

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/288269428>

Wolf (*Canis lupus lupus*) pack organization at the Voronezh Biosphere Reserve

Article in Зоологический журнал · January 2005

CITATIONS

12

READS

233

3 authors, including:



[Jose A Hernandez-Blanco](#)

Severtsov Institute of Ecology and Evolution

76 PUBLICATIONS 472 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[A. D. Poyarkov](#)

Severtsov Institute of Ecology and Evolution

90 PUBLICATIONS 897 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

УДК 599.742.1

ОРГАНИЗАЦИЯ СЕМЕЙНОЙ ГРУППЫ ВОЛКОВ (*CANIS LUPUS LUPUS*) В ВОРОНЕЖСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

© 2005 г. Х. А. Эрнандес-Бланко, А. Д. Поярков, В. И. Крутова

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071

Поступила в редакцию 14.04.2004 г.

Приведены данные по пространственно-временному мониторингу 24 волков (*Canis lupus lupus* (L. 1758)) двух соседних стай Воронежского заповедника. Материал собран с применением комбинации разных методик, от тропления и сканирующих маршрутов до визуальных и акустических наблюдений, в период с зимы 1996–1997 по зиму 1998–1999 гг. Все наблюдавшиеся нами волки были индивидуально опознаны при помощи метода кинологической идентификации, для чего был создан банк запахов (образцы мочи, экскрементов и крови) всех волков. В исследованиях волка эта методика использована нами впервые. Для быстрого опознавания индивидуумов непосредственно в поле мы применяли метод подометрии, основывающийся на анализе параметров отпечатков передних конечностей волков. Динамику состава волчьей стаи мы исследовали на протяжении всего периода наблюдений. Приведено детальное описание общей и внутренней структуры семейного участка волчьей стаи и трех ее пространственных субъединиц. При этом применен функционально-типологический подход к пониманию пространственной организации стаи волков. Подобная унифицированная система описания внутреннего устройства семейного участка помогает лучше понять и анализировать режим использования пространства и некоторые аспекты социальной организации волка. Прослежена динамика пространственного распределения особей разных возрастных категорий в течение годового цикла. Приведены данные по характеру и динамике персональных взаимоотношений между разными членами стаи и значения ассоциативных индексов.

Пространственная организация играет чрезвычайно важную роль в жизни любого вида млекопитающих (Наумов, 1967; Шилов, 1977). Панов (1983) назвал ее фундаментом этологической организации популяции. Однако вопросы связи пространственной, в узком смысле слова, и социальной организации остаются во многом неясны. Для понимания биологии волка (*Canis lupus lupus* (L. 1758)), жизнь которого проходит в строго упорядоченных перемещениях по семейному участку и социальная организация которого достигает высокого развития, соотнесения пространственных и социальных аспектов организации имеют большое значение.

В течение последних пятидесяти лет многие исследования затрагивали пространственную экологию волка (Murie, 1944; Pimlott, 1960; Mech, 1970; Messier, 1985, 1985a; Бибииков и др., 1985; Grande del Brío, 1988, 1991; Okarma et al., 1998; Jedrzejewski et al., 2001). В большинстве случаев к рассмотрению факторов, связанных с использованием волками пространства, исследователей приводило изучение трофического аспекта (Rausch, 1967; Mech, 1977; Peterson, 1977, 1996; Dale et al., 1994), тогда как работ, посвященных собственно пространственной организации как таковой и ее динамике, совсем немного.

Стая волков – семья, состоящая из размножающейся пары и нескольких поколений их потом-

ства, представляет собой основную форму социальной организации вида (Сабанеев, 1877; Murie, 1944). Семейная группа занимает определенный участок, размер которого может сильно варьировать в зависимости от региона, плотности популяции, кормовой базы и др. (Joslin, 1967; Mech, 1970; Zimen, 1976; Messier, 1985; Ballard et al., 1987). Члены стаи используют разные зоны семейного участка с разной интенсивностью (Adams, Davies, 1967). Уже в первых классических работах авторы обращают внимание на существование центров социальной активности стаи волков, таких как дневки (Сабанеев, 1877). В литературе делается акцент на наличие зоны повышенной активности зверей (50% встречаемости), которая получила название “ядерная зона” (Core area) (Kaufmann, 1983). Также выделяются “места встреч” (rendezvous site) (Murie, 1944) и зоны наиболее вероятного нахождения логов (den site) (Joslin, 1967). Однако структура участка значительно сложнее, и дифференцированное использование волками его частей в течение года зависит от их пола, возраста и социального статуса.

Наиболее смелая и продуктивная схема строения участка обитания волков была предложена Гранде дель Брио (Grande del Brío, 1988, 1991). На основании этой схемы и с учетом теории сигнальных биологических полей (Наумов, 1973) нами была разработана концепция структурирования семейно-

го участка волков с выделением трех пространственных субъединиц (Эрнандес-Бланко, Поярков, 1999). Их краткое описание приводится ниже.

Очаг определяется как центральная, наиболее значимая для размножающейся пары часть семейного участка, в которой располагаются логова этой пары и дневки ее прибылого потомства, что вместе со сложной сетью волчьих магистральных троп создает единый комплекс биологического сигнального поля. Очаг является постоянным центром пространственной организации пары и особенно привлекательным участком (аттрактором (Гольцман, Крученкова, 1999)) для всех членов семейной группы, поскольку освоение пространства начинается именно с него.

Жизненное пространство определяется как основная охотничья территория именно взрослой пары и их прибылого потомства в осенне-зимний сезон и как вторая ступень освоения участка обитания молодыми.

Пространственная оболочка – периферийная область семейного участка. Она представляет собой некое кольцо вокруг жизненного пространства.

Подчеркнем, что концепция пространственных субъединиц построена исходя из синтетического взгляда на пространственные и социальные аспекты жизни членов семейной группы. Временной параметр при этом обретает очень большое значение, так как в течение годового цикла меняется распределение членов группы внутри семейного участка.

Цель нашей работы – проверка применимости предложенной концепции трех пространственных субъединиц и ее эвристической значимости в выявлении внутренней структуры семейного участка стаи волков.

Задачами исследования являются:

1. Определение состава поселения волков в заповеднике.
2. Установление границ семейного участка стай.
3. Выделение пространственных субъединиц семейного участка: очаг, жизненное пространство и пространственная оболочка.
4. Описание особенностей каждой из пространственных субъединиц семейного участка и характера их использования волками.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящем исследовании применялись различные методы, которые, дополняя друг друга, способствовали объективной оценке значимости тех или иных гипотез, возникающих в ходе работы. В работе использованы следующие методы сбора полевого материала:

1. Комплекс тропления: прямое тропление и сканирующие маршруты.

2. Комплекс индивидуального опознавания особей: подометрия и кинологическая идентификация.

3. Визуальные наблюдения.

4. Метод пространственно-временных координат акустических сигналов.

Полевые исследования проводились в Воронежском государственном биосферном заповеднике (Воронежская и Липецкая области, европейская часть Российской Федерации) с 1997 г. по 1999 г. в течение восьми периодов, охватывающих весь годовой цикл волка, т.е. наиболее важные этапы, во время которых можно наблюдать изменения в динамике социальных процессов. Вся работа проводилась традиционными методами пространственной ориентации и привязки к квартальной сети заповедника. Расстояние между квартальными столбами по широте равно 500 м, по долготе 1000 м; регистрацию местоположения объектов вели с помощью квартальной сетки, при этом учитывали азимут и расстояние (определяли с помощью шагомера) до ближайших квартальных столбов. Совокупность сезонных маршрутов планировали заранее таким образом, чтобы обследовать полигон максимально равномерно.

В табл. 1 приведены данные по протяженности маршрутов, троплений и объему полученного материала в различные рабочие периоды.

Метод тропления предусматривал: “сканирование” пространства с помощью сети маршрутов и собственно тропление по следу.

Маршруты охватывали большую площадь для создания “одномоментного снимка” распределения волков в пространстве.

Собственно тропление проводили в зимний период по следам животных на снегу. При этом регистрировали параметры отпечатков, длину шага и аллюр, расположение волчьих магистральных троп, расположение экскрементов, мочевых меток и поскребов, местонахождение жертв волков. Для кинологической идентификации собирали образцы запахов экскрементов, мочевых меток, крови, отпечатков лап.

Комплекс методов индивидуальной идентификации особей

Подометрия

Параметры следов, варьируя в определенных пределах, зависят от типа субстрата, на котором они были оставлены, и аллюра. При ограниченном наборе субстратов и небольшом числе особей оценивали количественно степень перекрытия вышеупомянутых пределов признаков каждого из волков. Для оценки возможности применения подометрии с целью идентификации отдельных особей промерили большую выборку следов за-

Таблица 1. Километраж и объем полученного материала в каждый из периодов исследований в Воронежском заповеднике с 1997 по 1999 гг.

Год	Период исследований	Длина маршрутов, км	троплений всего, км	Колич. встреч*	Экскременты		Мочевые метки		Поскребы
					Учтено	КИН**	Учтено	КИН**	
1997	Январь–февраль	139.28	18.62	38	18	0	42	0	1
	Апрель–июнь	275.3	11.80	56	47	0	0	0	19
	Август–октябрь	273.30	13.20	61	46	0	0	0	41
1998	Январь–февраль	182.06	48.53	49	16	13	92	57	42
	Май–июнь	582.00	16.05	24	62	10	0	0	49
	Август–октябрь	473.00	23.00	38	78	19	0	0	52
	Декабрь	62.00	8.00	7	2	2	13	13	1
1999	Февраль–март	59.50	19.00	29	6	2	23	11	20
	Снежный период	442.84	94.15	123	42	17	170	81	64
	Период без снега	1603.56	64.05	179	233	29	0	0	161
	Всего	2046.40	158.20	302	275	46	170	81	225

* Подразумевается количество пересечений следа группировки волков или одиночного волка.

** Использован метод кинологической идентификации.

ранее индивидуально распознанных волков. Для индивидуального распознавания применяли метод кинологической идентификации, описанный ниже.

Учитывали следующие параметры следов: общую длину без когтей (L), общую ширину (A), длину (l) и ширину (a) пальмарных и плантарных подушек (все в миллиметрах), конечность (передняя, задняя, правая, левая), а также тип и состояние субстрата, приблизительное время прохода животного, местоположение. Мы ограничивались измерением следов с ясными и четкими контурами, не деформированных наклоном субстрата или изменчивыми атмосферными условиями.

Статистическая обработка полученных промеров следов разных особей с использованием критерия Манна–Уитни показала, что большинство волков заповедника достоверно ($p < 0.05$) различаются между собой даже по одному параметру (L) следа. Волков, различия между которыми по длине следа не были достоверны, мы проверяли по другим параметрам (A , l , a , пол). Таким образом, в большинстве случаев промеры следов позволяли точно идентифицировать каждого волка, чему часто способствовали и индивидуальные особенности отпечатков лап каждой особи, такие как чрезвычайно широкие ступни передних конечностей или отпечаток первого пальца передних конечностей (см. табл. 2).

Метод кинологической идентификации

Метод кинологической идентификации основан на том, что каждый зверь имеет неповторимый индивидуальный запах, и собаки, в свою оче-

редь, способны запоминать и распознавать запах конкретной особи, обнаруживаемый в различных следах жизнедеятельности. Аналогичная работа с использованием пахучих образцов на примере других видов млекопитающих проводится уже в течение ряда лет (Соколов и др., 1990). Образцы мочи волков были использованы нами впервые (Крутова и др., 1999).

Образцы запаха волков собирали в полевых условиях по унифицированной методике (Сулимов, Поярков, 2001) без прямого контакта рук с меткой. В лабораторных условиях приготовление образцов запаха для предъявления собакам и их хранение вели согласно описанной ранее методике (Крутова и др., 1999). В экспериментах применяли трех подготовленных собак породы кесхонд. Количество использованных образцов мочи и экскрементов приведено в табл. 1. Идентификацию образцов проводили двумя способами – поиском по подобию и поиском по различию (Соколов и др., 1990; Крутова и др., 1999).

На первом этапе экспериментов (57 образцов мочи) было выяснено, что данные, полученные методом кинологической идентификации, с высокой степенью точности (92%, $p < 0.05$) совпадают с данными подометрии (Крутова и др., 1999).

Визуальные наблюдения

Большая часть наблюдений проведена на Оброчном поле, традиционном месте последней дневки молодых перед освоением жизненного пространства и традиционном месте сбора стаи. Наблюдения велись за 2–3 ч до захода солнца в

Таблица 2. Данные подометрии по отпечаткам передней правой лапы волков западной и восточной стай в Воронежском заповеднике (1997–1999 гг.)

Стая	Кличка	Пол	Размер, мм		
			<i>L</i>	<i>A</i>	<i>f</i>
Восточная	Молчун	Самец	99.00 ± 0.30 (97–103)	90.00 ± 0.80 (85–98)	1.09
	Дора	Самка	86.00 ± 0.50 (81–96)	69.50 ± 1.20 (60–79)	1.24
	Мохноногий	Самец	98.60 ± 0.50 (96–106)	91.60 ± 1.20 (88–96)	1.06
	Дядя Боря	Самец	97.00 ± 1.20 (95–99)	86.00 ± 1.10 (84–88)	1.13
	Галина Герм	Самка	84.50 ± 0.40 (82–86)	67.80 ± 0.60 (66–70)	1.24
	Шестерка I	Самец	90.30 ± 0.20 (90–91)	75.00 ± 0.60 (74–78)	1.20
	Спутник	Самец	94.70 ± 0.20 (94–95)	82.40 ± 1.20 (80–85)	1.13
	Мучачо	Самец	94.50 ± 0.60 (93–96)	82.00 ± 2.30 (77–86)	1.15
	Ял	Самец	87.70 ± 0.20 (87–88)	70.70 ± 0.50 (68–72)	1.20
	Сеньорита	Самка	82.10 ± 0.60 (81–84)	58.40 ± 1.30 (53–60)	1.38
	Лука	Самка	73.70 ± 0.40 (73–75)	56.50 ± 0.80 (55–59)	1.30
	Чико	Самец	81.40 ± 1.60 (78–87)	68.00 ± 1.40 (67–74)	1.17
	Беломордый	Самец	90.30 ± 0.10 (90–91)	78.90 ± 2.00 (72–91)	1.14
	Серонос	Самец	94.00 ± 0.30 (92–95)	83.90 ± 0.90 (80–88)	1.17
	Рыжемордая	Самка	81.40 ± 0.20 (81–82)	66.20 ± 1.30 (63–70)	1.22
Западная	Лапастый	Самец	103.0 ± 0.50 (101–109)	94.6 ± 0.70 (89–96)	1.09
	Борзайка	Самка	91.1 ± 0.90 (89–92)	68.6 ± 0.30 (68–70)	1.32
	Троян	Самец	94.7 ± 0.30 (93–96)	79.0 ± 2.10 (72–88)	1.19
	Черный	Самец	87.0 ± 1.00 (86–88)	77.5 ± 1.90 (76–79)	1.15
	Шестерка II	Самец	90.6 ± 0.30 (90–92)	79.5 ± 1.30 (75–88)	1.13
		Самцы	(<i>N</i> = 700)		1.14 ± 0.01*
		Самки	(<i>N</i> = 300)		1.28 ± 0.02*

Примечание. * Достоверность различий между самцами и самками по *f*, *p* < 0.001 (критерий Манна–Уитни). *L* – общая длина без когтей, *A* – общая ширина, *f* – коэффициент Формозова ($f = L/A$). *N* для каждого индивида равно 50. Субстраты: снег, грязь и песок.

апреле 1997 г. (5 дней), августе–октябре 1997 г. (15 дней), в августе 1998 г. (4 дня), в сентябре–октябре 1998 г. (9 дней) и с 16 ч до 18 ч в феврале 1999 г. (1 день). Для регистрации информации о поведении использовали метод сплошного протоколирования с применением диктофона. Во время наблюдений особое внимание уделялось отличительным индивидуальным чертам, таким как относительный размер, окрас волосяного покрова, отношения с другими членами группировки.

Метод пространственно-временных координат акустических сигналов

Были проведены 20 полных ночных дежурств (с 17 ч до 8 ч следующего дня) в период с 31 августа по 7 октября 1997 г., 2 полных ночных дежурства (с 20 ч до 8 ч следующего дня) и 3 вечерних дежурства (с 19 ч до 23 ч ночи) в период с 21 по 30 августа 1998 г., 3 полных ночных дежурства

(с 17 ч до 8 ч следующего дня) и 6 вечерних дежурств (с 17 ч до 2 ч ночи) в период с 12 сентября по 8 октября 1998 г. Мы придерживались классификации Никольского (1989), согласно которой наиболее часто встречающийся у волка тип вокализации, вой, делится на следующие виды: предвой, одиночный вой, спонтанный семейный групповой вой, вызванный семейный групповой вой, групповой вой переярков (*subad.*). Кроме того, регистрировали как местонахождение источника звука, так и возрастную группу (*ad.*, *subad.*, *juv.*) автора звука. Эту последнюю характеристику определяли по тембру голоса животного.

Методы определения границ семейного участка

Существует множество методов определения границ индивидуальных и групповых участков (MacDonald et al., 1980). В нашей работе мы выбрали классический метод, широко применяемый

в зоологических исследованиях, – метод “минимального полигона” (Mørh, 1947; Worton, 1987). Согласно этому методу границы участка проводили по крайним точкам встреч с волками за весь исследованный период. Под встречей с волком мы подразумеваем пересечение исследователем на маршруте следа одного волка. В том случае, когда осуществлялось непосредственное тропление зверя, точку на карте, обозначающую одну встречу, ставили каждый раз при пересечении волком границ квадратов условной картографической сетки со стороной в 1 км.

Данные по неравномерности использования территории семейного участка были получены с использованием метода Кернел (Worton, 1989; Seaman, Powell, 1996). Участок стаи изображается полигонами, аппроксимирующими двумерное распределение встреч с волками (в том же понимании, что и в предыдущем методе) на плоскости, что позволяет рассчитывать вероятность плотности данного распределения, учитывая его статистический характер. Метод позволяет свободно выбирать степень вероятности встречи с животным от 95 до 5% через пятипроцентные ступени (т.е. вероятность найти животное в пределах первого полигона равна 95%, второго – 90%, третьего – 85% ... и т.д.). Количество изображаемых полигонов зависит от выбора исследователя. В нашей работе мы показывали полигоны со значениями вероятности встреч с волками 95, 80, 65, 50 и 35%. Совокупность изображенных полигонов называется кернел.

Ассоциативные индексы и “Попарно ассоциативные социограммы”

В основе метода ассоциативных индексов лежит предположение о том, что физическая близость (например, членство в одной группировке) означает социальную привязанность, а количество времени, проведенного вместе, коррелирует с силой данной привязанности (Bejder et al., 1998).

Ассоциативный индекс рассчитывается для каждой диады – пары особей – в исследуемой популяции или части популяции. В большинстве случаев диапазон индекса, по определению, находится между значением 0, т.е. данные две особи никогда не были встречены вместе, и 1 – данные две особи всегда встречались вместе. Мы остановили свой выбор на ассоциативном индексе средней взвешенности (HWI) (Cairns, Schwager, 1987), учитывая такие специфические черты нашего объекта, как образование небольших и несложных группировок. Итак, ассоциативный индекс вычисляли по следующей формуле:

$$HWI = \frac{x_{ab}}{x_{ab} + (n_a + n_b) \times 0.5},$$

где x_{ab} – количество встреч, включающих волка “А” вместе с волком “В”; n_a – количество встреч, включающих волка “А” в отсутствие волка “В”; n_b – количество встреч, включающих волка “В” в отсутствие волка “А”.

Во избежание ошибок при анализе учитывали данные только по тем встречам, в которых удалось индивидуально опознать всех особей. Для анализа социальных взаимоотношений, в отличие от пространственного распределения, определяя встречу, за единицу времени мы брали одни сутки. В данном случае при пересечении суточного хода конкретной группировки волков несколько раз, регистрировали единичную встречу.

Для каждой диады волков рассчитывали ассоциативный индекс. Полученные данные составляли в матрицу, с помощью которой проводился кластерный анализ по методу взвешенной средней связи.

В работе также применяли и другой способ иллюстрации характера ассоциаций между членами стаи – попарно ассоциативные социограммы. В таких социограммах толщина стрелок, заостренных с двух концов, соответствует количеству совместных встреч данной диады.

Программное обеспечение

Геоинформационная система была создана с помощью пакета Mapinfo 6.5 и модуля Animal movements v.2.0 для Arcview 3.2a (Hooge, Eichenlaub, 1997). Для подготовки баз данных использовали Microsoft Excel 2000 и Microsoft Access 2000. Схемы подготовили при помощи Photoshop 6 и CorelDraw 8. Статистическая обработка проведена с использованием пакета Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На территории заповедника нами были обнаружены две группы волков: Восточная и Западная. Территория Восточной стаи целиком лежит в пределах Воронежского заповедника, тогда как участок Западной стаи охватывает западную часть заповедника и выходит за его пределы на территорию лесничества, примыкающего к заповеднику с юга, и на запад в лесополосы вдоль р. Воронеж. В лесничестве работы не проводились, и эта зона участка Западной стаи точно не известна. Основное внимание в работе было сконцентрировано на изучении Восточной стаи, тогда как у Западной изучали, в первую очередь, области, примыкающие к участку Восточной стаи. В 1997 г. участки обеих стай образовывали стык в районе линии электропередач, идущей по территории заповедника, а в 1998 г. за счет экспансии Западной стаи к востоку образовалась буферная зона (Mech, 1977).

Таблица 3. Волки Восточной и Западной стай. Половозрастная структура и состав групп в период от зимы 1996–1997 гг. до весны 1999 гг.

Стая	Особь (<i>N</i> = 24)	Пол	Зима					Весна	
			1996–1997 гг. (<i>N</i> = 17)		1997–1998 гг. (<i>N</i> = 14)		1998–1999 гг. (<i>N</i> = 17)		1999 г. (<i>N</i> = 14)
			Возраст						
Восточная	Молчун	Самец	ad	+		+		+	+
	Дора	Самка	ad	+		+		+	+
	Мохноногий	Самец	ad	+		+		+	+
	Галина Герм	Самка	subad	+		+		+	+
	Спутник	Самец	subad	+		+		+	+
	Шестерка	Самец	subad	+		+		+	–
	Дядя Боря	Самец	subad	+		–		–	–
	Мучачо	Самец	juv	+		–		–	–
	Ял	Самец	juv	+		–		–	–
	Сеньорита	Самка	juv	+		–		–	–
	Лука	Самка	juv	+		–		–	–
	Чико	Самец	juv	+		–		–	–
	Беломордый	Самец	Еще не родились		juv	+		+	+
	Серонос	Самец			juv	+		+	+
	Рыжемордая	Самка			juv	+		–	–
	Фугас	Самец	Еще не родились				juv	+	–
	Мох	Самец					juv	+	–
Западная	Лапастый	Самец	ad	+		+		+	+
	Борзайка	Самка	ad	+		+		+	+
	Троян	Самец	subad	+		+		+	+
	Черный	Самец	subad	+		+		+	+
	Шестерка II	Самец	subad	+		+		+	+
	Лапась	Самец	Еще не родились				juv	+	+
	Борзай	Самец					juv	+	+

Примечание. ad – взрослый, subad – переярок, juv – приплод, (+) – встречен на семейном участке стаи, (–) – не встречен на семейном участке.

Состав группы

В общей сложности в Воронежском заповеднике были учтены и идентифицированы 24 волка, из них 18 самцов и 6 самок (см. табл. 3).

Семейный участок и его внутренняя структура

Семейные участки обеих стай волков с выделенными пространственными субъединицами приведены на рис. 1. Общая площадь семейного участка Восточной стаи составляла в 1997 г. 146.1 км², а в 1998 – 167.4 км². Увеличение семейного участка связано, вероятно, с увеличением подвижности взрослых из-за нетипичного репродуктивного сезона (см. ниже). На рис. 2 приведены границы семейного участка, определенные по методу “минимального полигона”, в сравнении с полигонами

аппроксимации вероятностей встреч с волками, полученных методом кернел.

Ниже приводится описание пространственных субъединиц семейного участка Восточной стаи.

Очаг

В 1997 г. очаг составлял 6.6% от площади семейного участка, в 1998 – 5.8%. В нашем конкретном случае одна из наиболее интересных особенностей очага состоит в асимметричности его расположения по отношению ко всему семейному участку. Он находится на северо-восточной окраине жизненного пространства и всего в двух километрах от села Б. Приваловка. Приблизительно треть очага расположена в пойме р. Усмани, остальная его часть занимает область с хорошо выраженным рельефом, где представлены почти все

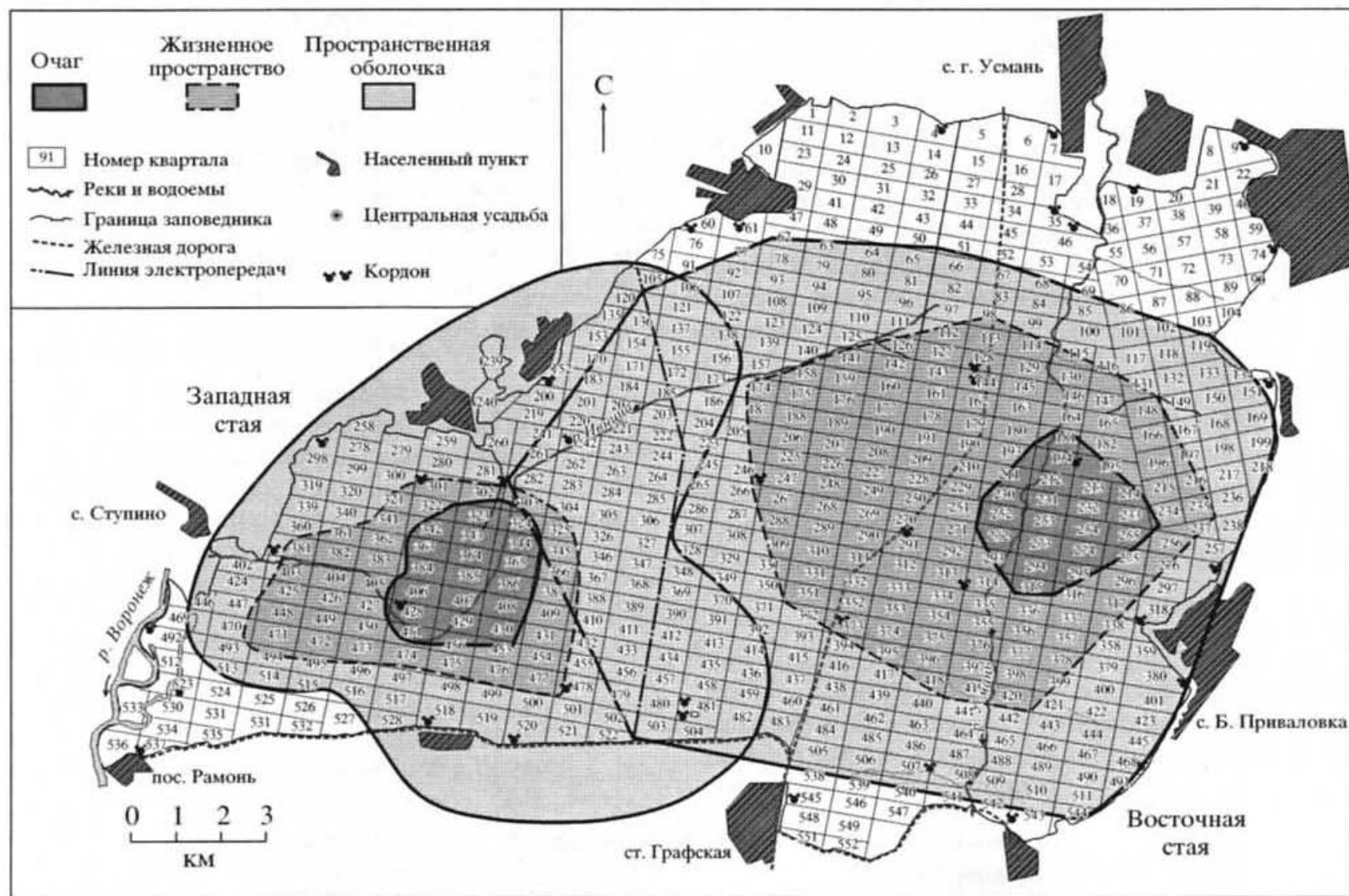


Рис. 1. Структура семейных участков Восточной и Западной стай волков в Воронежском биосферном заповеднике (1998 г.).

растительные сообщества, имеющиеся на территории заповедника. Были обнаружены три логова, которые самка использовала в течение периода размножения в 1997 г. В 1997 г. нами найдены две дневки: на границе поймы Усмани, в районе Ледовских полей и на границе Оброчного поля. Первая дневка находилась выше поймы на 8 м, на границе первой и второй террас Усмани, причем часть ее была расположена на склоне речной долины. Густой бурелом, окружавший дневку, делал ее скрытной. Видимость не превышала 30 м. Ближайший водопой находился в 30 м, к нему волки проложили одну из многочисленных троп, которые образовывали густую сеть внутри и вне дневки. Судя по небольшому количеству костных останков, найденных на первой дневке, она использовалась недолгое время. Последняя дневка располагалась на северо-западном краю Оброчного поля. Часть дневки была заключена между русел двух ручьев и заболоченным лесом. Другая часть переходила в луг, где имелись лежки, поковки, костные останки кабанов, а также сеть волчьих троп. Дневка имела удлиненную форму, ее компоненты (игровые площадки, лежки, тропы) распределялись по достаточно большому участку 300 м длиной и 50 м шириной и активно ис-

пользовались подросшими прибылыми (4–5 мес). Последняя дневка использовалась в период с середины августа по 5 октября 1997 г., в этот день прибылые, в сопровождении взрослых и переярков, впервые перешли в жизненное пространство.

Жизненное пространство

В 1997 г. жизненное пространство составляло 26.9% от площади семейного участка, в 1998 – 32.6%. Мы определили границы жизненного пространства с помощью метода минимума, опираясь на регистрации мест охоты размножающейся пары с прибылыми. В пределах жизненного пространства отмечались зоны отдыха прибылых, где они находятся, когда не сопровождают взрослых во время охоты, в течение первой зимы. Под зоной отдыха мы понимаем конкретное место, неоднократно используемое волками.

Пространственная оболочка

В 1997 г. пространственная оболочка составляла 66.5% от площади семейного участка, в 1998 – 61.6%. Пространственная оболочка Восточной группы волков простиралась от самой

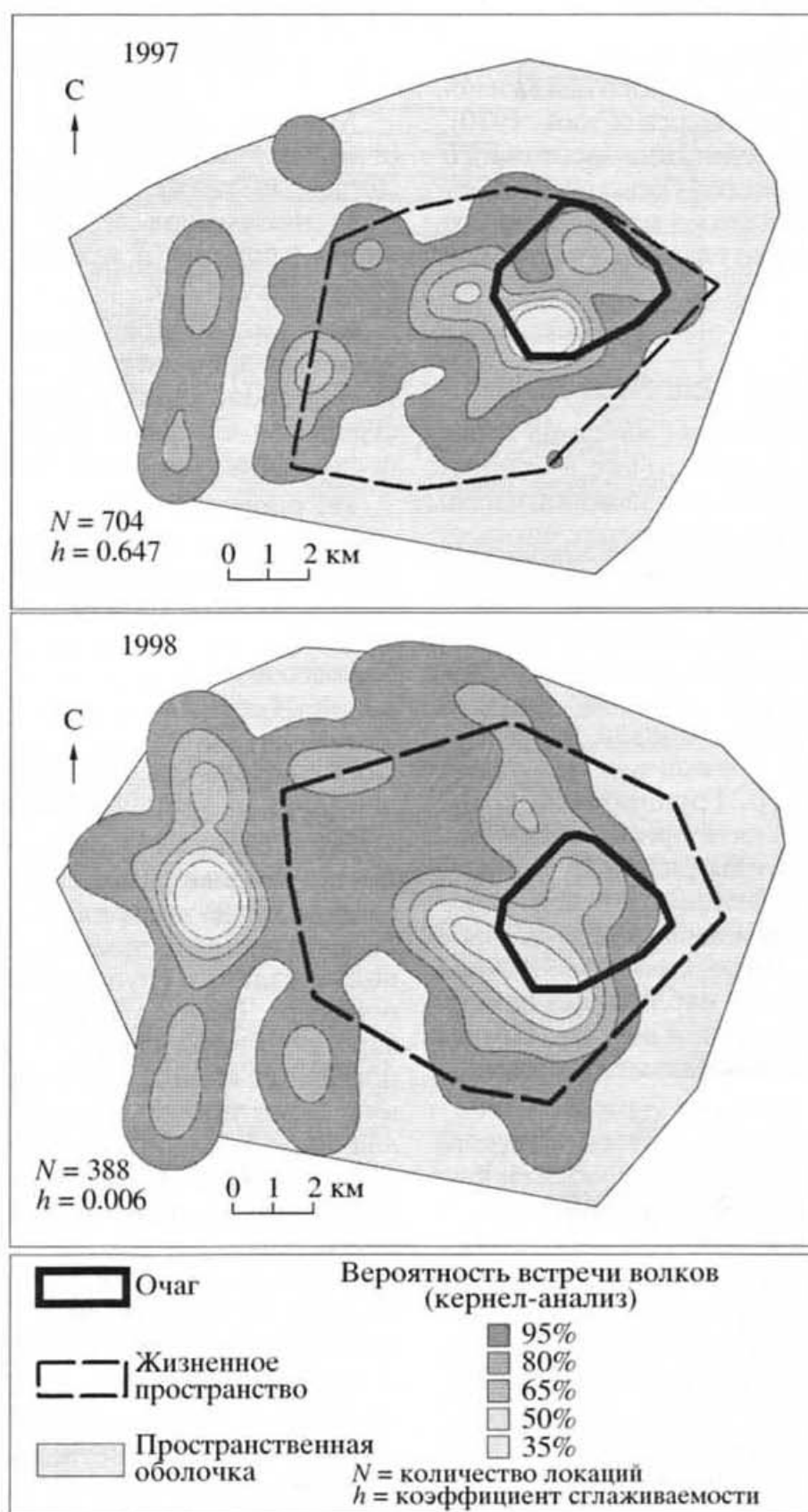


Рис. 2. Суммарные пространственные распределения волков Восточной стаи с помощью кернел-анализа на фоне пространственных субъединиц семейного участка. Воронежский биосферный заповедник, 1997 и 1998 гг.

восточной границы Воронежского заповедника до линии электропередач, расположенной в его западной части. В 1997 г. территории обеих стай соприкасались вдоль южной части линии электропередач, на которой отмечались следы волков обеих стай. В 1998 г. в результате экспансии Западной стаи на территорию пространственной оболочки Восточной стаи образовалась буфер-

ная зона шириной примерно 2 км. Зимой 1998–1999 гг. – степень перекрытия семейных участков увеличилась, появился второй сектор на северо-востоке семейного участка Западной стаи. При этом инициатива расширения участка исходила от волков Восточной группы. В указанный период семейные участки и восточной, и западной стай расширились в северном направлении.

Социальная организация

Поскольку одной из главных идей данной работы является отслеживание годового цикла и истории развития семьи как процесса (Crook, 1970), далее приведем краткое описание поэтапного развития стадий этого процесса у волков Восточной стаи, останавливаясь только на главных его моментах и фиксируя только главных участников данного процесса.

Зима 1996–1997 гг. Эструс взрослой самки

Родительская пара, состоящая из самца Молчуна и самки Доры, находилась в очаге и жизненном пространстве, чаще всего в его западной части. Их перемещения в этот период имели циклический характер. Группировка, состоящая из взрослого самца Мохноногого, самца-перейарка Спутника и самки-перейарка Галины Герм, была обнаружена в жизненном пространстве. Волки двигались в направлении пространственной оболочки. Самец-перейарк Шестерка встречен вблизи вышеуказанной группировки, но в прямой контакт с ней вступал редко и ненадолго. Группировка, которую составляли четыре из пяти прибылых 1996 г. рождения – Мучачо, Ял, Сеньорита и Лука, – использовала места охоты, расположенные на востоке от железной дороги в жизненном пространстве. Пятый прибылой – Чико, самый мелкий самец из выводка – никогда не наблюдался вместе со своими братьями. Он отмечен в очаге. Позже от четверки отделилась и более мелкая самка-прибылая.

Весна 1997 г. Размножение, роды, щенки в логовах I и II

Волки родительской пары – Молчун и Дора – появлялись вместе в окрестностях первого логова, а также возле Ледовских полей (у северной границы очага). 25 апреля Дора была обнаружена визуально на первом логове. Кроме того, она была встречена в пойме Усмани. Молчун передвигался по жизненному пространству и очагу в сопровождении Спутника.

Группировка Мохноногого, Спутника и Галины Герм занимала область р. Ивница на территории пространственной оболочки Восточной стаи. Эта группировка совершала маршруты вдоль границы территории, по линии электропередач и части жизненного пространства. Шестерка тяготел к местам, занятым группировкой Мохноногого. Прибылые 1996 г. рождения в описываемый период были в сопровождении Галины Герм на западной границе жизненного пространства. Шестерка, в основном в одиночку, появлялась в западной части жизненного пространства. Следы трех молодых встречены у второго логова.

Осень 1997 г. Прибылые на последней дневке.

Начало второго этапа освоения семейного участка

Молчун появлялся в очаге как в одиночку (в пойме южнее очага), так и в сопровождении Доры. Он также был зарегистрирован в сопровождении самцов-перейарков Спутника и Шестерки на западной и южной границах жизненного пространства.

Мохноногий появлялся на Ледовских полях, а также на западной границе жизненного пространства в сопровождении Галины Герм. Там же зарегистрирован Спутник. Шестерка появлялась в жизненном пространстве в основном в одиночку.

Из перейарков 1996 г. рождения на семейном участке был зарегистрирован только самый крупный из них, самец Мучачо, встречавшийся в районе кварталов 276 и 297. Прибылые 1997 г. рождения держались на последней дневке у Оброчного поля.

Зима 1997–1998 гг. Отсутствие эструса у самки родительской пары

Родительская пара, сопровождаемая прибылыми – Беломордым и Сероносом, не заходила в очаг до конца января и придерживалась мест охоты в жизненном пространстве. Эти же районы использовались и группировкой, состоящей из Мохноногого, Галины Герм и Спутника. В конце января родительская пара в сопровождении двух прибылых начала предпринимать заходы в очаг с юга через пойму, к ним присоединилась прибылая Рыжемордая, которая до того оставалась в одиночестве в очаге. В начале февраля сложившаяся пятерка перемещалась по всей периферии очага, равно как и в жизненном пространстве, на всем его протяжении с запада на восток. Однако в отличие от предыдущего года мы не регистрировали признаков гона у главной волчицы.

Группировка Мохноногого, Галины Герм и Спутника наблюдалась в долине р. Ивницы (квартал 157 в пространственной оболочке). Эта же группировка совершала патрулирующие маршруты по буферной зоне, где активно маркировала территорию. В этой же области зарегистрирован Шестерка, но отдельно от тройки.

Весна 1998 г. Отсутствие приплода у родительской пары. Размножение второй пары взрослых волков стаи

Наши тщательные обследования всех известных логов и сканирование территории очага показали, что в этот период у Доры не было щенков. Следы пребывания доминирующей пары были отмечены на западной границе очага и в прилегающих секторах жизненного пространства.

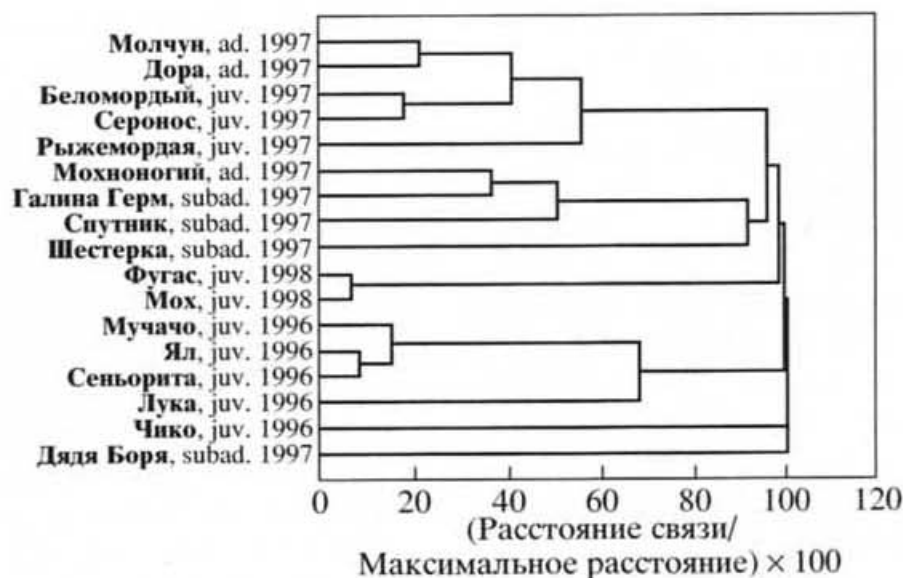


Рис. 3. Кластерный анализ суммарных взаимодействий волков Восточной стаи с использованием ассоциативного индекса средней взвешенности (HWI). Воронежский биосферный заповедник, 1997–1999 гг.

Мохноногий был отмечен на северо-западе пространственной оболочки в районе р. Ивницы около ЛЭП и восточнее ее. В большинстве случаев Мохноногий встречался в одиночку. Галина Герм отмечалась в районе притока р. Ивницы восточнее ЛЭП. Беломордый (1997 г.р.) наблюдался на границе жизненного пространства и пространственной оболочки. Спутник, Шестерка и Рыжемордая в пределах заповедника нами зарегистрированы не были.

В середине лета были обнаружены два прибылых на территории Восточной стаи, которые, по всей вероятности, родились в логове, расположенном в пойме р. Ивницы. Судя по всему, это щенки Мохноногого и Галины Герм, ранее в размножении не участвовавших.

Осень 1998 г. “Эффект репликации”

Несмотря на отсутствие размножения доминантной пары, были отмечены два прибылых самца этого года рождения: Фугас и Мох. В отличие от щенков предыдущих лет Фугас и Мох в конце лета и начале осени встречались во всех субъединицах семейного участка. Вой прибылых отмечался не только на границе очага, у Оброчного поля, но и в других местах. Причем в жизненном пространстве он был отмечен раньше, чем в типичном для семьи месте у Оброчного поля. Интересно, что вторая размножающаяся пара в стае, Мохноногий и Галина Герм, встречались не только со своими щенками, но и с самцами-перевояками Беломордым и Сероносом в очаге и прилегающих секторах жизненного пространства. В это время главная родительская пара держалась в районе Оброчного поля на границе очага, что типично для этих волков в этот период жизненного цикла. Интересно отметить, что Мохноногий на-

блюдался не только в районе очага, но и в буферной зоне, особенно в северной ее части, т.е. продолжал выполнять присущую ему роль “пограничного волка”.

Самец Шестерка был снова неоднократно встречен в юго-восточном секторе пространственной оболочки. Спутник был обнаружен в пространственной оболочке вместе с Мохноногим и Галиной Герм.

Зима 1998–1999 гг.

Из событий, имевших место в начале зимы, следует отметить встречу группировки, состоящей из взрослых волков Молчуна и Мохноногого и двух прибылых этого года рождения. Волки держались в жизненном пространстве вблизи западной границы очага.

В конце зимы группировка, состоящая из Молчуна, Доры, Мохноногого и самцов-перевояков 1997 г.р. Беломордого и Сероноса, перемещалась по северной части пространственной оболочки и жизненного пространства. Мохноногого и вторую взрослую самку Галину Герм регистрировали как вместе, так и по отдельности в том же районе, что и предыдущую пятёрку. У обеих волчиц Восточной стаи были отмечены признаки эструса. Во второй половине зимы мы ни разу не встретили следов присутствия щенков 1998 г.

В качестве обобщения мы провели кластерный анализ с помощью ассоциативного индекса средней взвешенности у волков Восточной группы. Результаты показаны на рис. 3. Согласно этим данным среди волков имеются тесные связи, по степени выраженности которых стая четко разделяется на две подгруппы. В первой выделяется родительская пара, вокруг которой находят-

участка с разной интенсивностью (рис. 2) и в разной степени взаимодействуют друг с другом в течение всего года, что подтверждает круглогодичную сохранность стаи (рис. 4А, 4В, 4Д). Распределение особей по семейному участку происходит по определенной схеме, это обусловлено, в первую очередь, особенностями биологии вида и повторяется с заданной периодичностью. Согласно этой схеме (рис. 4Б, 4Г, 4Е) все члены стаи используют преимущественно жизненное пространство с осени по конца зимы. Весной все особи, не участвующие в размножении, как взрослые, так и переярки, рассредоточиваются по периферии семейного участка, освобождая тем самым жизненное пространство. При этом взрослые животные, вступающие в размножение, занимают очаг. Самец совершает выходы в жизненное пространство для снабжения кормом самки и приплода. Как только щенки обретают способность к жизни на дневках, начинается процесс обратной консолидации всей стаи.

ОБСУЖДЕНИЕ

При оценке площади и “внутренней анатомии” семейного участка стаи волков нами были использованы методы минимального полигона и кернел. Метод кернел показывает вероятность нахождения волков в той или иной области семейного участка и хорошо отражает неравномерность использования волками разных областей участка. Однако сам метод практически не позволяет судить о причинах этой неравномерности. Подчеркнем, что та или иная картина фиксируется этим методом на основе полученных данных а posteriori. Концепция пространственных субъединиц хотя и отражает распределение волков более грубо (с меньшей дифференцированностью), обладает мощной прогностической ценностью, поскольку построена на фиксации циклических процессов и по сути определяет механизм функционирования социально-пространственных взаимоотношений в группе волков. В значительной степени данный феномен основывается на биологическом сигнальном поле группы (Наумов, 1973).

Мы считаем, что комбинация метода минимального полигона и кернел-анализа позволяет адекватно оценить как общую площадь занятого группой пространства, так и его внутреннюю анатомию.

Площадь семейного участка волков Восточной стаи невелика (146–167 км²), однако это не противоречит литературным данным, согласно которым площадь семейных участков варьирует от 87 км² в смешанных лесах, где главной жертвой являются копытные среднего размера (Fuller, 1980), до 2541 км² в тундре, где главные жертвы

больше удалены друг от друга и перемещаются на большие расстояния (Ballard et al., 1987).

Согласно нашим данным очаг занимает 6–8% от общей площади участка. Такие же значения были получены нами при изучении пространственной организации у стаи волков в заповеднике “Калужские засеки” (Эрнандес-Бланко и др., 2003). Это указывает не только на стабильность и консервативность данной пространственной субъединицы, но и на сходный принцип ее обустройства у волков двух разных заповедников.

Площадь второй пространственной субъединицы – жизненного пространства – обусловлена распределением мест охот родительской пары вместе с прибылыми и зависит от плотности популяции и распределения их жертв, характера поисково-охотничьего поведения взрослых волков, количества щенков в помете. Исходя из этого, можно предположить, что пределы жизненного пространства из года в год могут меняться, что и показывают наши результаты. Самая лабильная из пространственных субъединиц – пространственная оболочка – используется наименее равномерно. В нашем случае наиболее посещаемая часть пространственной оболочки находилась в западном секторе участка Восточной стаи. Именно этот сектор был основным центром второй, наиболее стабильной подгруппы волков Восточной стаи.

Судя по нашим данным, для переярков (но не для всех) характерна тенденция к расселению в начале второго года жизни. Так, часть переярков действительно покинула семейный участок, но в стае осталась подгруппа, состоящая из Мохноногого, Галины Герм и Спутника. Это говорит о неравномерной социализации в стае волков и более сложном, чем считалось ранее, структурировании социальной системы в стае (Zimen, 1976).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бибиков Д.И., Кудактин А.Н., Филимонов А.Н., 1985. Использование территории, перемещение / Ред. Бибиков Д.И. Волк. М.: Наука. С. 415–431.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., 1999. Атракторы в социальном поведении // VI съезд териол. об-ва. Тез. докл. М., 13–16 апреля 1999 г. С. 61.
- Крутова В.И., Поярков А.Д., Эрнандес-Бланко Х.А., 1999. Индивидуальное распознавание следов жизнедеятельности волков *Canis lupus* методом кинологической идентификации // VI съезд териол. об-ва. Тез. докл. М., 13–16 апреля 1999 г. С. 131.
- Наумов Н.П., 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 66. Вып. 10. С. 1470–1485. – 1973. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общей биол. Т. 34. № 6. С. 806–818.

- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 350 с.
- Сабанеев Л.П., 1877. Волк // Природа. Т. 5. № 2. С. 227–231.
- Соколов В.Е., Сулимов К.Т., Крутова В., 1990. Кинологическая идентификация индивидуальных запахов выделений четырех видов позвоночных // Известия Академии Наук СССР, серия Биологическая. № 4. С. 556–564.
- Сулимов К.Т., Поярков А.Д., 2001. Методика взятия запаховых проб для кинологической идентификации / Ред. Панов Е.Н. и др. Методы полевого изучения и сохранения ирбиса. М.: Изд-во "А.В. Тупров". С. 298–300.
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 261 с.
- Эрнандес-Бланко Х.А., Литвинова Е.М., Поярков А.Д., Огурцов С.В., 2003. Пространственно-этологическая организация семейной группы волков *Canis lupus lupus* L. 1758, в заповеднике "Калужские засеки": I. Состав групп и структура семейного участка // Труды заповедника "Калужские засеки". Калуга: "Полиграф-Информ". С. 243–267.
- Эрнандес-Бланко Х.А., Поярков А.Д., 1999. Пространственная организация волка: территориальные субъединицы // VI Съезд териол. об-ва. Тез. докл. 13–16 апреля 1999 г., М. С. 287.
- Adams L., Davies M.D., 1967. The internal anatomy of the home range // J. Mammology. V. 48. № 4. P. 529–536.
- Ballard W.B., Withman J.S., Gardner C.L., 1987. Ecology of an exploited wolf population in South-Central Alaska // Wildlife Monograph. V. 98. P. 1–54.
- Bejder L., Fletcher D., Brager S., 1998. A method for testing association patterns of social animals // Animal Behaviour. V. 56. № 3. P. 719–725.
- Cairns S.J., Schwager S.J., 1987. A comparison of association indices // Animal behaviour. V. 35. P. 1454–1469.
- Crook J.H., 1970. Social behavior and ethology / Social behavior in birds and mammals. N. Y.: Academic press. P. XXI–XL.
- Dale B.W., Adams L.G., Bowyer R.T., 1994. Functional response of wolves preying on barren-ground caribou in a multiple-prey ecosystem // J. Anim. Ecol. V. 63. № 3. P. 644–652.
- Fuller T.K., 1980. Population dynamics of wolves in North-Central Minnesota // Wildlife Monograph. V. 105. P. 1–41.
- Grande del Brío R., 1988. Organización territorial del lobo ibérico // Quercus. № 29. P. 24–28. – 1991. Territorio y sociedad del Lobo Ibérico / Ed. Amaru. Salamanca. 136 p.
- Jedrzejewski W., Schmidt K., Theuerkauf J., Jedrzejewska B., Okarma H., 2001. Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis lupus*) in Białowieża Primeval Forest in Poland // Can. J. Zool. V. 79. 1993–2004.
- Hooge P.N., Eichenlaub B., 1997. Animal movement extension to arcview. v. 1.1 / Alaska Science Center – Biological Science Office, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA.
- Joslin P.W.B., 1967. Movements and homesites of timber wolves in Algonquin Park // Am. Zool. V. 7. P. 279–288.
- Kaufmann J.H., 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 58. № 1. P. 1–20.
- MacDonald D.W., Ball F.G., Hough N.G., 1980. The evaluation of home range size and configuration using radio tracking data / Eds. Amlaner C.J., MacDonald D.W. A handbook on biotelemetry and radio tracking. Oxford: Pergamon. P. 405–424.
- Mech D., 1970. The wolf: the ecology and behaviour of an endangered species. N.Y.: Natural History Press. 384 p. – 1977. Wolf-pack buffer zones as prey reservoirs // Science. V. 198. № 4314. P. 320–321.
- Messier F., 1985. Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density // Can. J. Zool. V. 63. P. 1068–1077. – 1985a. Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance // Can. J. Zool. V. 63. P. 239–245.
- Mohr C.O., 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals // Am. midl. Nat. V. 37. P. 223–249.
- Murie A., 1944. The wolves of Mount McKinley. U.S. Park Serv. Fauna. № 5. 238 p.
- Okarma H., Jedrzejewski W., Schmidt K., Sniezko S., Bunevich A.N., Jedrzejewska B., 1998. Home ranges of wolves in Białowieża primeval forest, Poland, compared with other Eurasian populations // J. of Mammalogy. V. 79(3). P. 842–852.
- Peterson R.O., 1977. Wolf ecology and prey relationship on Isle Royale // Natural park Service. Scientific monograph Series 11. 210 p. – 1996. Ecological studies of Wolves on the Isle Royale. Annual report 1995–96. Harder Foundation. 22 p.
- Pimlott D.H., 1960. The use of tape-recorded wolf howls to locate timber wolves // 22nd Midwest Wildlife Conference. Toronto. P. 8.
- Rausch R., 1967. Some aspects of the population ecology of wolves in Alaska // Amer. Zool. V. 7. № 2. P. 253–265.
- Seaman D.E., Powell R.A., 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis // Ecology. V. 77. P. 2075–2085.
- Worton B.J., 1987. A review of models of home range for animal movement // Ecol. Modell. V. 38. P. 277–298. – 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-ranges studies // Ecology, V. 70. № 1. P. 164–168.
- Zimen E., 1976. On the regulation of pack size in wolves // Z. Tierpsychol. V. 40. № 3. P. 300–341.

**WOLF (*CANIS LUPUS LUPUS*) PACK ORGANIZATION
AT THE VORONEZH BIOSPHERE RESERVE****J. A. Hernandez-Blanco, A. D. Poyarkov, V. I. Krutova***Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*

Using a combination of several methods from snow tracking, scanning routes to visual and acoustic observations, a GIS monitoring of 24 wolves (*Canis lupus lupus* L. 1758) of two neighbor packs was conducted at the Voronezh Reserve (European Russia) from the winter of 1996–1997 to the winter of 1998–1999. The individual recognition of all observed wolves was carried out using the lab dog identification method. For this purpose a scent bank of wolf urine, excrements, and blood samples collected in the field was created. This method was used in wolf research for the first time. An express individual identification method, so called podometrics, based on the analysis of wolf track prints parameters, was also applied. The dynamics of the wolf pack composition was examined during the whole period under observation. A detailed description of the general and internal structure of the wolf pack home range and its three subunits are given based on a proposed functionally typological approach to understanding of spatial organization. Such an unified system for description of the inner home-range anatomy helps to understand and analyze the regime of using the space and some aspects of wolves' social organization. The Kernel method in combination with minimal convex polygon is applied to illustrate the use of space. The spatial distribution of individuals of different age during an annual cycle is considered. The data on the levels of personal interrelations and association patterns for the dynamics of free-ranging wolf pack members are given.