еще сохраняются хвойные леса вдоль хребтов, что позволит организовать и охрану кабарги. Заказники (в Приморье общей площадью 1869 км²) охватывают сравнительно небольшие площади хвойных лесов. В Тернейском районе два ООПТ предназначены для охраны лося и горала. Кабарга пока не входит в круг основных охраняемых объектов. Целесообразно создание природных заказников в бассейне р. Самарга, в окрестностях пос. Агзу, в средней и верхней частях бассейна р. Бикин для охраны комплекса «таежных» видов и экосистем в целом.

В других регионах Дальнего Востока охрана кабарги также облегчается наличием больших площадей лесов между охраняемыми территориями. В Зейско-Буреинском регионе, где расположена южная окраина северной части ареала, созданы 2 крупных водохранилища, повлиявших на уменьшение численности охотничьих животных. В бассейне р. Бурей, у Буреинского водохранилища организованы новые ООПТ (Подольский и др., 2004), в Хабаровском крае и Амурской области их 14 (общей площадью 1230,4 тыс. га). Размеры этих ООПТ составляют обычно от 13,2 до 131,5 тыс. га. Такие размеры обеспечивают поддержание существования как группировок численностью минимально необходимой для сохранения, так и больших популяций. Для сохранения кабарги в бассейне р. Бурей, как отмечает С. А. Подольский с соавторами (2004), большое значение имеют заказник «Мальмальта» (13,2 тыс. га), обладающий в настоящее время статусом ботанического, и природный заказник «Желундинский» (67,2 тыс. га), в бассейне р. Зеи — заказник «Бакальдеуль». Большинство заказников создано для сохранения пойменных и окружающих их местообитаний, однако и в этих местообитаниях, где будет сохраняться хвойный и смешанный лес, кабарга способна достичь немалой плотности населения.

До сих пор планирование ООПТ не имело специальной целью охрану популяций кабарги, способных к длительному существованию и представляющих собой эталонные природные группировки. Но в настоящее время кабарга должна входить в круг основных охраняемых видов. Необходимость создания природных заказников, парков, образующих сеть природных территорий, повышающих устойчивость популяций животных к неблагоприятному влиянию деятельности человека, возникает в связи с задачей сохранения таежных сообществ. Комплекс видов животных, связанных с кедровыми и елово-пихтовыми лесами, в настоящее время испытывает на себе наибольшее разрушающее воздействие.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Масштабы сокращения численности кабарги на территории России, происходящего с 1990–1991 гг., по-разному оцениваются разными авторами и организациями. В ходе наших исследований было выяснено, что темпы снижения численности кабарги превосходят те, которые были определены центральными органами статистического контроля состояния охотничьих ресурсов и рядом региональных организаций. Тем не менее наши показатели плотности и в некоторых случаях общей численности кабарги (для Приморья и Сихотэ-Алиня) относятся не к крайним значениям, а к средним показателям. Вопрос о реальной численности кабарги на обширных территориях остается открытым. Использование нерепрезентативных способов учета численности кабарги приводит к дезорганизации ее охраны. Регулирование охоты и охраны в настоящее время целесообразно проводить, исходя не из показателя общей численности этого вида, а из плотности населения кабарги на конкретных территориях.

Причины снижения численности кабарги в Сибири и на Дальнем Востоке строго не синхронизированы, имеют в основе факторы естественного порядка, но прежде всего связаны с интенсивным промыслом, стимулируемым нестабильной экономической ситуацией. К группе естественных причин, часть из которых рассмотрена в данной публикации, следует отнести факторы, обуславливающие многолетние циклы колебания численности кабарги. Происходящее сокращение численности совпадает по времени с глобальным потеплением и аридизацией климата, что отражается (по крайней мере в Сихотэ-Алине, в частности в Сихотэ-Алинском заповеднике) на снижении обилия основных пищевых ресурсов кабарги. Но и это количество пищи обеспечивает возможность поддержания высокой плотности кабарги, что не позволяет непосредственно связать падение ее численности с уменьшением обилия пищи.

Вероятно, климатические изменения как естественного характера, так и вследствие антропогенных причин способны непосредственно повлиять на численность популяции, подключая «пусковые механизмы» динамики численности.

К одной из реализаций данного механизма относятся изменения структуры популяции — соотношения репродуктивных агрегаций, полов и изменения темпов воспроизводства. Деятельность хищников всех видов не могла сколько-нибудь серьезно отразиться на происходящем снижении численности кабарги не только на неохранных территориях, но и в заповеднике. В некоторых случаях (Зейский заповедник) наблюдались падежи кабарги, вероятно, от заболевания. В других случаях увеличение показателя смертности не отмечено. На заповедной территории снижение численности ограничено 1,5-кратным размером в сравнении с периодом повышенного обилия (1974–1982 гг.), хотя возможны и более существенные изменения. Группировки кабарги в естественных условиях обладают высокими показателями стабильности.

Падение численности кабарги на охотничьих территориях, подверженных интенсивному нерегулируемому промыслу, многократно превышает приведенный выше показатель. Многочисленные факты указывают на то, что основная причина депрессии численности заключается в процветании нерегулируемой охоты, массовом браконьерстве. Сравнивая начальные уровни плотности и численности с современными на охотничьих участках и в заповеднике, можно определить, что причинная составляющая интенсивного истребления на охотничьих территориях «обеспечивает» не менее 75–80% падения уровня численности. Наибольшему воздействию промысла подверглись плотные группировки кабарги, репродуктивные ядра ее популяций. Но если исключить естественную компоненту уменьшения обилия и причину, связанную с промыслом, то тенденция устойчивого снижения численности сохраняется, что связано с разрушением местообитаний. Среди факторов их разрушения преобладают антропогенные — обширные и участвовавшие пожары и массивированные рубки хвойных и смешанных лесов. Усыхание еловых лесов, усилившееся в последнее время, имеет пока ограниченное влияние на кабаргу, повышая на первых стадиях емкость местообитания.

Результаты исследований позволяют в настоящее время создать основу для реализации мероприятий по охране вида. Следует надеяться, что темпы снижения численности кабарги будут быстро уменьшаться после запрещения на длительный период охоты и ее ограничения, усиления контроля промысла и реализации охотничьей продукции, прежде всего ее экспорта. Среди мер долгосрочной охраны перспективно сохранение эталонных популяций на территории дополнительной сети ООПТ, созданной с целями охраны

генетического и экологического разнообразия подвидов и популяций и устойчивого использования ресурсов в охотничьих хозяйствах. Кабарга представляет собой перспективный вид для прижизненного получения мускуса, и этот способ использования должен постепенно заместить истребительный промысел. Для сахалинского подвида кабарги уже в настоящее время наряду с охраной на природных территориях следует предусмотреть резервное содержание животных в условиях неволи.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Методики учетов плотности населения кабарги

В большинстве случаев, когда учеты проводятся на протяженных маршрутах, где встречается большое количество следов жизнедеятельности и сами животные, или на многих учетных площадях достигается лишь приблизительное соответствие показателя плотности P_m реальной статичной плотности P_s : $P_m \rightarrow P_s$. Повышение точности учета зависит прежде всего от достаточного объема и адекватности полевых методов распределению особей в местообитаниях. Размещение маршрутов и площадок должно соответствовать предполагаемому способу экстраполяции. В настоящее время существует большое количество руководств по определению статистических параметров распределения учетных данных, в наиболее полном объеме проанализированных в монографии Н. Г. Челинцева (2000). В учетах кабарги по следам статистический анализ в больших объемах применяется нечасто, исключая зимний маршрутный учет (ЗМУ), что обусловлено сложностью и трудоемкостью полевых методов учета. Эти причины влияют и на сравнительно небольшое количество площадей учета. В этом случае возрастает значение правильного размещения учетных площадок, исходя из известных особенностей распределения кабарги и предварительных наблюдений.

Способы учета кабарги в естественных местообитаниях характеризуются в главе «Методы...». Ниже приводятся дополнительные сведения о двух способах учета. Один из них перспективен для реализации точных учетов плотности (учет на площадках с троплениями или оклад с троплениями), другой предоставляет возможность обследования больших площадей с целью определения усредненного уровня плотности в местообитаниях за период накопления и сохранения в них экскрементов. Для зимнего маршрутного учета конкретизируется способ определения длины суточного перехода кабарги.

Зимний маршрутный учет

В основе метода маршрутного учета кабарги, а также других зверей лежат регистрация встреч следов животных на маршрутах и дальнейшая математическая обработка данных. Для определения статичной плотности и ее динамической составляющей, выраженной в количестве свежих следов, ЗМУ является перспективным методом.

По разработанной технологии учетов давность следа определяется в сутках. Для расчета плотности населения на маршрутах ЗМУ берутся лишь следы не более чем суточной давности. Однако в случае относительно постоянных погодных условий знания точной даты последнего снегопада и усредненных для данных условий длин суточных ходов кабарог возможно использование всех следов с периода последнего снегопада. Эффективно использование данного способа для исследования распределения зверей в местообитаниях на основе сравнения первичных показателей учета (количество следов/расстояние). В реальной обстановке учетчики нередко используют данные о протяженности суточных ходов животных, полученные ранее для соответствующих погодных условий, высоты снежного покрова и стадии годового цикла (см., например: Зайцев, 1991а; Заумыслова, 2005; Стивенс и др., 2005).

Особую сложность представляет определение L — средней протяженности суточного хода кабарги. Длина ее суточного хода зависит от многих факторов среды обитания: глубины снежного покрова и его особенностей (наличие настовой корки и др.), температуры воздуха, количества доступной пищи и особенностей ее распределения, но все эти флуктуации перекрываются половозрастными различиями (см.: Структура популяции...). Маршруты, проложенные по долине с небольшой долей хвойных лесов, будут пересекать главным образом следы взрослых самцов, на склонах в хвойном лесу — самцов, самок и молодых. Однако подобная общая схема может иметь свои отличия в разных регионах.

В Сибири и на Дальнем Востоке, как было показано в главе «Половозрастная структура...», при случайном пересечении маршрутами всех

местообитаний кабарги соотношение следов самцов и самок будет приближаться к 1:1. Однако доля молодых особей может оказывать существенное влияние на среднюю для группировки длину хода модельной особи. Таким образом, необходимо достаточно точно представлять соотношение половозрастных групп в популяции, что требует большого объема полевых работ или использования уже известных данных, так как это соотношение на больших территориях существенно не меняется в течение длительного времени и на разных фазах динамики численности. Целесообразно выделить несколько половозрастных групп, существенно различающихся по длине хода: взрослых самцов, взрослых самок и молодых особей (сеголетков). Зная соотношение взрослых самцов, самок и молодых, можно определить и усредненное значение хода: $L_s = m_l \cdot f_{l_f} / (m + f)$, где l_m — средняя длина хода самцов, m — их число (доля), l_f — самок и молодых, f — их доля. Использование GPS при троплении облегчает определение длины и конфигурации суточного наследа кабарги, если определять координаты точек не более чем через 50–60 м. Кабарга, особенно самка или молодой зверь, может целые сутки придерживаться небольшой площади, перемещаясь замкнутыми петлями, спиралями и др. Целесообразно совмещать определение точек контура хода по GPS и отсчет длины при движении по траектории (выверенными шагами, шагомером, землемерным циркулем).

Определение плотности кабарги по данным учетов ЗМУ усложняется в сравнении с другими видами копытных и довольно трудоемко. На постоянных маршрутах большой протяженности

метод позволяет вполне репрезентативно отразить изменения численности в ходе многолетней динамики.

Зимний учет на площадках с троплением

Учет на протяженных маршрутах, особенно в случаях их прохождений по долинам горных рек, широких ключей, целесообразно сочетать с учетом на площадках, которые закладываются в намеченных к обследованию группах типов леса (выделах) и в разных частях обследуемой территории. Распределение площадок следует проводить заранее, ориентируясь на геоботанические карты и планы охотустройства, аэрофотоснимки и прочие топографические материалы.

Размеры площадок учета зависят от характера распределения лесной растительности и обилия кабарги, от неравномерности распределения ее населения. Чем больше кабарог обитает в пределах учетного выдела, тем меньшая площадь обследования приходится в расчете на 1 особь (рис. 65). По возможности следует отдельно учитывать кабарог на склонах разной экспозиции, в разных группах типов леса, например на южных склонах хребтов вблизи Сихотэ-Алиня, поросших елово-пихтовым лесом, и на северных склонах с лиственничниками.

Общее число площадок в лесах схожих типов леса (группах типов леса) должно правильно соотноситься с размерами различных лесных выделов на всей обследуемой территории. Например, если 30% площади занято ельниками, а 40% кедровниками, то такое же соотношение целесообразно соблюдать в количестве площадок в этих двух местообитаниях кабарги. Данные требования являются общими для учетов на площадках разными способами.

Проводя учет, учетчики ежедневно обходят определенную площадь леса, проводят тропления встреченных свежих следов кабарог (обычно до вспугивания зверей), считают все следы убегающих животных, которые при выходе на намеченную площадку учета тоже тропают. Контурами площадок служат траектории троплений и отрезки маршрута между встречами свежих следов. Учетчики каждый

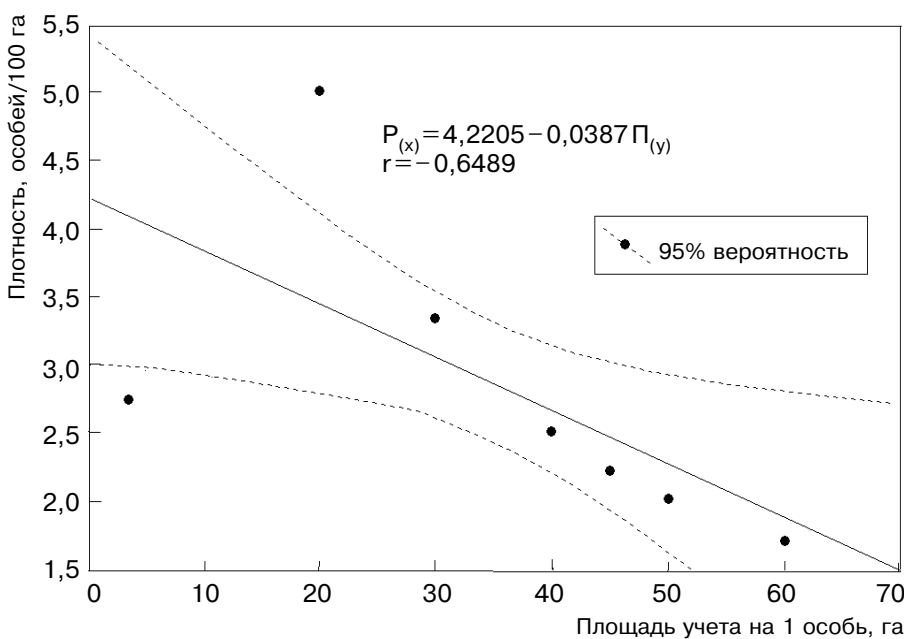


Рис. 65. Регрессия между плотностью населения кабарги ($P_{(x)}$) и площадью учета на 1 особь ($P_{(y)}$) в еловых лесах верховий р. Таежной.

день возвращаются в начальную точку, т.е. «на базу», — в избушку, на дорогу и т.д. Размеры ежедневной площади учета определяются по карте или с помощью GPS. В первом случае целесообразно привязывать маршруты к ориентирам, которые хорошо заметны на карте. GPS значительно облегчает возможность определения площади, охваченной траекториями маршрутов и троплений. Для этого используется опция «Track» при очищенном от предшествующих точек списке.

Поскольку кабарга, как правило, перемещается в пределах определенного участка обитания, то площади, охватываемые ежедневными учетами на каждой площадке в местах повышенной плотности ее населения, обычно невелики — от 50 до 500 га или даже меньше. Размеры учетной площади, таким образом, представляются функцией от плотности населения или от числа встреченных кабарог. Учет можно проводить ежедневно на части обследованной ранее площади, охватывая новые участки местности, что также позволяет использовать статистические оценки точности учета.

В качестве примера ниже приведены результаты учета кабарги в верхнем бассейне р. Таежная (стационарный участок «Водораздельный») Сихотэ-Алинского заповедника (табл.14, 15). Учеты проводились ежедневно с начальной точкой в пойме ключа и многократно — в пределах общей площади учета. Ежедневные площадки учета частично накладывались друг на друга.

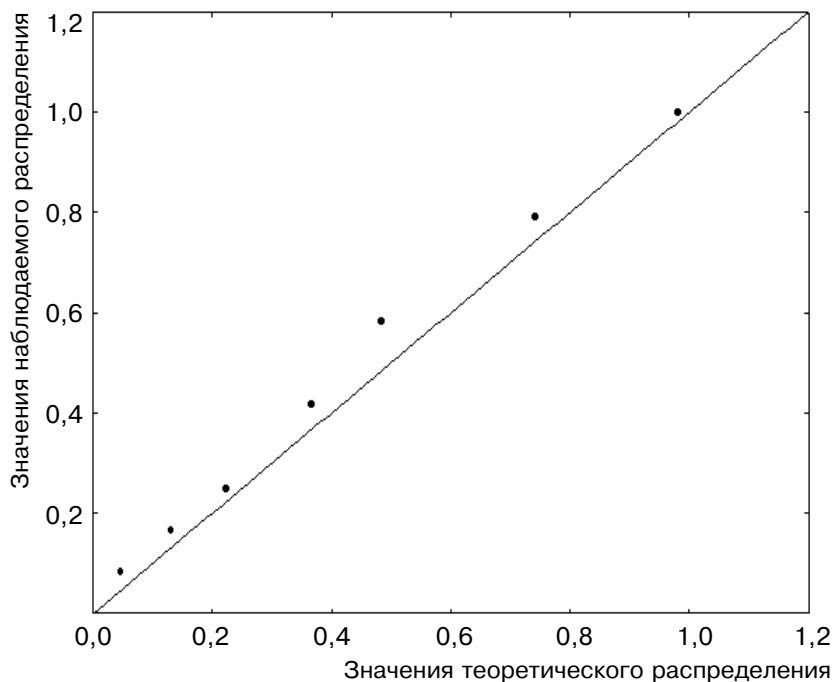


Рис. 66. Соотношение между частотами теоретического логнормального распределения и значениями эмпирического распределения данных учетов плотности кабарги на стационарном участке «Водораздельный».

Плотность населения кабарги определяется следующим образом. Например, 13 декабря на площади 60 га учли 1 особь. Плотность населения (в данном случае динамический ее показатель) определяется в пересчете на 100 га (удобная величина, близкая к площади ежедневных учетов). Далее таким же образом вычисляются результаты учета за каждый последующий день. Всего за время учета было обследовано 910 га и встречено 27 кабарог. Суммарный показатель плотности составил 29,7 особи на 1000 га. Этот показатель пригоден для характеристики статичной плотности населения кабарги. Однако в некоторых случаях необходимо определить статистическую достоверность учетных работ. Для этого используются результаты ежедневных учетов в пересчете на единицу площади (50 или 100 га).

Плотность населения кабарги (P) в данной местности была 29,7, или ≈ 30 особей на 1000 га. Северные и южные склоны здесь имеют небольшую протяженность, но частое чередование, поэтому звери обычно переходили с одного склона на другой, и их участки охватывали склоны разной экспозиции. В данном случае показатели учета на южных и северных склонах указывают на «динамическую плотность» животных, т.е. на число встреч особей в сутки. Однако в целом плотность кабарги в пределах всей совокупности этих участков гораздо выше на южных склонах в ельниках, чем в лиственничниках северных склонов, что необходимо учитывать при экстраполяции на большие территории по схеме распределения растительного покрова. Различия в данном случае вполне достоверны, показатель Манна-Уитни $Z=2,934$; $p=0,0033$.

Использование троплений способствует большей эффективности метода оклада, так как недоучет зверей в пределах площади учета практически исключается. Распределение встреч кабарог на маршрутах в ходе ежедневных учетов в пределах одного местообитания кабарги (1000 га и больше) показало, что форма распределения не столь сильно, как при учете следов на маршруте, отклоняется от нормального статистического распределения и описывается функцией логнормального или в других случаях полунормального распределений (рис. 66), что позволяет использовать известные способы статистической обработки. Оклад с троплениями кабарог можно совмещать с другими работами в лесу (троплениями и др.), что делает данный способ удобным и для определения численности.

Таблица 14
 Результаты учета кабарги в еловых и лиственничных лесах верховья р. Таежная, 1979 г.

Дата, декабрь	В ельниках южных склонов			В лиственничниках с елью северных склонов			На всей площади		
	Встреч, особей	Площадь учета, га	Плотность, особей/100 га	Встреч, особей	Площадь учета, га	Плотность, особей/100 га	Встреч, особей	Площадь учета, га	Плотность, особей/100 га
13	0	30	0	1	30	3,33	1	60	1,7
14	3	90	3,3	-	-	-	3	90	3,33
15	1	35	2,9	0	5	0	1	40	2,5
16	3	60	5	0	30	0	3	90	3,33
17	1	60	1,67	2	50	4	3	60	5
18	1	15	6,7	0	60	0	1	50	2
19	2	20	10	0	60	0	2	80	2,5
21	4	40	10	1	110	0,9	5	150	3,33
22	1	20	5	1	70	1,4	2	90	2,22
23	2	35	5,7	0	25	0	2	60	3,33
24	2	35	5,7	1	65	1,54	3	10	2,73
26	1	40	2,5	-	-	-	1	40	2,5
Σ	21	430		6	480		27	910	34,74

Усредненные показатели:
 средняя площадь учета на 1 особь на всей площади $S_i = 34,9$ га ($SD = 14,631$);
 средняя площадь учета на 1 особь на южном склоне $S_i = 26,25$ га ($SD = 15,06$);
 встреч ежедневно на всей площади — 2,3 особи;
 встреч ежедневно на южном склоне — 4,9 ($SD = 3,07$).

Таблица 15

Статистические показатели результатов учета плотности населения кабарги в верховьях р. Таежная (1979 г.)

Показатели	Местообитания		
	Ельники	Лиственничники	На всей площади
Средняя плотность, особей/10 км ²	4,87	1,1170	2,87
Дисперсия (s ²)	9,39	2,1948	0,76
Асимметрия (As)	0,392	1,193	1,202
Эксцесс (Ex)	-0,253	0,232	2,340
Минимум	0	0	1,7
Максимум	10	4	5

ности кабарги. Учеты на площадках могут совмещаться и чередоваться с маршрутными учетами, что позволяет наряду с охватом маршрутами больших территорий проводить более точные учеты кабарги на местах, выделяемых заранее или в процессе маршрутных наблюдений.

Учет кабарги по экскрементам в бесснежное время года

Достоинствами летних способов учета животных в горах являются благоприятные условия для передвижения учетчиков, возможность обследования удаленных и труднодоступных в зимний период участков. Поэтому учет по экскрементам может использоваться для рекогносцировочных исследований с целью определения усредненной плотности на большой территории за период накопления экскрементов, а также для выявления сезонных подвижек в изменениях динамической плотности. Данные, полученные во время зимних учетов, могут быть дополнены результатами летних учетов кабарги по экскрементам.

Так как число дефекаций за сутки даже у копытных, экскременты которых не имеют особого значения в мечении участка обитания (например, косули или лося), далеко не постоянно, то могут возникать ошибки в определении плотности населения зверей, которые ряд авторов считает серьезным препятствием для учета плотности этих животных. Если сравнить число дефекаций в сутки, например, на суточных ходах косули, лося или благородного оленя, то окажется, что изменчивость этого показателя у кабарги гораздо больше, чем у данных видов оленей. Наибольшее число дефекаций в сутки характерно для взрослых самцов кабарги (см.: Структура популяции...). Самки, молодые и взрослые самцы в периоды кормления оставляют 4–15 кучек экскрементов в сутки.

Свои экскременты кабарги разного пола и возраста оставляют в определенных местах — «уборных». Данное поведение более присуще самкам и молодым особям обоих полов. В сплошном лесу, особенно в лиственничниках, образуются большие по размеру уборные, которые сохраняются в течение длительного времени. На звериных тропах, пересекающих места обитания кабарги, обычно встречаются маленькие кучки экскрементов, оставляемых взрослыми самцами. Большие уборные состоят из нескольких десятков кучек (каждая из них — результат отдельной дефекации), число которых можно подсчитать, используя признаки их расположения и исходя из размеров средней «модельной» кучки, диаметр которой равняется 8–10 см. Реже кучки состоят всего из нескольких «горошин» экскрементов. Все эти особенности затрудняли применение известных способов разработки учетов по экскрементам с использованием показателя числа дефекаций в сутки.

Разрабатывая метод учета, мы использовали наблюдение, согласно которому количество найденных уборных на маршруте возрастает при увеличении плотности населения кабарги. Плотность определялась во время троплений и визуальных наблюдений за кабаргой на стационарных участках, т.е. показатели были вполне точны. Весной с таянием снега и летом в этих местах проводился учет уборных кабарги на маршрутах, пересекающих все основные местообитания. За единицы учета принимались все встреченные на маршруте уборные и отдельные кучки экскрементов, расположенные на тропах обычно не ближе 0,5–1 м от больших уборных. Отдельно подсчитывались свежие (влажные, блестящие, не потерявшие запах) кучки экскрементов в уборных и на удалении от них.

В лесу с большим количеством листопадных деревьев в течение периода вегетации и осенью может исчезать более 90% кучек экскрементов.

Наиболее долго кучки сохраняются в лиственничниках с развитым моховым и лишайниковым покровом, в то время как в лесах с травянистым покровом бóльшая их часть исчезает уже в течение первых летних месяцев. В некоторых лесах встречаются кучки и уборные двухлетней давности, не подновляемые с момента прекращения их посещений зверями, а в сухих лиственничниках они сохраняются и дольше.

Данный способ, как было отмечено выше, характеризует не «сиюминутную» плотность, а усредненную за несколько месяцев (на период сохранения экскрементов). Учитывая, что в некоторых лесах экскременты быстро исчезают (табл.16), то метод эффективен в основном для определения зимне-весенней плотности, т.е. наиболее благоприятное время проведения учетов — весенне-летний период, с апреля—мая и начала июня до появления в некоторых местообитаниях обильного травостоя. В это время экскременты хорошо заметны. Небольшим процентом исчезновения кучек в лесу в первые весенние и летние месяцы в некоторых случаях можно пренебречь.

Число встреч кучек и уборных в пределах одного, заселенного кабаргой участка различно в сплошных лесах и на звериных тропах, которые тянутся нередко по несколько километров по гребням или по долинам ключей с прилегающими к ним хвойными лесами по горным склонам. Тропы являются местами более частых дефекаций, особенно у самцов, и число отдельных кучек экскрементов на них обычно больше, чем в окружающем лесу. В связи с этим маршруты уче-

та в Сихотэ-Алине подразделялись на несколько групп, или типов:

а) в лиственничниках и лиственнично-кедровых, еловых лесах, в которых экскременты долго сохраняются и накапливаются;

б) на тропах, используемых кабаргой, оленями, лосями (кроме старых лесных просек и дорог по долинам ключей и рек, менее посещаемых кабаргой);

в) в сплошном лесу из кедра, ели и пихты с добавлением лиственницы, лиственных пород без протяженных троп.

Выделение групп маршрутов, конечно, может варьироваться в зависимости от конкретных условий. Для учета выбирают площадь размером около 1000 га или бóльшую, согласно плану обследований. Основное требование — полное пересечение сетью маршрутов учетного выдела: случайные направления, челночный ход трасс или их пересечения. Учет может проводиться в течение нескольких дней с одной базы. Результаты, т.е. число встреч «уборных» и кучек на 1 км, сопоставляют с плотностью населения кабарог в этих угодьях в середине — конце зимы (по учетам на площадках) и заносят в таблицы или составляют на их основе графики. Графики составляются по каждому типу маршрутов.

Плотность кабарги в каждом последующем году определяют по графику. Изображенные на рис. 67 кривые соотношений получены для Сихотэ-Алиня, что не исключает их использования с некоторым приближением или после проверки и в других регионах. Следует учитывать степень разрушения уборных в теплое время года, неодинаковое

Таблица 16

Интенсивность разрушения уборных и кучек экскрементов кабарги в различных лесах Сихотэ-Алиня в бесснежное время года по материалам учетов на постоянных маршрутах

Группа типов леса	Сокращение числа уборных в разные месяцы, % (от их числа в предыдущий учет, т.е. с интервалом 1 месяц)					
	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Кедровники с дубом и небольшим травянистым покровом	4	4	4	6	44	95
Кедровники с дубом мертвопокровные	<1	<1	3	6	33	43
Кедровники с пихтой, травами	3	<1	5	15	27	<1
Кедровники с пихтой, елью; ельники	<1	<1	6, 6	23	4, 4	28, 5
Лиственничники, кедровники и ельники с лиственницей	1	1	4	4, 3	3, 5	2, 5

в разные месяцы. Для этого на постоянных маршрутах отмечаются все кучки и уборные (например, номерками в полиэтиленовой пленке). Затем маршруты проходят ежемесячно, отмечая число появившихся и исчезнувших за месяц кучек, уборных.

В Сихотэ-Алине для определения плотности населения кабарги можно применять следующие формулы:

а) в лиственничниках (кедрово-лиственничных или других лесах с большим участием лиственницы): $P_a = 0,7078N - 0,1146 + 0,0167N^2$, где P — плотность на 10 км^2 , N — среднее число уборных и кучек на 1 км маршрута;

б) на протяженных тропах (но не широких свежих и старых дорогах), пересекающих местообитания кабарги: $P_b = 0,3473 + 0,6774N = 0,0281N^2$;

в) в лесу без протяженных троп: $P_v = 0,6616 + 0,9469N + 0,1177N^2$.

Способ вполне надежен при длине маршрута в местообитаниях кабарги не менее 10 км в каждом выделе учета. Уменьшение длины маршрута, как правило, приводит к снижению точности учета. Проверочные учеты на наших стационарах

показали, что расхождения полученных значений плотности с зимней плотностью, определенной на площадках, составляли всего $6-10\%$.

С увеличением плотности населения кабарги (свыше $35-50$ особей, в этом случае взяты динамические показатели) количество экскрементов в уборных увеличивается, кабарги оставляют их в больших уборных, число которых в лесу может оставаться довольно постоянным. При плотности $50-60$ особей на 1000 га , что редко встречается в естественных условиях в пределах больших по площади выделов, новые уборные в лесу образуются реже, и кривые соотношений располагаются почти горизонтально (рис. 67). В обычных диапазонах вариации плотности населения (от 0 до 30 особей на 1000 га) зависимость изменения показателя учета от изменения плотности населения хорошо заметна. В ходе определения среднего показателя следует учесть долю показателей плотности на маршрутах всех их выделенных групп: $\Sigma(P_i l_i / L)$, где l_i и L_i — длина маршрута в местообитании и общая их протяженность, P_i — показатель на каждом участке.

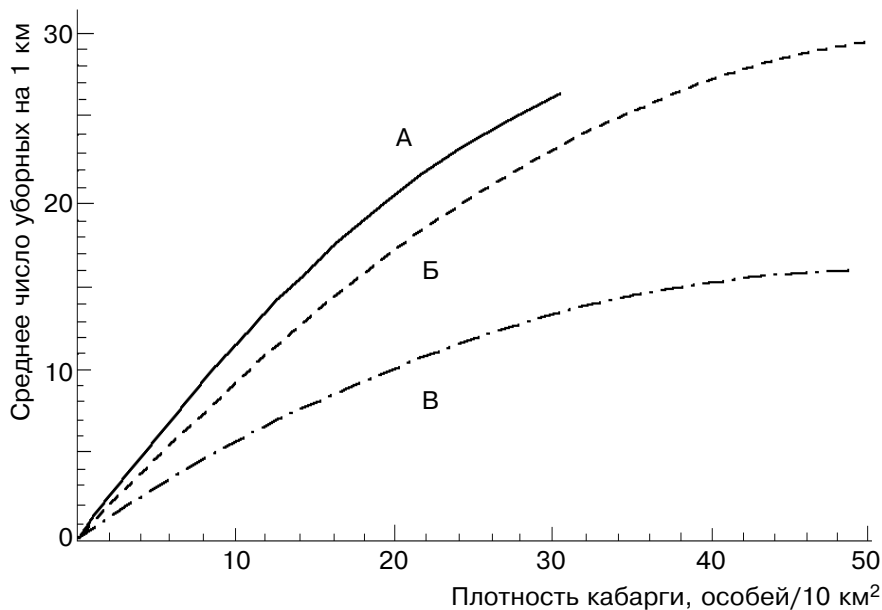


Рис. 67. Зависимость числа встреч кучек экскрементов (уборных) кабарги на маршрутах от плотности ее населения: А — в лиственничных лесах; Б — на тропах кабарги и других зверей (кроме старых широких лесных дорог); В — в кедровниках, ельниках и других лесах (вне протяженных звериных троп). Доверительный интервал $\pm 10-15\%$ плотности при протяженности маршрутов 10 км и больше.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов К. Г., 1954. Копытные звери Дальнего Востока. Хабаровск. 128 с.
- Ананин А. А., Ананина Т. Л., Дарижанов Е. А., Пузаченко А. Ю., Фадеев А. С., 2001. Влияние климата на биоту Баргузинского заповедника // Влияние изменений климата на экологию охраняемых природных территорий России: Анализ многолетних наблюдений. М. С. II-1 — II-7.
- Арсеньев В. К., 1921. По Уссурийскому краю (Дерсу-Узала). Путешествие в горные области Сихотэ-Алиня. Владивосток.
- Астафьев А. А., 2005. Борьба с браконьерством в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток. С. 164–171.
- Астафьев А. А., 2006. Куньи // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника (2-е изд.). Владивосток. С. 315–319, 324–332.
- Астафьев А. А., Дунищенко Ю. М., Дюкарев В. Н., Ефремов Д. Ф., Коробков В. Г., Куликов В. Н., Куликов В. А., Марченко Н. А., Негодеев В. П., Сухомиров Г. Н., Труш В. И., Челышев В. А., Шейнгауз А. С., Шешуков М. А., 2000. Управление пожарами в биологически особо ценных лесах Амура-Сихотэ-Алинского эко-региона. Хабаровск. 130 с.
- Байдавлетов Р. Ж., 1977. Экология кабарги северо-восточного Забайкалья // Организация и технология производства в охотхозяйствах Восточной Сибири. Иркутск. С. 39–45.
- Байдавлетов Р. Ж., 1984. Кабарга // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата. Т. 3. Ч. 4. С. 128–144.
- Банников А. Г., 1954. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М. 669 с.
- Банников А. Г., Устинов С. К., Лобанов П. Н., 1978. Кабарга в СССР // Вопросы рационального использования и охраны диких копытных и других животных. М. Т. 97. С. 6–36.
- Баскин Л. М., 1976. Поведение копытных животных. М. 293 с.
- Без лицензии на убийство: состояние популяций и промысла кабарги, торговля кабарожьей струей в России и Монголии. 2004 (ред. Хумес). TRAFFIC Европы. 99 с.
- Беликович А. В., Галанин А. В., Галанина И. А., 2003. Отражение векового климатического ритма в растительности заповедников российского Дальнего Востока // Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий российского Дальнего Востока. Владивосток. С. 50–59.
- Блюн О. Б., 1965. Водный режим лишайников // Уральский ботанический журнал. Т. 22. № 2. С. 3–14.
- Бобринев В. П., Пак Л. Н., 2006. Лесные ресурсы Читинской области // Сибирский экологический журнал. № 2. С. 165–173.
- Бочарников В. И., Пикунцов Д. Г., Краспоиев С. М., 1995. Выбор охраняемых территорий для тигров реки Бикин // Зов тайги. № 3 (20). С. 6–7.
- Бромлей Г. Ф., Кучеренко С. П., 1983. Копытные юга Дальнего Востока СССР. М. 305 с.
- Бязров Л. Г., 2002. Лишайники в экологическом мониторинге. М. 336 с.
- Вайсман А., 2005. Россия — браконьерская добыча // Охота. № 4. С. 2–7.
- Вайсман А. Л., Фоменко П. В., 2004. Кабарга в России. Охрана, добыча и коммерческое использование // Без лицензии на убийство: состояние популяций и промысел кабарги, торговля кабарожьей «струей» в России и Монголии. М. С. 18–61.
- Васильев В. Н., 1958. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Матер. по истории флоры и растит. СССР. М. Вып. 3. С. 361–457.
- Верещагин Н. К., 1966. Фрагменты истории териофауны Уссурийского края // Материалы IV Межвузовской зоогеографической конференции. Одесса. С. 142.
- Власенко В. И., 2005. Усыхающие ельники Среднего Сихотэ-Алиня // Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока. Владивосток. С. 129–141.
- Галанина И. Л., 2005. Размерная структура популяций лишайников и выявление вековых климатических ритмов // Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока. Владивосток. С. 106–111.

- Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г., 1961. Парнокопытные и непарнокопытные Млекопитающие Советского Союза // М. Т. 1. 776 с.
- Гептнер В. Г., Цалкин В. И., 1947. Олени СССР. М. 176 с.
- Герлинская Л. А., Завьялов Е. Л., Евсиков В. И., 2000. Изменчивость содержания стероидных гормонов в фекалиях кабарги *Moschus moschiferus* (Moschidae, Artiodactyla) // Зоол. журн. Т. 79. № 5. С. 608–614.
- Гиляров М. С., 1954. Вид, популяция и биоценоз // Зоол. журн. Т. 33. Вып. 4. С. 769–778.
- Громов В. И., 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР // Тр. Ин-та геологических наук АН СССР. М. Серия геол. Вып. 64. № 17. 520 с.
- Громыко М. Н., 2005а. Изменения климата и катастрофические нарушения лесных экосистем Сихотэ-Алинского заповедника (в печати).
- Громыко М. Н., 2005б. Климат // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток. С. 20–29.
- Громыко Л. Т., Громыко М. Н., 2000. Мониторинг древесно-кустарникового опада и подстилки в лесных экосистемах // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток. С. 219–244.
- Громыко М. Н., Смирнова Е. А., 2003. Пирогенная трансформация растительного покрова Сихотэ-Алинского заповедника за последние 25 лет // Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий Российского Дальнего Востока. Владивосток. С. 66–83.
- Груза Г. В., Ранькова Э. Я., 2001. Изменение климатических условий Европейской части России во второй половине XX века // Влияние изменений климата на экологию охраняемых природных территорий России: Анализ многолетних наблюдений. М. С. II–9—II–16.
- Дарман Ю. А., 1991. Млекопитающие // Современное состояние животного мира. Состояние природной среды зоны возможного влияния каскада гидроузлов на р. Буре и прогноз ее изменений. Раздел: Наземная экосистема (промежуточный отчет). Благовещенск: Амур НЦ ДВО РАН (цит. по: Подольский и др., 2004).
- Дулькейт Г. Д., Козлов В. В., 1958. Материалы к фауне млекопитающих заповедника «Столбы». Красноярск. Вып. 2. С. 168–189.
- Дунищенко Ю. М., 1979. Кабарга на Дальнем Востоке и в Восточной Сибири // Всесоюз. зоогеогр. конф. М. С. 288.
- Железнов Н. К., 1990. Дикie копытные Северо-Востока СССР. Владивосток. С. 37–59.
- Жерехин В. В., 1979. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование. М. С. 113–132.
- Зайцев В. А., 1975. Особенности использования территории и структура территориального информационного поля кабарги // Копытные фауны СССР. М. С. 320–321.
- Зайцев В. А., 1976. Экология кабарги и харзы в лесах Среднего Сихотэ-Алиня: Отчет Сихотэ-Алинского заповед. Терней. С. 1–34.
- Зайцев В. А., 1978. Изучение пространственной структуры популяции у кабарги в Сихотэ-Алинском заповеднике // II Всесоюз. съезд териол. общ-ва. М. С. 218.
- Зайцев В. А., 1981. Среда обитания и поведение кабарги при сборе пищи // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 86. Вып. 7. С. 19–30.
- Зайцев В. А., 1982. По следу кабарги // Природа. № 5. С. 40–47.
- Зайцев В. А., 1983. Экология и поведение кабарги (*Moschus moschiferus* L.) Сихотэ-Алиня. Автореф. дис. канд. биол. наук. М. С. 1–24.
- Зайцев В. А., 1985. Маркировочное поведение кабарги Сихотэ-Алиня // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 90. Вып. 6. С. 51–62.
- Зайцев В. А., 1991а. Кабарга Сихотэ-Алиня. Экология и поведение. М. 216 с.
- Зайцев В. А., 1991б. Коммуникационные процессы на основе ольфакторной маркировки и организация коммуникативной связи у кабарги // Проблемы химической коммуникации животных. М. С. 345–354.
- Зайцев В. А., 1996. Иерархические отношения и поведение кабанов в конфликтных ситуациях // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 100. Вып. 4. С. 16–29.
- Зайцев В. А., 2000. Использование участков обитания и пространственная структура популяций у лесных копытных Artiodactyla // Зоол. журн. Т. 79. № 4. С. 397–411.
- Зайцев В. А., 2004. Слово в защиту дальневосточной кабарги // Охрана дикой природы. № 3. С. 15–17.
- Зайцев В. А., 2005а. Нужна ли нам мертвая зона // «Вестник Тернея». Июль, 2005.
- Зайцев В. А., 2005б. Перспективы Сихотэ-Алинского заповедника в долгосрочном сохранении дальневосточной кабарги (*Moschus moschiferus*) // Результаты охраны и изучения природных комплексов Сихотэ-Алиня. Материалы междунар. конф. Владивосток. С. 180–191.

- Зайцев В. А., 2006а. Кабарга. Харза // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. (2-е изд.). Владивосток. С. 319–324, 353–362.
- Зайцев В. А., 2006б. Петлевая зона для кабарги // Зов тайги. № 3 (80). С. 36–81.
- Зайцев В. А., 2006в. Позвоночные животные северо-востока Центрального региона России. (Виды фауны, условия существования и изменения численности). М. 513 с.
- Зайцев В. А., 2006г. Изменения и возрастные тренды в маркировке и реагировании на химические маркеры при регулировании плотности и распределения животных. Исследования функций экскрета хвостовых желез кабарги (*Moschus moschiferus* L.) // Тез. докл. 4-й Междунар. конф. по хим. коммун. животных. Фундаментальные проблемы. М.: Изд-во РАН. С. 25.
- Зайцев В. А., Зайцева В. К., 1980. Методы изучения поведения и экологии кабарги в Сихотэ-Алине. // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Т. 85. Вып. 4. С. 3–10.
- Зайцев В. А., Зайцева В. К., Назаров А. А., 1988. Методические указания по учету кабарги. М.: Главное управл. охот. хоз-ва и заповедников. 15 с.
- Заповедники Дальнего Востока (сост. Андронов В. А., Крылов В. В.). Хабаровск, 1999. Заповедник «Хинганский». 68 с.
- Заумислова О. Ю., 2000. Многолетняя динамика численности копытных в Сихотэ-Алинском заповеднике по данным зимних маршрутных учетов // Анализ многолетних рядов наблюдений за природными компонентами в заповедниках Дальнего Востока. Владивосток. С. 70–79.
- Заумислова О. Ю., 2002. Многолетняя динамика численности крупных млекопитающих в Сихотэ-Алинском заповеднике. Матер. междунар. совещания. М. С. 161–162.
- Заумислова О. Ю., 2005. Экология кабана в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток. С. 83–96.
- Золотарев Н. Т., 1936. Млекопитающие бассейна р. Иман (Уссурийский край). М.—Л. 133 с.
- Зырянов А. Н., 1975. Дикie копытные животные заповедника «Столбы» // Вопросы экологии. Тр. гос. запов. «Столбы». Вып. 10. Красноярск. С. 224–338.
- Зырянов А. Н., 1985. Особенности развития популяций копытных в условиях заповедного режима // Социально-экономические и экологические аспекты совершенствования деятельности заповедника. М.: Россельхозиздат. С. 92–99.
- Егоров О. В., 1965. Дикie копытные Якутии. Якутск. 257 с.
- Изменения климата — 2001. Обзор состояния и тенденции изменения климата России. 2002. М. (<http://climate.mecom.ru/climate/bulletins/2001/index.html>).
- Искьян К., 2003. Сибирь на продажу // Экология и бизнес. № 3. С. 16–17.
- Капланов Л. Г., 1948. Тигр, изюбрь, лось. М. С. 128.
- Катастрофы в истории Земли: новый униформизм, 1986. М. 471 с.
- Колесников Б. П., 1938. Растительность восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня // Труды Сихотэ-Алинского заповедника. Т. 1. С. 19–27.
- Колобаев Н. Н., Подольский С. А., Дарман Ю. А., 2000. Влияние Зейского водохранилища на наземных позвоночных (амфибий, рептилий, млекопитающих). Благовещенск. 216 с.
- Коньков А. Ю., 1995. Характер изменения растительности в Лазовском заповеднике в связи с интенсивным выпасом пятнистого оленя // Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий Российского Дальнего Востока. Владивосток. С. 176–179.
- Короткий А. М., 2002. Климатические смены и пути формирования лесных формаций на Дальнем Востоке — интерпретация спорово-пыльцевых данных // Исследования и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток. 271 с.
- Короткий А. М., Коробов В. В., Шарников В. В., 2005. Влияние аномальных процессов и явлений на состояние растительного покрова в четвертичное время // Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока. Мат-лы Междунар. науч. конф. Владивосток. С. 16–31.
- Костоглод В. Е., 2006. Волк. Медведи // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника (2-е издание). Владивосток. С. 308–315.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. 2001. М. 864 с.
- Кривошапкин А. А., 2003. Современное состояние популяций кабарги в Якутии // Териофауна России и сопредельных территорий. М. С. 182–183.
- Крылов Т. В., Таланцев Н. К., Козакова Н. Ф., 1983. Кедр. М. 216 с.
- Кузнецов Г. В., 2006. Млекопитающие Вьетнама. М.: изд-во КМК. 420 с.
- Кузякин В. А., 1972. Экстраполяция в учетах охотничьих животных // Охотоведение. М. С. 281–298.
- Кучеренко С. П., 1980. Дальневосточная кабарга // Охота и охотн. хоз-во. № 5. С. 14–16.

- Лавов М. А., 1978. О причинах изменения ареалов и численности охотничьих зверей в сибирской тайге // 2-й съезд Всесоюз. териол. общ-ва. М. С. 250–251.
- Лебедев А., 2003а. Бикин — земля удэгейская // Экология и бизнес. № 3. С. 10–11.
- Лебедев А., 2003б. Виновата ли тайга? Или экология по-тернейски // Экология и бизнес. № 3. С. 2–3.
- Лебедев А., 2005. Слышать голос природы // Экология и бизнес № 3. С. 10–13.
- Лобанов П. Н., 1970. Особенности размещения, структуры и воспроизводства популяции кабарги в Восточном Саяне // Экология. № 6. С. 94–99.
- Лобанов П. Н., 1975. Состояние популяции кабарги в Восточном Саяне // Копытные фауны СССР. М. С. 110–111.
- Ломанов И. К., 1995. Закономерности динамики численности и размещения населения лося в Европейской части России. М. С. 1–60.
- Ломанов И. К., 1999. Многолетние колебания численности охотничьих млекопитающих в Европейской части России / VI Съезд териол. общ-ва. Тезисы докладов. М. С. 143.
- Лю Чжисяо, Шэн Хэлинь, 2002. Влияние изоляции и фрагментации местообитаний на популяцию альпийской кабарги // Экология. № 2.
- Любарский Л. В., Соловьев К. П., 1969. Об усыхании елово-пихтовых лесов Приморья и Приамурья // Тр. ДальНИИЛХ. Хабаровск. Вып. 4. С. 84–105.
- Майорова Л. А., 2005. Усыхание пихтово-еловых лесов в Приморье // Результаты охраны и изучения природных комплексов Сихотэ-Алиня. Владивосток. 516 с.
- Манько Ю. И., Гладкова Г. А., Бутовец Г. Н., 2002. Основные черты динамики темнохвойных лесов Северного Приморья // Динамика и состояние лесных ресурсов Дальнего Востока. Мат-лы рег. конф. Хабаровск. С. 36–43.
- Материалы межхозяйственного охотустройства Хабаровского края (пакет отчетов) // Исполн. Даренский А. А., Дунищенко Ю. М., Соловей А. А., Патюков А. А., Голубь А. М., Гнилокостова В. И. Хабаровск: ДВФ ВНИИОЗ РАСХНИЛ, 1997 (цит. по: Шереметьев, Прокопенко, 2005).
- Матюшкин Е. Н., 1974. О взаимоотношениях харзы (*Martes flavigula* Bodd.) и кабарги (*Moschus moschiferus* L.) в Среднем Сихотэ-Алине и история формирования их биоценотической связи // Териология. Вып. 2. Новосибирск. С. 227–252.
- Матюшкин Е. Н., 2005. Избранные труды. М. 660 с.
- Матюшкин Е. Н., Зайцев В. А., 2006. Рысь // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника (2-е изд.). Владивосток. С. 333–335.
- Матюшкин Е. Н., Кулешова Л. В., 2001. Всемирное наследие в системе охраняемых природных территорий России. М. 214 с.
- Микелл Д. Г., Мурзин А. А., Хетте, 2004. Пожары и их влияние на популяцию дальневосточного леопарда на юго-западе Приморского края. Владивосток. 33 с.
- Микелл Д. Дж., Стивенс Ф. А., Гудрич Дж. М., Смирнов Е. Н., Заумыслова О. Ю., Мысленков А. И., 2005. Тигр и волк в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике: конкуренция и влияние двух хищников на популяции жертв // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП. С. 146–155.
- Насимович А. А., 1955. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М. С. 402–1965.
- Наумов Н. П., 1963. Экология животных. М. 618 с.
- Наумов Н. П., 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 46. Вып. 10. С. 1470–1486.
- Ошмарин П. Г., Пикунов Д. Г., 1990. Следы в природе. М. 295 с.
- Паллас П. С., 1773. Путешествие по разным провинциям Российского государства. СПб. Кн.1. 551 с.; кн. 2. 297 с.
- Паничев А. М., 1990. Литофагия в мире животных и человека. М. 224 с.
- Паничев А. М., 1995. Геоэкологическое районирование и стратегия охраны природных комплексов долины реки Бикин // Зов тайги. № 3(20). С. 13–17.
- Пантелеев П. А., 1966. О системе популяций у грызунов // Жур. общ. биол. Т. XXVII. № 3. С. 313–322.
- Подольский С. А., 1996. Кабарга (*Moschus moschiferus* L.) на севере Амурской области: основные тенденции антропогенных воздействий // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. М. С. 272–279.
- Подольский С. А., Игнатенко С. Ю., Дарман Ю. А., Антонов А. И., Игнатенко Е. В., Кастрикин В. А., Былков А. Ф., Парилов М. П., 2004. Проблемы охраны и изучения диких животных в зоне влияния Бурейского гидроузла. М. 132 с.
- Подольский С. А., Красикова Е. К., Червова Л. В., Кострикин В. А., 2006а. Кабарга в зоне влияния Зейского водохранилища. Естественные климатические и антропогенные факторы динамики численности и пространственного распределения // Биогеография. Материалы

- Московского центра Русского географического общества. Вып. 13. М. С. 74–87.
- Подольский С. А., Кострикин В. А., Красикова Е. К., Червова Л. В., Кремнев Д. М., 2006б. Естественные климатические и антропогенные факторы динамики численности и пространственного распределения кабарги в зоне влияния Зейского водохранилища // Влияние изменений климата на экосистемы бассейна р. Амур. М.: WWF России. С. 82–91.
- Приходько В. И., 1979а. О мечении секретом кожных желез носовой области у кабарги *Moschus moschiferus* L. // Всесоюз. совещ. по химической коммун. животных. М. С. 151–153.
- Приходько В. И., 1979б. «Бедренная» железа и ее роль в обонятельном поведении кабарги // Первое Всесоюз. совещ. по химич. коммуникации животных. М. С. 150–151.
- Приходько В. И., 1983а. Самцы-сателлиты и их роль в группировках кабарги // Поведение копытных в сообществах. М. С. 155–156.
- Приходько В. И., 1983б. Сахалинская кабарга // Красная книга РСФСР. М. С. 103–105.
- Приходько В. И., 1984. Поведение и внутривидовая структура кабарги (*Moschus moschiferus* L.). Автореф. дисс. канд биол. наук. М. ИЭМЭЖ АН СССР.
- Приходько В. И., 1986. Половая структура и детская смертность у кабарги // Тезисы докл. 4-го Всесоюз. териол. общества. М. Т. 1. С. 322–323.
- Приходько В. И., 1992. Питание и пищевое поведение кабарги // Поведение и коммуникация млекопитающих. М. С. 42–76.
- Приходько В. И., 1997. Нужна программа спасения кабарги // Охота и охотн. хоз-во. № 1. С. 4–6.
- Приходько В. И., 1999. О ресурсах и охране кабарги в России // 6-й Съезд териологического общества. М. С. 205.
- Приходько В. И., 2000. Дальневосточная кабарга в опасности // Охота и охот. хоз-во. № 12. С. 8–11.
- Приходько В. И., 2001. Сахалинская кабарга // Красная книга Российской Федерации. М. 863 с.
- Приходько В. И., 2003. Кабарга. Происхождение, систематика, экология, поведение и коммуникация. М. 443 с.
- Приходько В. И., 2004. Закономерности роста и развития кабарги *Moschus moschiferus* (*Artiodactyla*) // Зоол. журн. Т. 83. № 2. С. 252–260.
- Проект организации и ведения заповедного хозяйства Сихотэ-Алинского государственного заповедника на 1980–1999 гг. Минск, 1980.
- Пчелкин А. В., 1981. Лишайники-эпифиты некоторых лесообразующих пород Сихотэ-Алинского заповедника // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л. Т. 4. С. 86–93.
- Ралль Ю. Н., 1949. Динамическая плотность грызунов и методы ее изучения // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. 1945. Т. 50. Вып. 5/6.
- Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника (2-е изд.). 2006. Владивосток. 434 с.
- Русанов Я. С., 1986. Основы охотоведения. М. 160 с.
- Рыбачук В. Н., 1987. Влияние вырубок и гарей на пространственную и временную структуру населения копытных // Сихотэ-Алинский биосферный район. Владивосток. С. 100–109.
- Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны (отв. ред. Матюшкин Е. Н., Вайсфельд М. А.), 2003. М. 523 с.
- Салмин Ю. А., 1972. Образ жизни уссурийской кабарги в центральной части Сихотэ-Алиня // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 27. Вып. 4. С. 30–42.
- Скирина И. Ф., 1985. Лихенофлора пихтово-еловых лесов с тисом на восточных склонах Среднего Сихотэ-Алиня // Сихотэ-Алинский биосферный район. Владивосток. С. 21–27.
- Скирина И. Ф., 2005. Лишайники Сихотэ-Алинского заповедника // Результаты охраны и изучения природных комплексов Сихотэ-Алиня. Владивосток. С. 312–315.
- Собанский Г. Г., 1992. Копытные Горного Алтая. Новосибирск. 256 с.
- Соколов В. Е., 1973. Кожный покров млекопитающих. М. 487 с.
- Соколов В. Е., Данилкин А. А., Дуламцэрэн С., 1982. Современное распространение и численность лесных копытных в Монголии // Зоологические исследования в МНР. М. С. 37–56.
- Соколов В. Е., Каган М. З., Васильева В. С. и др., 1983. Основные липидные компоненты препуциальной железы кабарги // Докл. 2-го Всесоюз. совещ. по хим. коммун. животных. М.: Наука. С. 69–70.
- Соколов В. Е., Каган М. З., Васильева В. С. и др., 1986. Основные компоненты секрета препуциальной железы кабарги // Химическая коммуникация животных. М.: Наука. С. 302–310.
- Соколов В. Е., Орлов В. Н., Чудиновская Г. А., Приходько В. И., 1980. Кариологический анализ кабарги // Докл. 2-го Всесоюз. совещ. по копытным СССР. Копытные фауны СССР. М. С. 46–47.

- Соколов В. Е., Приходько В. И., 1979а. Мечение территории самцами кабарги (*Moschus moschiferus* L.) хвостовой железой // Докл. АН СССР. Т. 246, № 4. С. 1016–1019.
- Соколов В. Е., Приходько В. И., 1979б. Ольфакторное распознавание пола и особей одного пола у кабарги // I Всесоюз. совещ. по химич. коммуникации животных. М. С. 169–170.
- Соколов В. Е., Приходько В. И., 1982. Социальная организация популяции кабарги // Тез. докл. III Всесоюз. съезда териол. общ-ва. М. С. 178–179.
- Соколов В. Е., Приходько В. И., 1983. Роль запаха экскрета хвостовой железы самцов кабарги (*Moschus moschiferus* L.) в активации территориальной агрессии // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 5. С. 771–781.
- Соколов В. Е., Приходько В. И., 1989. Индуцирование эструса у самок кабарги (*Moschus moschiferus* L.) выделениями препуциальной железы самцов // Докл. АН СССР. Т. 305. № 4. С. 1020–1023.
- Соколов В. Е., Приходько В. И., 1997. Систематика кабарги (Artiodactyla, Mammalia). Сообщ. I // Известия АН. Сер. биол. № 6. С. 677–687.
- Соколов В. Е., Приходько В. И., 1998. Систематика кабарги (Artiodactyla, Mammalia). Сообщ. II // Известия АН. Сер. биол. № 1. С. 37–46.
- Соколов В. Е., Приходько В. И., Смирин В. М., 1980. Позы и выразительные движения в поведении кабарги (*Moschus moschiferus* L.). Сообщ. I // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 12. С. 1875–1884.
- Соколов В. Е., Приходько В. И., Смирин В. М., 1981. Позы и выразительные движения в поведении кабарги (*Moschus moschiferus* L.). Сообщ. II // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 10. С. 1553–1561.
- Соколов В. Е., Приходько В. И., Собанский Г. Г., 1988. Распространение кабарги на Алтае и структура ее пространственных группировок // Зоол. журн. Т. 67. № 1. С. 11–122.
- Соколов В. Е., Приходько В. И., Чернова О. Ф., Степанова Л. В., 1984. Голенные железы и реакция на запах ее экскрета у кабарги // Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. М. С. 64–81.
- Соколов В. Е., Приходько В. И., Чернова О. Ф., Степанова Л. В., 1986. Носовые железы кабарги (*Moschus moschiferus* L.) и их роль в индивидуальном распознавании особей // Химич. коммуникация животных. М. С. 9–10.
- Соколов Г. А., 1979. Млекопитающие кедровых лесов Сибири. Новосибирск. 256 с.
- Соколов И. И., 1959. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla). Фауна СССР. Млекопитающие. М.—Л. Т.1. Вып. 3. 640 с.
- Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 1998–1999 гг. 2000. М.
- Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2000–2003 гг. 2004. М. 212 с.
- Список животных и растений, подпадающих под действие СИТЕС. 1998. М. 185 с.
- Справочник охотпользователя и охотника Приморского края. 2000. Т. 1. Владивосток: Далькнига. 144 с.
- Стивенс Ф. А., Заумыслова О. Ю., Мысленков А. И., Хейвард Г. Д., Микелл Д. Дж., 2005. Анализ многолетней динамики численности копытных в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток. С. 113–125.
- Суворов Е. А., 2003. Заповедное Приморье (3-е изд.). Владивосток. 520 с.
- Тавровский В. А., Егоров О. В., Кривошеев В. Г. и др., 1971. Млекопитающие Якутии. М. 650 с.
- Таранков В. И., 1974. Микроклимат лесов Южного Приморья. М. 224 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. Н., 1973. Очерк учения о популяции. М. 277 с.
- Устинов С. К., 1961. Территориальное и стациональное распределение кабарги на Баргузинском хребте // Тр. Баргуз. заповедника. М. Вып. 3. С. 155–168.
- Устинов С. К., 1965. Кабарга // Охота и охотн. хоз-во. № 5. С. 21–22.
- Устинов С. К., 1967. Биология кабарги в связи с ее промысловым использованием. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М.: Моск. ветерин. акад. 17 с.
- Устинов С. К., 1969. Зимнее питание кабарги (*Moschus moschiferus* L.) на Восточном Саяне // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 10. С. 1558–1563.
- Устинов С. К., 1971. Географические особенности некоторых сторон биологии кабарги // Изв. Вост.-Сибирск. отд. геогр. общ-ва СССР. Т. 8. С. 101–107.
- Устинов С. К., 1978. Кабарга // Крупные хищники и копытные звери. М. С. 230–255.
- Утенкова А. П., Флягина И. А., Смирнов Е. Н. и др., 1983. Структура и функционирование экосистем кедровников Сихотэ-Алинского биосферного заповедника // Охраняемые территории Советского Союза, их задачи и некоторые итоги исследований. М. С. 209–222.
- Фадеев Р., 2005. Чтобы доверие было взаимным // Экология и бизнес. № 3. С. 14–15.
- Флеров К. К., 1930. К систематике и географическому распространению кабарги (*Moschus moschiferus* L.) // Ежегодник Зоол. музея Акад. наук СССР. Т. XXXI. Вып. 1. С. 1–20.

- Флеров К. К., 1952. Кабарги и олени // Фауна СССР. № 55. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 1. М.—Л. 256 с.
- Флягина И. А., 1982. Лесовозобновление в кедровых лесах на восточных склонах Сихотэ-Алиня. Владивосток. 180 с.
- Формозов А. Н., 1946. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц, М. С. 14–952.
- Холодова М. В., 1989. Потребление и усвоение кормов дикими жвачными умеренных зон. Автореф. дис. канд. биол. наук. М. 17 с.
- Цалкин В. И., 1947. Систематика кабарги (род *Moschus* L., 1758) // Гептнер В. Е., Цалкин В. И. Олени СССР. М. С. 120–176.
- Челинцев Н. Г., 2000. Математические основы учета животных. М. 431 с.
- Шамыкин В. Д., 1947. Млекопитающие Сихотэ-Алинского заповедника. Отчет 1947 г. 459 с.
- Шапошников Ф. Д., 1956. Материалы к экологии кабарги северо-восточного Алтая // Зоол. журн. Т. 35. Вып. 7. С. 1084–1093.
- Шварц С. С., 1967. Популяционная структура вида // Зоол. журн. Т. 46. № 10. С. 1456–1469.
- Швецов Ю. Г., 1980. Кабарга у южной границы североазиатской части ареала // Копытные фауны СССР. М. С. 114.
- Шейнгауз А. С., Каракин В. П., Тюкалов В. А., 1996. Лесной комплекс российского Дальнего Востока: ситуационный анализ. Хабаровск—Владивосток. 63 с.
- Шереметьев И. С., Прокопенко С. В., 2005. Экология питания парнокопытных юга Дальнего Востока. Владивосток. 167 с.
- Шилов И. А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М. 261 с.
- Шиятов С. Г., Мазена В. С., Моисеев П. А., Братухтина М. Ю., 2001. Изменения климата и их влияние на горные экосистемы национального парка «Таганай» за последнее столетие // Влияние изменений климата на экологию охраняемых природных территорий России: Анализ многолетних наблюдений. М. С. 16–31.
- Шмальгаузен И. И., 1968. Факторы эволюции. М. С. 7–451.
- Щербаков А. Н., 1953. Кабарга, ее экология и хозяйственное использование. Автореф. канд. диссерт. М. 28 с.
- Bart W. N., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. of Mammalogy. V. 24. N 3. P. 346–352.
- Bistra R. B., Shrestha M. N., Kattel B., 1979. Domestication of the dwarf musk deer *Moschus berezovski* in China // Kathmandu: National Parks and Wildlife Conservation office (unpub. report) (цит. по: Приходько, 2003).
- Crow J. F., Aoki K., 1984. Group selection for polygenic behavioral trait: Estimating the degree of population subdivision. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 81. P. 6073–6077.
- Deer. 1998. Compiled McCarthy A., Blouch R., Moore D.; ed. C. Wemmer, R. Blouch, D. Moore. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN Publication Services Unit. Smithsonian National Zoological Park. 107 p.
- Do J. C., Kitatsuji E., Yoshii E., 1975. Study on the components of musk. I. Ether soluble components // Chem. Pharm. Bull. V. 23. N 3. P. 629–635.
- Dobzhansky T., Wright S., 1947. Genetics of natural populations. XV. Rate of diffusion of a mutant gens through a population of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 32. P. 303–324.
- Frenkin I. R., 1980. Evolutionary change in small population // Conservation Biology: Evolutionary-ecological Perspective. Sunderland, Mass: Sinauer Associates. P. 135–150.
- Gaston A. J., Garson P. J., Hunter M. L., 1983. The status and conservation of forest wildlife in Himachal Pradesh, Western Himalayas // Biological Conservation. V. 27. P. 291–314.
- Green M. J. B., 1985. Aspect of the ecology of the Himalayan musk deer: Ph. D. dissert., Cambridge Univ. Press. P. 280.
- Green M. J. B., 1986. The distribution, status and conservation of the Himalayan musk deer (*Moschus chrysogaster*) // Biological conservation. 35. P. 47–375.
- Green M. J. B., 1987a. Some ecological aspects of a Himalayan population of musk deer // The biology and management of the Cervidae. Smithsonian Institution, Washington DC. P. 307–319.
- Green M. J. B., 1987b. Diet composition and quality in Himalayan musk deer on fecal analysis // J. of Wildlife Manag. 51. P. 880–892.
- Green M. J. B., 1987c. Ecological separation in Himalayan ungulates. J. of Zoology. V. 1. P. 693–719.
- Green M. J. B., 1987d. Musk production from musk deer // Wildlife production system. Cambridge: Cambridge University Press. P. 401–409.
- Harris R. B., Cai G., 1993. Autumn home range of musk deer in Baizha Forest, Tibetan Plateau // J. Bom. Nat. Hist. Soc. V. 90. N 3. P. 430–436.
- Hediger H., 1961. Tierpsychology in Zoo und in Zirkus. Basel. 430 s.
- Kang S., Phipps M., 2003. A Question of Attitude: South Korea's Traditional Medicine Practitioners and Wildlife Conservation. TRAFFIC East Asia, Hong Kong.
- Kattel B., 1990. Ecology and conservation of the Himalayan musk deer in Nepal // Intern. Congress of Ecology Wildlife Conservation Symp. Yokohama. P. 26.

- Kurt F., 1978. Kashmir deer (*Cervus elaphus han-gul*) in Dachigam // Threatened deer. Morges, IUCN. P. 87–108.
- Lee T. H., 1995. Measure and current usage status in Korea of medicine made with endangered species // Proceedings of the Seminar on International Trade in Endangered Wild Fauna and Flora. TRAFFIC East Asia. Ministry of Environment and Ministry of Health and Welfare, Seoul, Republic of Korea (цит. по: Без лицензии..., 2004).
- Levins R., 1970. Extinction. Some Mathematical Question in Biology // American Mathematical Soc., Providence, Rhode Island. P. 75–108.
- Lydekker R., 1877. Notes on the Mammalian Fauna of the Ward and Upper China alleus // J. Asiat. Soc. Bengal. V. XLVI (цит. по: Цалкин, 1947).
- Mani M. S., 1974. Biogeography of the Himalaya // Ecology and biogeography of India (M. S. Mani and W. Junk, eds.). B. V. Publishers. The Hague. P. 664–681.
- Maruyama T., 1977. Stochastic problems in population genetics. Lecture notes in Biomathematics. V.17. Berlin: Springer Verlag.
- Milne-Edwards A., 1864. Recherches sur la fatile des Chevrotains // Ann. Sc. Nat. Zool. Ser. V. II (цит. по Цалкин, 1947).
- Miquelle D. G., Merrill T. W., Dunishenko Y. M., Smirnov E. N., Guigley H. B., Pikunov D. G., Hornocher M. G., 1999. A habitat protection plan for the Amur tiger developing political and ecological criteria for a viable land-use plan // Ruding the Niger. Cambridgt University Press. Edinburg. P. 293–295.
- Noble G. K., 1939. The role of dominance in the life of birds // Auk. N. 56. P. 263–273.
- Prihodco V. I., Ovsjanikov N. G., 1998. Does the musk deer have a future in Russia // J. Russian Conservation News. N. 29. P. 33–35.
- Roberts T. J., 1977. The mammals of Pakistan // Ernest Benn Limited Publishers, L. and Tonbridge.
- Sathyakumar S., Prasad S. N., Walker S., 1993. Status of captivity Himalayan forest musk deer *Moschus chysocaster* in India // Int. Zoo Yearbook. Zoological Society of London. N 32. P. 32–38.
- Senner J. W., 1980. Inbreeding depression and the survival of zoo populations // Conservation Biology: Evolutionare-ecological Perspective. Mass: Sinauer Associates, Sunderland. P. 209–244.
- Seton E. T., 1909. Life-histories of northern animals. N. Y. City.: Charles Scribner's Sons. V. 2. P. 677–1267.
- Sheng H.-L., 1992. The deer in China // East China Normal University Press, Shanghai. P. 2–88.
- Shi L., Ma K., 1986. The mitotic and synaptenemal karyotypes of the musk deer *Moschus berezovskii* F. // Mamm. Chromosome Newslett. V. 27. N 1–4. P. 103–108.
- Su B., Wang Y.-X., Lan H., Wang W., Zhang Y., 1999. Phylogenetic study of complete cytochrome b genes in musk deer (Genus *Moschus*) using museum samples // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 12. N 3. P. 241–249.
- Tembrock G., 1972. Tierpsychologie. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. 112 s.
- Tinbergen N., 1952. The Study of Instinct. Oxford Clarendon Press. 28 p.
- Wilson E. O., 1970. Chemical communication within animal species // Chemical ecology. N.Y. L. Acad. Press. P. 133–155.
- Yu D., Das B. C., 1983. Structure of hydroxymuscopiridine A and hydroxymuscopiridine B, two new constituents of musk // Planta Med. V. 49. N. 3. P. 183–184.
- Zheng S. W., Pi N. L., 1979. A study of the ecology of *Moschus sifanicus* // Acta Zoologica Sinica. N 25. P. 176–186.

SUMMARY

Zaitsev V. A. The musk deer: ecology, population dynamics and conservation prospects. Moscow: Biodiversity Conservation Center, 2006. 120 p.

In Russia, a decrease in the number of musk deer takes place. This species is subjected to severe extermination. The book contains data on population dynamics of musk deer in Russia. Determination of the total number of musk deer involves certain methodological problems. Thus, the estimates obtained by different authors may differ up to 36 times from one another. In 1990–2006, the intensity of musk deer exploitation generally corresponded to the situation observed in 1910–1920. Unstable economic conditions and possibility for illegal trading with countries of the Asian–Pacific region are the major reasons for the high load of irregular hunting on musk deer. In the Sikhote-Alin area, as well in other regions of Siberia and the Far East, the population of musk deer has decreased considerably in the recent decades. The pattern of musk deer distribution within its area has become fragmented.

Our studies were performed in game areas and in the reserves. Special methods were used to register the numbers of musk deer. The behavior of musk deer was studied with the use of the animals that were accustomed to a researcher in the natural environment. These animals allowed a researcher to approach to them at a distance of 1.5–10 m without changing their behavior. Observations over such animals were conducted in the Sikhote-Alin Reserve in 1974–1983 and continued in 2004–2006. The modern taxonomy of musk deer, the characterization of its typical habitats and food chains and the influence of food supplies (mainly, the supplies of epiphytic lichens of the *Usnea*, *Evernia* and *Bryoria* genera) on the density and structure of musk deer populations are considered in the book. Data on the spatial, sexual and age structures of musk deer populations are discussed. The specificity of the behavior of musk deer in different parts of its area, the location of particular populations, and the hierarchy of spatial groupings of musk deer (large geographic populations, metapopulations, parcellas) are analyzed. The mech-

anisms regulating the size of habitats of particular animals (bucks, cows, and fawns), the formation of compact animal groups, the relationships between the animals in the groups, and the means to maintain the social relationships within the groups are shown. The mechanisms regulating the distribution of musk deer and the population density of this species are outlined; the population dynamics of musk deer and the reasons for a decrease in the population of musk deer in the recent decades are discussed.

The reproductive potential of musk deer in the natural environment is very considerable. The numbers of musk deer in different parts of the reserved area change asynchronously, which may be related to difference in climatic conditions of particular areas. After the abnormally dry years, the amount of epiphytic lichens — the main food of musk deer — decreases. However, the total amount of lichens and other food supplies of musk deer in forests exceeds the limit necessary to support the musk deer population. It is probable that a decrease in food reserves and a parallel decrease in the population density of musk deer in the Sikhote-Alin region are induced by some external (for a given ecosystem) factor, which serves as a trigger. There is no direct and immediate relationship between the trigger and the musk deer depopulation. For example, the death of musk deer because of diseases has been observed in the Zeya region, though no depopulation of musk deer because of the natural reasons has taken place in other protected areas. The population density of marten (*Martes flavigula*) — the main predator for musk deer in the Sikhote-Alin region — has decreased much more considerably than the population density of musk deer. The population density of lynx (*Lynx lynx*) in this region is relatively small. The effect of sable (*Martes zibellina*) on the steady decrease in the musk deer population has not been proved. In game areas, the main reason for the decrease in the number of musk deer is the intensive and irregular hunting and the destruction and deterioration of musk deer habitats by extensive forest fires and tree felling. The numbers and areas of forest fires induced by humans (including arsons aimed at further cutting of forests) have increased considerably in the past two decades.

The recent depopulation of musk deer has also been accompanied by changes in the sexual and age structures of the population: the portion of cows has decreased, as well as the portion of fawns and the number of reproductive (harem) aggregations of musk deer. At the same time, the spatial structure of parcellas groupings of musk deer in the Sikhote-Alin Reserve has been relatively stable within the last three decades and more. During this period, only a small part of coniferous forests has been completely destroyed by fires in the reserve. The number and area of forest fires beyond the reserve are much greater. The numbers of particular groups of musk deer in the reserve have changed by no more than 1.5 times. The population density of musk deer in the Reserve exceeds that in game areas by four-ten times. It is important that exchange of musk deer animals between the Reserve and the surrounding territories has decreased considerably.

A recent decrease in the musk deer population began in 1990–1991, mainly because of uncontrolled hunting. This factor is responsible for up to 75–80% of the recent depopulation of musk deer within the unprotected territory. The season of 2004–2005 was especially unfavorable for musk deer in the Sikhote-Alin region: the numbers of particular populations of musk deer decreased by almost two times in that period. In fact, a steady decrease (without the periods of stabilization) in the population density of musk deer is observed in Russia since 1997. The impact of different functional groups of people on musk deer and on other animals, as well as on their habitats has been studied. In the past 20 years, the number of gatherers of cones of Korean pine (*Pinus koraiensis*) has increased considerably. They strongly affect animal habitats and are a factor of animal anxiety and stress. Forest fellers and hunters exert the most significant impact on wild animals and their habitats. The activity of timber-producing companies and cooperatives, together with fires, destroy the habitats of taiga animals and greatly affect their populations. The illegal hunting is especially active in

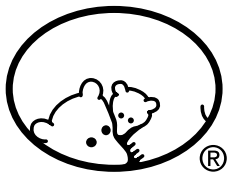
the periods of forest felling. At present, the activity of official and illegal hunters and timber-producing companies endangers the reproductive core of musk deer population. Data on the intensity of hunting in different parts of the region and at different distances from the local settlements and roads are discussed in the book. The restoration of the former population of musk deer within the preserved coniferous forests and restored forests may require several decades.

At present, there is no evidence of the threat to the mere existence of the Far Eastern subspecies of musk deer, as well as other subspecies dwelling in continental Russia. However, the decreasing number of these animals calls for urgent protection measures and additional reservation of musk deer habitats. To preserve musk deer and other taiga animals, it is necessary to stop illegal hunting and to preserve intact their habitats in mature coniferous stands. In some areas, hunting should be banned. In 2005 and 2006 musk deer hunting was restricted in Primorskii region. Earlier, it was stopped in Amur and Chita oblasts and several other regions. It is also feasible to ban hunting with the use of traps and baits. The control over illegal trade should be strengthened. It is necessary to create a network of specially protected areas aimed to preserve large groups of musk deer and their habitats used for reproduction and to enhance protection measures within the reserved areas. The Sakhalin subspecies of musk deer is strongly endangered; it is necessary to organize the Supporting of these animals in Captivity. The results of field studies and mathematical modeling have been used to determine the possibility for preservation of musk deer population in the reserved territories and the optimal area of reserved territories. The book also contains a review of traditional and new methods to register and count the population of musk deer.

This book is designed for zoologists, ecologists, and specialists in wildlife conservation and rational management of natural resources. It is illustrated with 67 figures and photos and contains 16 tables. The list of references includes 230 titles.

Оглавление

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ПРИЧИНЫ ИСТРЕБЛЕНИЯ И СОВРЕМЕННЫЙ ПРИРОДООХРАННЫЙ СТАТУС	4
РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СИСТЕМАТИКА	6
Распространение и ареал	6
Систематическое положение	9
ЭКОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ	11
Методы исследований	11
<i>Полевые исследования экологии и поведения</i>	11
<i>Характеристика способов учета численности</i>	13
Местообитания кабарги и среда обитания	17
Питание, пищедобывательное поведение	25
Плотность популяции и количество пищи	31
Структура популяции и поведение, регулирующее распределение особей и плотность населения	38
<i>Популяции и пространственная структура внутрипопуляционных группировок</i>	38
<i>Поведенческие механизмы регулирования распределения особей и плотности населения</i>	51
Воспроизводство и популяционный баланс	61
<i>Половозрастная структура, темпы воспроизводства</i>	62
<i>Взаимоотношение кабарги с хищниками</i>	64
ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ В СОВРЕМЕННЫЙ ПЕРИОД	70
Тенденции многолетнего изменения численности кабарги и их причины	70
Проблема определения численности кабарги и темпов ее снижения	73
Изменение численности и размещения кабарги на охотничьих территориях	77
Нерегулируемый промысел и его социальные причины	88
Принципы и теоретические основы охраны кабарги	94
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	100
ПРИЛОЖЕНИЕ	102
Методики учетов плотности населения кабарги	102
<i>Зимний маршрутный учет</i>	102
<i>Зимний учет на площадках с троплением</i>	103
<i>Учет кабарги по экскрементам в бесснежное время года</i>	106
ЛИТЕРАТУРА	109
SUMMARY	117



Благотворительный фонд «Центр охраны дикой природы» (ЦОДП) — российская негосударственная природоохранная организация, основанная в 1992 г. группой представителей Движения дружин по охране природы и учрежденная Социально-экологическим союзом.

Центр охраны дикой природы ориентируется на достижение практических результатов в решении социально значимых экологических проблем на территории России и сопредельных стран:

- разрабатывает и осуществляет проекты по сохранению живой природы и развитию рационального природопользования в Северной Евразии;
- оказывает информационную, методическую и консультационную поддержку природоохранным инициативам;
- способствует координации действий природоохранных организаций в России и за рубежом;
- оказывает поддержку заповедникам, национальным паркам и другим охраняемым природным территориям;
- разрабатывает механизмы благотворительного финансирования охраны живой природы.

Адрес: 117312, Москва, ул. Вавилова, д. 41, офис 2

Тел./факс: (495) 124-71-78

Электронная почта: biodivers@biodiversity.ru

Интернет: www.biodiversity.ru

* * * * *

Виталий Анатольевич Зайцев

Кабарга: экология, динамика численности, перспективы сохранения

Ответственный за выпуск: *А. В. Зименко*

Редактор: *И. В. Травина*

Корректор: *А. И. Киселева*

Компьютерная верстка: *К. А. Пахорукова*

Обложка: *Л. В. Хованская*

Подписано к печати 18.12.2006.

Формат 60×84 1/8. Гарнитура «SchoolBookC».

Бумага офсетная №1. Ризограф.

15 усл. печ. л. Тираж 300 экз.

Издательство Центра охраны дикой природы.
Россия, 117312, Москва, ул. Вавилова, д. 41, офис 2.
Тел./факс: (495) 124-71-78
<http://www.biodiversity.ru>.

Отпечатано с готового оригинал-макета.
Типография: ООО «Фирма «Испо-сервис»
101000, Москва, ул. Мясницкая, д.30/1-2, стр. 1
Тел.: (495) 235-54-52