

УДК 599.742.11:574.3:574.38:575.222.7

## ВОЛК (*Canis lupus* L.), ВОЛКО-СОБАЧЬИ (*C. lupus* × *C. familiaris*), СОБАКО-ВОЛЧЬИ (*C. familiaris* × *C. lupus*) ГИБРИДЫ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША

© 2024 г. В. В. Кочетков

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,  
Тверская обл., Нелидовский р-н, Россия

e-mail: [kvaldai@mail.ru](mailto:kvaldai@mail.ru)

Поступила в редакцию 20.05.2024 г.

После доработки 19.07.2024 г.

Принята к публикации 21.07.2024 г.

Многолетние исследования (1975–2023 гг.) в ЦЛБЗ экологии популяционной группировки волка с использованием оригинальной методики подтверждают, что семья — это родители и только молодые особи (до одного года). Иная социальная структура характерна для стай с гибридами волка и собаки. Опираясь на публикации о бездомных (одичавших) собаках и их гибридами с волком, автор предложил идентифицировать гибридные стаи как волко-собачьи (самка — волк) и собако-волчьи (самка — собака): первые наследуют жизненную стратегию и образ жизни волка, а вторые — собак, поэтому живут разновозрастными стаями (парцеллами) круглый год и могут объединяться в стае более 18 особей. Анализ социальной, пространственной и поведенческой ниш (подниш) одичавших собак, волка и его гибридов показал, что они занимают разные экологические ниши. Автор не только предложил новый подход при изучении фундаментальной и реализованной ниш других видов животных, но и продемонстрировал его на примере исследований ширины трофической ниши популяций волка и лося.

**Ключевые слова:** волк, семья, гибрид, фундаментальная, реализованная и трофическая ниши, ширина ниши, лось

DOI: 10.31857/S0042132424060053, EDN: NROCJR

### ВВЕДЕНИЕ

В России информация о появлении волко-собачьих гибридов отмечалась еще в XIX в. (Сабанеев, 1877). С начала 1960-х гг. бродячие и одичавшие собаки наблюдались более чем в 19 областях, краях и автономных республиках России, в Украине, Грузии, Азербайджане, Казахстане, республиках Средней Азии (Слудский и др., 1981; Рябов, 1993). Только за 9 месяцев 1984 г. в Украине было добыто 727 волков и 84740 собак и гибридов (Гурский, 1986). Не явились исключением и заповедные системы. В Боржомском заповеднике рост численности собак с 5 в 1974 г. до 60 в 1980 г. наблюдался при сокращении популяции волка в 1973–1980 гг. (Бараташвили, 1983).

Появлению волко-собачьих гибридов и одичавших собак в природных экосистемах способ-

ствовало и значительное сокращение численности волка как вредителя животноводства и охотниччьего хозяйства (Рябов, 1973, 1985, 1993; Гурский, 1975; Nowak, 1967; Soldatovic et al., 1970).

Во всех штатах США отмечали присутствие одичавших собак. Только в штате Джорджия их число достигало 300000 особей, общая численность в стране оценивалась в 10–20 млн особей, а ежегодный ущерб — 500 млн долл. (Рябов, 1993). В настоящее время потери от бездомных собак и гибридов в стране, по непроверенным сведениям из Интернета, достигли 1 млрд долл. Аналогичная проблема с бездомными собаками и волко-собачьими гибридами в Европе (Boitani, 1983; Boitani, Ciucci, 1995).

Логично, что, возвратив в экосистемы семьи волка, мы избавимся от одичавших собак. Но как

решить проблему с гибридами? Даже если они смогут выполнять функции волков в природе, занимать их экологическую нишу и вести их образ жизни. Фенотип у них иной. Найдя методики, позволяющие достоверно отличить гибридных особей от волка, мы сможем приступить к решению и этой проблемы. Но прежде мы должны выявить особенности образа жизни волка, одичавших собак и их гибридов.

Экология и поведение одичавших собак и их гибридов с волком изучены недостаточно (Рябов, 1973, 1993; Гурский, 1975; Поярков, 1986; Васильев, 1989; Boitani, 1983). Согласно исследованиям, одичавшие собаки и гибиды живут в стаях разного возрастного состава круглогодично, в то время как у волков стайно-семейный образ жизни характерен только для осенне-зимнего периода. Проанализируем некоторые результаты наблюдений за радиомеченными волками и акцентируем внимание на следующих особенностях.

В Миннесоте (Gese, Mech, 1991) из родительского участка обитания в разное время года расселялись взрослые, полузврелые и молодые особи. Аналогичная картина наблюдалась на Аляске (Ballard et al., 1987), в национальных парках Глейшер (Boyd, Pletscher, 1999) и Денали (Mech et al., 1998). Следовательно, среди семей волка были и стаи, социальная структура и дисперсия которых была характерна для одичавших собак и их гибридов с волком.

Чтобы различать в природных экосистемах семьи волков и стаи гибридов волка с собакой, следует в первую очередь применять методики с высокой достоверностью определения социальной структуры семей волка: при установлении возрастного состава семьи (стаи) прижизненно и на элиминированных животных.

Авторы большинства наблюдений, анализируя присутствие полузврелых особей в составе семьи (стаи) волка, не ссылались при этом на методики определения возрастной структуры членов этих группировок, что вызывает сомнение в достоверности приведенных данных.

Но даже методики, которые применяли авторы опубликованных работ, не гарантируют высокую достоверность определения возраста именно у полузврелых особей волка, что очень важно для дальнейшего анализа. Наличие или отсутствие этой возрастной группы в составе семьи (стаи) в корне меняет представление о социальной жизни волка.

Так, например, по степени стертости зубов (Gipson et al., 2000) принято выделять следующие возрастные группы: младше 1 года — зубы

не стерты, края резцов острые; 1–2 года — легкая стертость острых краев долей резцов и дистальной части маленького заднего гребня верхнего клыка. На рисунках авторов показаны условные границы стертости для зверей разных возрастов, но без точного шаблона достоверно выделить наличие именно полузврелых особей затруднительно (прижизненно и по черепу).

Не дают высокой степени достоверности и методики выявления полузврелого волка в выборке по структуре черепа (Гурский, 1973) и даже по слоистым структурам зубов (Клевезаль, Клейненберг, 1967): четкие разделяющие линии чередуются с нечеткими или же слои совсем не выделяются. Особенно это характерно для младших возрастных групп.

Высказано предположение, что одичавшие собаки и гибиды заняли экологическую нишу волка (Бибиков, Бибикова, 1985). Впервые понятие экологической ниши ввели Гринелл (Grinnell, 1914) и Элтон (Elton, 1927). Если первый автор акцентировал внимание на пространственном распределении видов относительно друг друга, то второй — на функциональном аспекте, т.е. трофическом месте вида в цепях питания. Позднее Хатчинсон (Hutchinson, 1957) предложил многомерную модель ниши как попытку определить место и роль вида, учитывая все его связи в сообществе и со средой обитания. Принято считать, что фундаментальная ниша — это наибольший абстрактно заселенный гиперобъем, когда вид не ограничен конкуренцией с другими видами, а реализованная ниша — меньший гиперобъем, занимаемый в условиях биотических ограничений (Hutchinson, 1965). “Экологическая ниша — понятие, включающее в себя не только физическое пространство, занимаемое организмом, но и функциональную роль организма в сообществе (например, его трофическое положение) и его положение относительно градиентов внешних факторов — температуры, влажности, pH, почвы и других условий существования” (Одум, 1986, с. 119). Следовательно, экологическая ниша характеризует функциональное место биологического вида в биогеоценозе (подчеркну, что в биогеоценозе учитываются и взаимосвязи между видами, а в экосистеме — только количество и структура видов). С этих позиций и следует рассматривать особенности экологических ниш волка, бродячих, одичавших собак и гибридов волка с собакой.

Отсутствие простой и репрезентативной методики анализа данных в рамках исследований экологической ниши вида не дает возможности обосновать рекомендации по рациональному

использованию биологических ресурсов. Несомненно, ученые смогли бы давать более правильные прогнозы о динамике популяций лося, если бы обладали точными знаниями “о первоначальной экологической нише, связанной с приспособительными особенностями морфологии, экологической физиологии и высшей нервной деятельности, в свою очередь определяющих особенности аутэкологии и поведения” (Баскин, 1984, стр. 46). Отметим важность высказанных автором суждений, не только углубляющих понятие об экологической нише, но и являющихся ориентиром для конкретизации исследований в этом направлении: показатели ниши могут меняться в зависимости от условий среды обитания и это можно выразить в цифрах. Приспособительные механизмы морфологии связаны с географическими особенностями местообитаний популяций и поэтому отражают функциональную роль вида в конкретных географических зонах. Экологическая физиология также связана с обитанием популяций в определенных биотопах. Значит, жизнедеятельность каждого вида в биогеоценозе можно отразить не только на видовом уровне (функциональная ниша), но и на уровне популяции и популяционной группировки (реализованная ниша).

Многолетние наблюдения (51 год) за жизнедеятельностью экосистем в Центрально-Лесном биосферном заповеднике (ЦЛБЗ) вызывают сомнение в конкурентной борьбе между видами животных и растений. Борьба за существование с последующей адаптационной эволюцией вызвала бы хаос в биосфере. Логичней полагать, что каждому виду прописана своя роль в биогеоценозе, которой он четко придерживается. Именно функциональные особенности и упорядоченность видового состава животных и растений для разных биогеоценозов и являются основой стабильности функционирования биосферы. Тогда по функциональной экологической нише мы сможем судить о запрограммированной функциональной роли вида, а по реализованной нише популяционных группировок и популяций — о степени адаптации вида к конкретным условиям.

Научному сообществу предлагается несколько иное определение ниш. Фундаментальная ниша трактуется как гиперобъем, занимаемый, например, видом *Canis lupus* в пределах всего его ареала обитания. Реализованная — в пределах популяции или популяционной группировки. Совокупность реализованных ниш популяций составит фундаментальную нишу вида. И для фундаментальной, и для реализованной ниш можно выявить их ширину в рамках ежегод-

ных и многолетних наблюдений (например, пространственную, территориальную, трофическую, поведенческую, маркировочную). По динамике ниш мы сможем давать оценку состояния популяции (популяционной группировки) и вида в биогеоценозе в конкретном временном интервале.

Цель данной публикации — приняв за базовую основу данные многолетних исследований экологии и поведения волка в ЦЛБЗ, провести сравнительный анализ с опубликованными материалами других авторов и решить следующие задачи: а) отметить особенности социальной структуры семей волка в ЦЛБЗ; б) указать на различия в экологии и поведении волка, волко-собачьих и собако-волчьих гибридов; в) продемонстрировать новый подход в изучении фундаментальной и реализованной ниш животных, опробованный на исследовании ширины трофической ниши популяций волка и лося; г) доказать на примере социальной, пространственной и поведенческой ниш, что бродячие (одичавшие) собаки и гибриды волка с собакой занимают разные экологические ниши.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования экологии и поведения популяционной группировки волка проводились в период 1975–2023 гг. на контрольной территории площадью 1000 км<sup>2</sup>: заповедное ядро, охранная зона ЦЛБЗ и охотничьи хозяйства.

Наличие выводка в той или иной семье устанавливали вначале методом идентификации размера отпечатка передней правой стопы волка по гипсовым слепкам родительских пар. Затем методом подвышки, опроса охотников, местного населения подтверждались данные о выводке. В снежный период методом тропления определяли количественный состав семьи: выделяли родительскую пару и молодых (в ноябре–январе); по количеству постоянных лежек или следам, когда волки идут цепью (на дороге, по насту после снегопада, при подготовке к атаке лося) — число особей в семье. Молодых самцов определяли по характеру мочевой метки. Итоговый результат, отражающий ежегодную динамику количественного размера семей популяционной группировки волка представлен в табл. 1. В анализ включены 147 семей волка, а также учтены сведения по количественному составу 135 стай (семей) волка из Калининской (Тверской) обл., согласно данным районных охотоведов в январе 1980 г.

Таблица 1. Динамика размера семей волка в ЦЛБЗ в период 1975–2023 гг.

Год	Размер семьи										
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
1975	1		1								
1976	1		2								
1977	1	1	1	1	1						
1978	1	1	2								
1979		1	2		1						
1980	3		1	3							
1981	1	1	2					1			
1982	2	1	1								
1983		1						1			
1984	1		1	2		1					
1985	1	1			1						
1986	1	2						1			
1987	1		1				1				
1988		1									
1989		1	1								
1990	1		1								
1991					1				1		
1992					1		1				
1993	1					1					
1994	2					2					
1995	1	1				2					
1996	1	1		1	1						
1997		1	1	1							
1998	2	1			1				1		
1999			1					1			
2000						1					
2001				1			1				
2002		1	1	1							
2003		1		1							
2004			1								
2005		1			1						
2006			3								
2007			1	1							
2008		1	1								
2009		1	1								
2010			2								
2011			2								
2012		2									
2013	1				1	1					
2014		1		1							
2015		1	1	1							
2016			1		2						
2017		1								1	
2018					1						
2019	1	1	1		1						
2020	1	1		1							
2021				1							
2022	1			1	2						
2023			1								
Итого	25	27	33	17	20	4	3	4	1	1	
В %	18.5	20	24.5	12.6	14.8	3	2.2	3	0.7	0.7	

В статье употребляется следующая терминология: взрослый (синоним: матерый,  $adult \geq 24$  мес.) — старше двух лет, полузврослый (синоним: переярок, *subadult*, *yearling* — 12–23 мес.) — 1–2 года и молодой (синоним: прибылой, *juvenis*, *pup*  $< 12$  мес.) — до 1 года (Ballard et al., 1987). В летне-осенний период наличие взрослых самца и самки, полузврослых и молодых в составе семьи устанавливали по особенностям воя. Вой взрослого самца грубый, басовитый, на “О”, состоит из двух колен: начало и более короткое окончание. Вой взрослой самки более протяжный, нежный, на “У”, состоит из двух колен: одинаковых по продолжительности начала и окончания воя. Вой полузврослого волка напоминаетвой взрослого самца и взрослой самки: первая часть, как у самца, но несколько мягче, вторая часть, как у самки, но на “О”, третья часть похожа на “же-вание” звука и состоит из трех колен: подъем, спад, подъем (рис. 1).

Методика подывывки апробирована известным егерем региона П.И. Ручкиным, записана на магнитофон и эффективно применялась в исследованиях: при поиске логова, при установлении присутствия полузврослых особей на исследуемой территории и в составе семьи. (В приложении к электронному варианту статьи помещена в авторском исполнении запись воя: взрослых самца и самки; полузврослого; как самка подзывает волчат; как самец просит самку ответить.)

При определении ширины реализованной трофической ниши популяционной группировки и семей волка в ЦЛБЗ включены данные копрологического анализа ( $n = 1228$ ) шести семей: Белейкинской, Горбуновской, Могилицкой, Столоватской, Устинской и Черно-Верховской. В процессе охот на волка вне заповедного ядра

из этих семей в разные годы элиминировались взрослый самец или самка, но территориальная структура этих семей сохранялась. Следовательно, питание отражает особенности охотничьего поведения родительских пар, местообитаний и видового состава потенциальных жертв.

В качестве исходной модели социальной организации семьи волка приведены материалы полевых наблюдений в ЦЛБЗ.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основу популяций волка составляют семьи, ведущие стайный образ жизни, пары (взрослые самец и самка без молодых особей) и одиночные волки. Стая — это группа волков, состоящая из взрослых животных, родителей и их детей, т.е. это семья, поэтому правильно употреблять термин не стая, а семья волков. Но если в группе присутствуют особи из других семей, тогда уместнее употреблять термин “стая”. Кроме молодых особей в семье могут присутствовать и полузврослые от этих же родителей, и в этом случае это также одна семья, а не стая. Насколько же правомерно утверждение, что в состав семьи входят не только родительская пара и молодые, но и полузврослые особи?

В большинстве источников авторы, указывая на наличие полузврослых особей в семье, ссылаются на М.П. Павлова (Павлов, 1982), но в книге нет описания методики, а есть лишь указание на состав семьи: “Сравнительно полноценной можно считать волчью семью, в которой при волке и волчице находятся 2–3 переярка, 4–5 прибылых волчат. Принимая этот критерий, надо учитывать, что процветание семей обеспечивает переярки: чем их больше, тем сильнее семья. Теоретически (т.е. при расчете по зарегистрированному максимальному приплоду — 15 особей) волчья семья может состоять из 32 особей. В охотничьей практике встречались семьи из 16 волков: 2 матерых, 4 переярков, 10 прибылых. Такая семья лишь однажды была обнаружена охотником-волчатником А.С. Соколовым почти за 40-летний период охоты на этих зверей в Калининской области” (Павлов, 1982, с. 46). Далее автор приводит данные о доле переярков среди добытых волков в Кировской обл. и ссылки по Владимирской обл., Литовской ССР и госзаповедникам, но не описывает методику определения наличия переярков в выборках.

Анализируя возрастной состав трех семей волка в 1972–1975 гг. в Кавказском заповеднике, автор (Кудактин, 1979) отмечает долю переярков в составе семей по двум показателям — учтенным прижизненно и элиминированным особям,

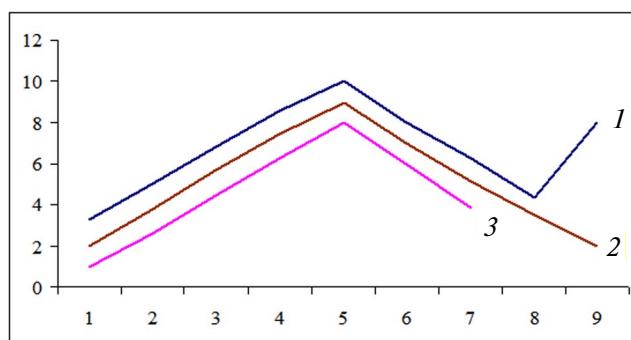


Рис. 1. Характер воя взрослых самца (3), самки (2) и полузврослого (1) волка (по оси абсцисс — продолжительность воя, в условных единицах; по оси ординат — громкость воя, в условных единицах).

но не дает ссылок на методику определения этой возрастной группы, несмотря на утверждение: “В семье Уруштен выборочно отстреливали переярков” (Кудактин, 1979, с. 58). Если А.С. Соколов лишь однажды отмечал наличие переярков в составе семьи, то в Кавказском заповеднике переярки регистрировались ежегодно, формируя в составе семьи, по мнению автора (Кудактин, 1979, с. 56), “сложное иерархическое объединение животных”.

При анализе половозрастной структуры популяционной группировки волка в Беловежской пуще на основании просмотра 129 добытых животных, прибылые и переярки были отнесены (Буневич, 1989) к категории молодых, но возраст каждой особи не устанавливался.

В заповеднике “Калужские засеки” в период с 27 августа по 11 сентября 2006 г., исследовали звуковую активность у семейной группы волков. Отметили, что 28% воев осуществлялись совместно взрослыми, переярками и щенками, 11% — взрослыми и переярками, 39% — группой переярков и 22% — переярками и щенками. Хотя методика определения возрастных групп не приводится, но есть пояснение, что “взрастную (для всех) и половую (для взрослых и некоторых переярков) принадлежность особи устанавливали по основной частоте звука” (Каспарсон и др., 2007, с. 189).

Кроме стайных переярков, некоторые авторы отмечают наличие этой возрастной категории в составе нетерриториальных групп. “Нетерриториальные звери — это обычно переярки и взрослые неразмножающиеся особи, изгнанные из стаи. Они нередко объединяются в группы по 2–5 особей, образуя временные стаи различного состава” (Бибиков и др., 1985, с. 426). Возможно, термин “нетерриториальные” неудачен, так как любое животное имеет территорию или участок обитания, и, кроме того, эти утверждения не подкреплены материалами картографических схем, не указана методика выявления таких особей.

По мнению А.А. Соколова (Соколов, 1951), семьи между собой никогда не соединяются, поэтому никаких сборных волчьих стай быть не может. А это существенно, так как семья, состоящая из молодых и их родителей, может временно распадаться на отдельные группы. Объединение этих временных групп ошибочно может трактоваться как объединение разных семей в стаю.

В ЦЛБЗ такое явление регистрировалось неоднократно у разных семей, а также подтверждалось и наблюдениями охотоведов в Калининской (Тверской) обл., что создавало

иллюзию высокой численности волка. Например, в ЦЛБЗ семью из семи особей периодически регистрировали отдельными группами: 5 + 2, 4 + 3, но постоянно только двумя, так как каждую возглавлял один из родителей. Не зная об этой особенности, обычно считали все группы и получали численность в 21 особь.

Способность семей волка распадаться на отдельные две группы отмечают и другие исследователи. Так, В.В. Козлов (Козлов, 1952) приводит пример деления стаи в 10 особей на две группы по пять особей, а Мич (Mech, 1966) отмечает, что из 25 дней наблюдений стая в 15 особей периодически распадалась на две группы по пять и десять или семь и восемь особей.

Понятие “стая” достаточно широко и часто употребляют зарубежные и отечественные исследователи, но автор не нашел в их статьях методики прижизненного определения полувзрослых особей в семье с высокой степенью достоверности, а тем более из разных семей — из стаи. За весь период наблюдений только в 1981 г. в Калининской (Тверской) обл. достоверно было зарегистрировано присутствие нескольких половозрелых самок в одной семье (стае): в ЦЛБЗ 14 марта при троплении Дулинской семьи, состоящей из 10 особей, на двух лежках были обнаружены следы течки у двух самок по кровяным выделениям; в Оленинском р-не в начале апреля на отправленной приваде из семи здесь обитавших волков добыли четырех, среди которых было три беременные самки; в Кувшиновском р-не в марте в окладе из флагов отстреляли семью (стаю), и среди погибших были две половозрелые самки.

Не удалось найти первоисточник, где изначально введено понятие “переярок” (полувзрослый). Например, Н.А. Зворыкин (Зворыкин, 1939) описывает переярков как старших братьев и сестер прибылых, которые остаются при выводке до двухлетнего возраста. Упоминают переярков и другие авторы (Сабанеев, 1877; Соловьев, 1925; Соколов, 1951).

Роль этой возрастной группы в жизнедеятельности популяций не показана. Более того, этот интервал очень короток — всего лишь один год, затем они переходят в категорию взрослых особей. За этот период они должны выполнить свою миссию, но какую — непонятно. Ведь определение возрастной структуры семьи позволит грамотно наметить дальнейшее изучение. Если заключение о ежегодном пополнении семьи волка полувзрослыми особями верно, тогда следует изучать построение внутрисемейной иерархической структуры. В противном случае структура упрощается до взаимоотношений

между родителями и детьми, а альфа и бета особи в семье будут отсутствовать, и с других позиций следует рассматривать и максимальные размеры семей (стай), превышающие 16–18 особей, вместо 32 возможных, как предполагает М.П. Павлов (Павлов, 1982).

Например, в Дарвинском заповеднике (Вологодская и Ярославская обл.) при анализе карточек встреч следов и визуальных наблюдений волка в 1949–1983 гг. максимальный размер стаи составил 13 особей (Калецкая, Филонов, 1987). Авторы отмечают, что крупные стаи регистрировались в периоды высокой численности волка, но их данные из таблицы 1 (Калецкая, Филонов, 1987, с. 1232) отражают несколько иную картину. Если в 1949–1960 гг. средняя численность волка в год была 17 особей, средний размер группы — 2.6 особи, встречаемость групп 6–9 особей — 9%, 10–13 особей — 2%, то эти же показатели в 1978–1983 гг. составили: 20 особей, 2.6 особи, 11 и 2%, а в 1968–1977 гг. соответственно 11 особей, 2.9 особи, 12 и 3%, т.е. при низкой численности средний размер группы и процент встречаемости групп численностью в 6–9 и 10–13 особей за период был выше. Для сравнения представлены данные о характере изменений числа особей в семьях и о количестве семей в ЦЛБЗ (рис. 2).

Характерно, что максимальные размеры семей отмечались нами не только в период высокой численности (в 1977–1984 гг.), но и при

низкой — в 1991–1995 гг. (коэффициент достоверности аппроксимации  $R^2 = 0.2$ ). При этом высокая численность популяционной группировки зависела от числа семей и в меньшей мере от размера семьи, и за весь период наблюдений величина семей варьировала, но не превышала одиннадцати особей, т.е. пары родителей и девять молодых.

Если бы на семейной территории часть молодых, став полувзрослыми, осталась, согласно выводам авторов (Кудактин, 1979; Павлов, 1982), то следы групп этих особей обязательно были бы зафиксированы в мае–июне, но в этот период регистрировались следы только родительских пар и одиночных особей.

Но в Дарвинском заповеднике следы групп волка отмечались в течение всего года (максимальные размеры) — от четырех до девяти особей в мае–августе и от семи до тринадцати особей — в остальные месяцы (Калецкая, Филонов, 1987). На основании этого авторы приходят к выводу, что, хотя стайность — это основной способ и существования волка, и социальной организации в течение круглого года, но это явление не строго сезонное.

Может ли высокая плодовитость самок быть генетически наследуемой, или это прерогатива отдельных семей, связанная с условиями обитания? Согласно наблюдениям (Кудактин, 1979), в четырехлетнем периоде в трех семьях число волчат было небольшим. Так, в семье Умпирь —

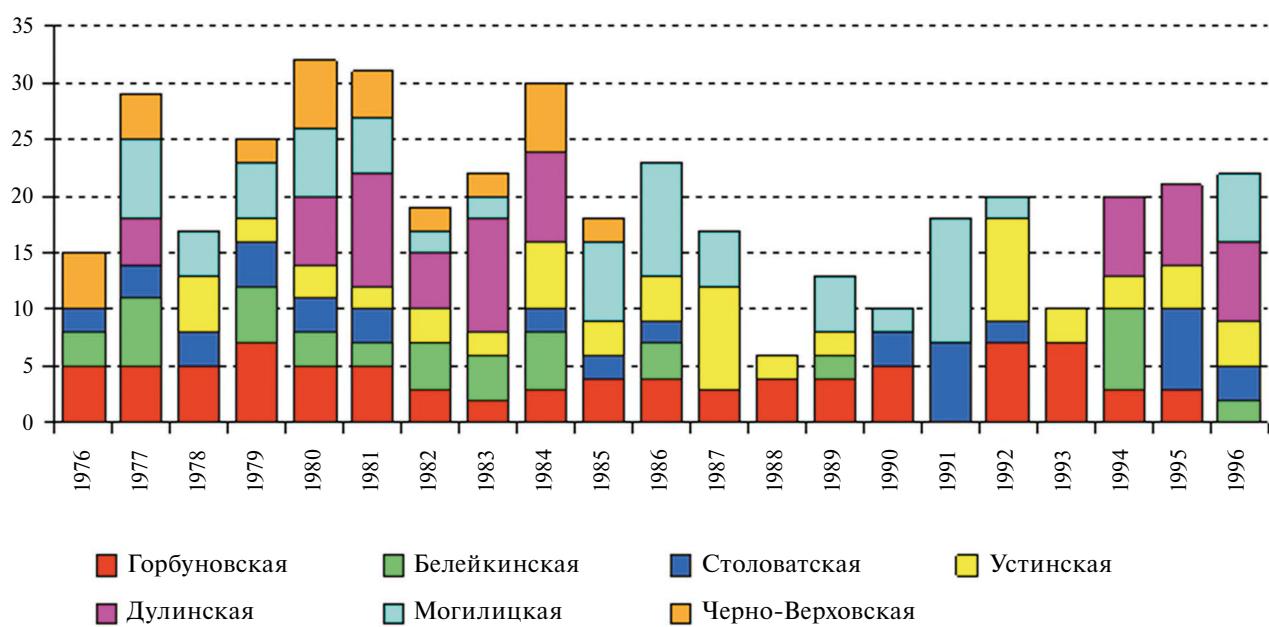


Рис. 2. Особенности многолетней динамики размера семей волка в пределах популяционной группировки в ЦЛБЗ (по оси абсцисс — годы, по оси ординат — особи).

3–4 особи, в семье Алоус — 2–3 и в семье Уруштен — 2–3 особи. В 1972–1980 гг. максимальный размер стаи в этих же семьях не превышал восьми особей (Кудактин, 1982).

В ЦЛБЗ размеры семей изменялись следующим образом (рис. 3).

И если характеризовать динамику по индексу стайности, то средний показатель варьировал от 3.4 до 7.1. Максимальный индекс стайности был зарегистрирован у Дулинской (10 особей) и Могилицкой (11 особей) семей. С учетом же того, что семья в зимний период — это пара родителей и молодые, то максимальный показатель плодовитости был отмечен в девять особей.

Рассмотрим распределение семей по их количественному составу в многолетнем цикле наблюдений (табл. 1).

Базовые размеры семьи, 3–7 особей, составляли 90.4% и лишь 9.6% — 8–12 особей. По данным учета 141 семьи волка в январе 1982 г. в Калининской (Тверской) обл. основу популяции составляли семьи размером от трех до девяти особей — 90.1%, а от девяти до четырнадцати (плюс одна семья шестнадцать особей) — 9.9%. Следовательно, лишь незначительный процент в популяции волка составляли семьи более 7–8 особей.

Наши данные подтверждают и публикации отечественных авторов. Так, в Алтайском крае в 1970–1982 гг. из 293 учтенных стаи волка преобладали группы от трех до девяти особей, и только 10% — от девяти до пятнадцати особей. В Кемеровской обл. из 46 зарегистрированных стаи лишь в пяти было 9, 11 и 12 особей. В Новосибирской обл. стаи более 7 особей не отмечали. В Горно-Алтайской а. обл. из 43 встреч стаи волка в шести случаях регистрировали 10, 11 и 15 особей (Бондарев, 2002).

В Псковской обл. максимальные размеры стаи волка достигали 10–12 особей, а максимальное число щенков в выводках составило 9 особей (Данилов и др., 1979).

В Ямало-Ненецком а. окр. (Гыданский п-ов) за 5 лет авиаохоты было встречено 28 семейных групп волка, но лишь дважды максимум в 8 особей (Чувашов, 1989). В Читинской обл. среди 196 выводков в 1978–1986 гг. были отмечены семьи в 10 особей в 1981 г., в 11 особей — в 1978 и 1983 гг., в 12 особей — в 1980 г. (Пузанский, 1989). В Сохондинском заповеднике стаи волков состояли преимущественно из 3–5 особей, максимум — 9 особей, а в пределах Хэнтей-Даурской горной страны — 11 особей (Баранов, 1989).

Динамика размера семей волка

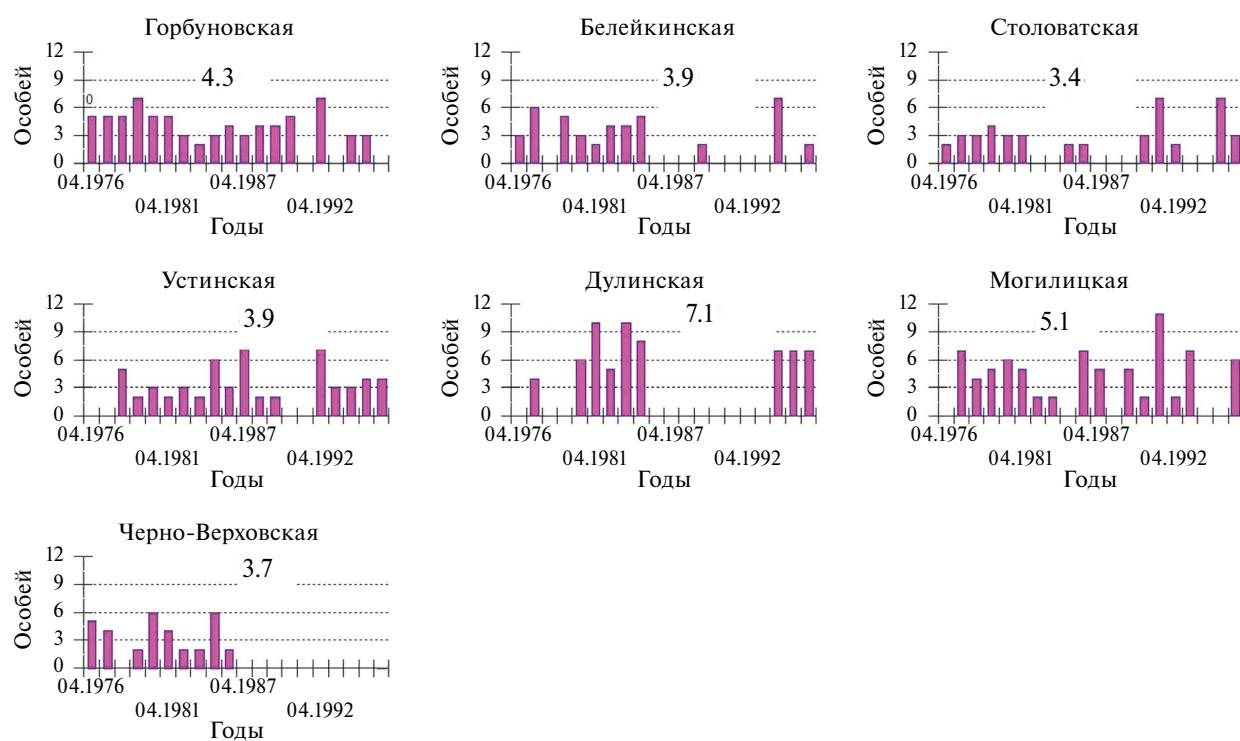


Рис. 3. Особенности изменений размера семей волка по биологическим годам (по оси абсцисс — годы; по оси ординат — особи; 4.3, 3.9, 3.4... — усредненный индекс стайности).

Следовательно, максимальная численность семьи (стай) волка не превышала 15–16 особей.

Для Северной Америки формирование разносемейных стай регистрируется довольно часто (van Ballenberghe, 1983), и такие стаи могут состоять из 18, 19, 20, 22, 25, 29 и даже 42 особей (Fuller et al., 2003). Рассмотрим это

на примере исследований в национальном парке Денали, Аляска (Mech et al., 1998), где под наблюдением находились 33 стаи волков (табл. 2).

Размер стай варьировал от трех до двадцати девяти особей и в шести семьях превышал 16–17 особей, т.е. не вписывался в общие пока-

**Таблица 2.** Максимальные размеры стай волка в национальном парке Денали (по: Mech et al., 1998, с изменениями)

Стая	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	Суммарно	<i>N</i>	Значение	SD	SE
Headquarters	2	2	7	14	11	10	5	9	60	8	7.5	4.3	1.5
East Fork	9	8	19	27	29	16	15	9	132	8	16.5	8.1	2.9
Clearwater	6	6	4	8					24	4	6.0	1.6	0.8
Alma Lakes	3								3	1	3.0	0.0	0.0
McLeod Lake		7	12	12	20	13	13	15	92	7	13.1	3.9	1.5
McLeod West						11	17		28	2	14.0	4.2	3.0
Birch Creek		11	23	15	16	6			71	5	14.2	6.3	2.8
Birch North						5			5	1	5.0	0.0	0.0
Bearpaw		10	1						11	2	5.5	6.4	4.5
Windy Creek		8	5	8	17				38	4	9.5	5.2	2.6
Totek Hills		15	7	12					34	3	11.3	4.0	2.3
Ewe Creek	6	8	5	3	4	3	3		32	7	4.6	1.9	0.7
Chulitna	2	5							7	2	3.5	2.1	1.5
Pirate Creek			9						9	1	9.0	0.0	0.0
Castle Rocks			8						8	1	8.0	0.0	0.0
Swift Fork			2						2	1	2.0	0.0	0.0
Highpower			8	10	12	11	10		51	5	10.2	1.5	0.7
McKinley River		10	10	8	10	9	7	3	57	7	8.1	2.5	1.0
Sushana	2								2	1	2.0	0.0	0.0
Stampede		7	10	4		2	2	3	28	6	4.7	3.2	1.3
Little Bear		7	12			23	12	12	66	5	13.2	5.9	2.6
Foraker			7	9		8	7	6	37	5	7.4	1.1	0.5
Chitsia			4	8		12	9	8	41	5	8.2	2.9	1.3
Chilchukabena						6	7		13	2	6.5	0.7	0.5
Slippery Creek						5	1		6	2	3.0	2.8	2.0
Tonzona						5			5	1	5.0	0.0	0.0
Ferry						7			7	1	7.0	0.0	0.0
Reindeer							7		7	1	7.0	0.0	0.0
Yanert							5	18	43	3	14.3	8.1	4.7
Thorofare							2	7	9	1	4.5	3.5	2.5
Turtle Hill							8	7	15	2	7.5	0.7	0.5
Savage							5	8	13	2	6.5	2.1	1.5
Jenny Creek								6	6	1	6.0	0.0	0.0
Сумма	30	90	134	150	160	157	148	93	966				
Размер образца	7	11	16	14	12	18	18	12		108			
Значение	4.3	8.2	8.4	10.7	13.3	8.7	8.2	7.8			8.9	5.6	0.5
SD	2.8	3.4	5.7	5.8	7.4	5.1	5.1	3.4					
SE	1.0	1.0	1.4	1.6	2.1	1.2	1.2	1.0					

затели по индексу стайности, характерному для семей волка.

Рассмотрим динамику числа родившихся волчат в стаях волка (табл. 3).

Прирост за все годы наблюдений составил от 1 до 12 щенков на одну стаю, но максимальные размеры в 11 и 12 щенков в East Fork, McLeod Lake, Birch Creek, Little Bear в 1988, 1990 и 1991 гг. составляли суммарный приплод от двух самок в стае. Принимая во внимание, что стая — это семья, состоящая из родителей и молодых, отберем только те стаи, которые можно отнести к правильным семьям, т.е. из общего числа особей в стае вычтем молодых и оставим

только родительскую пару, тогда из 108 стай лишь 12 (11%) можно отнести к правильным.

Рассмотрим наиболее не характерные для волка стаи — это East Fork (размер стай в отдельные годы составлял 19, 27, 29 особей), McLeod Lake (20 особей), Birch Creek (23 особи), Little Bear (23 особи) и Yanert (20 и 18 особей), учитя, что максимальный размер выводка составлял 9 особей, к этой категории отнесем и стаи размером более 11 особей.

Из 966 волков молодые составили всего лишь 343 особи или 36%. Следовательно, территории стай использовались для комфортного проживания взрослых особей.

**Таблица 3.** Минимальное количество родившихся щенков в стаях, по данным осеннего учета, в период многолетних наблюдений (по: Mech et al., 1998, с изменениями)

Стая	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	Суммарно	N	Значение	SD	SE
Headquarters	0	0	5	7	3	3	2	7	27	8	3.4	2.8	1.0
East Fork	2	2	12*	9	9	3	7	4	48	8	6.0	3.8	1.3
Clearwater	0	2	0	6					8	4	2.0	2.8	1.4
McLeod Lake	3	5	4	11*	5	4	5	37	7	5.3	2.6	1.0	
McLeodWest					4	8			12	2	6.0	2.8	2.0
Birch Creek	4	12*	2	1	3				22	5	4.4	4.4	2.0
Bearpaw	4								4	1	4.0	0.0	0.0
Windy Creek	3	0	5	9					17	4	4.3	3.3	1.9
Totek Hills	4								4	1	4.0	0.0	0.0
Ewe Creek	1	2	0	2					5	4	1.3	1.0	0.5
Chulitna	5								5	1	5.0	0.0	0.0
Pirate Creek	7								7	1	7.0	0.0	0.0
Castle Rocks	6								6	1	6.0	0.0	0.0
Highpower	5	3	5	3	3	3			19	5	3.8	1.1	0.5
McKinley River	0	1	5	4	2	1	13		6	2.2	1.9	0.8	
Stampede	5	6		0	0	0	11		5	2.2	3.0	1.3	
Little Bear	5	5		11*	6	3	30		5	6.0	3.0	1.3	
Foraker		4	3	3	3		13		4	3.3	0.5	0.3	
Chitsia		0	5	5	3	1	14		5	2.8	2.3	1.0	
Chilchukabena				3	3		6		2	3.0	0.0	0.0	
Slippery Creek				3	0		3		2	1.5	2.1	1.5	
Reindeer				3			3		1	3.0	0.0	0.0	
Yanert				0	6		6		2	3.0	4.2	3.0	
Thorotare					0	5	5		2	2.5	3.5	2.5	
Turtle Hill						5	3	8	2	4.0	1.4	1.0	
Savage					2	4	6	2	2	3.0	1.4	1.0	
Jenny Creek						4	4	1	4.0	0.0	0.0		
Сумма	2	28	64	52	53	53	54	37	343				
Размер образца	3	10	13	13	10	15	16	11		91			
Значение	0.7	2.8	4.9	4.0	5.3	3.5	3.4	3.4			3.8	2.8	0.3
SD	1.2	1.5	3.9	2.7	3.3	2.5	2.5	2.1					
SE	0.7	0.5	1.1	0.7	1.0	0.6	0.6	0.6					

Примечание: \* представляет два помета.

В ЦЛБЗ за период наблюдений количество взрослых особей (родителей семей) составило 270, а молодых — 442 или 62% (см. табл. 1), т.е. почти в 2 раза больше, чем в Денали. Значит, ресурсы территории семей используются в большей степени для выращивания, воспитания и обучения молодых особей, для поддержания численности популяции.

Предварительный анализ показывает, что участки обитания стай в Денали используются неэффективно, так как процент щенков во всех семьях (правильных и неправильных) составил от 13 до 78, в то время как в районе ЦЛБЗ эти показатели стабильно выше: от 33 до 83%. В летний период в ЦЛБЗ на семейной территории волка обитали только две взрослые особи плюс молодые (или же только семейная пара), и периодически оставляли следы одиночные особи.

В национальном парке Денали иная ситуация, и большие размеры стай в течение года. Почему? В чем смысл такой стратегии? Ведь пара волков в состоянии добыть даже взрослого лося в любой сезон года (Кочетков, 2012). Следует предположить, что рядом с семьями волков обитают и гибриды волка с собакой, ведь именно у них, в сравнении с жизнью семей волка в ЦЛБЗ, другая жизненная стратегия и социальная структура семьи.

Учитывая обозначенные различия, желательно переосмыслить результаты исследований экологии и поведения волка в местах его возможной гибридизации с собакой. Мич (Mech, 1999) на основании собственных исследований и анализа публикаций других авторов пришел к заключению, что молодые члены составляют временную часть стаи, долгосрочным же участником стаи является размножающаяся пара, а попытки спроектировать информацию о поведении групп неродственных невольных волков на семейные структуры стай в естественной среде обитания привели к серьезным недоразумениям. Такой подход, по его мнению, аналогичен попытке сделать выводы о динамике человеческой семьи на основе изучения людей в лагерях для беженцев.

Л.С. Рябов (Рябов, 1993), изучая жизнедеятельность одичавших собак, волка и его гибридов с собакой, обратил внимание на определенные особенности не только бродячих и одичавших собак, но и волко-собачьих гибридов. Так, при скрещивании волка-самца с собакой внешность гибридов варьировала в равной степени в сторону как одного, так и другого родителя. Внешне они не отличались от дворовых собак по размеру, коротконогости и окрасу. Часто отсутствовала зонарность волоса, на когтях были белые

пятна, на задних ногах присутствовал первый (прибылой) палец, клещеобразный прикус резцов, отмечались также не характерные для волка постановка ушей, форма и окрас хвоста, т.е. даже при общем облике волка встречаются отдельные признаки собаки.

Гибриды, рожденные в природе от волчицы и собаки, были больше похожи на волков по окрасу, форме тела и поведению. При повторном скрещивании гибридов с волками они утратили признаки собаки и приобрели волчий облик и способность охотиться на диких копытных. Несмотря на то что они использовали охотничьи приемы волков, наблюдались и различия, характерные для одичавших и безнадзорных собак. В Италии гибридный потомок ведет образ жизни волка: присутствие в стае, овладение территорией, взаимоотношения с другими волками, как и у любого волка (Boitani, 1983).

Гибриды волка и собаки в научной литературе называют волко-собачьи, что не совсем точно. Анализируя характеристики экологии, поведения и особенно семейной стратегии волка (Кочетков, 2023), автор пришел к заключению, что в природе обитает два вида гибридов: волко-собачьи (родженные волчицей) и собако-волчьяи (родженные собакой). Предстоит дальнейшее исследование особенностей экологии, поведения и образа жизни волко-собачьих и собако-волчьях гибридов.

Известно, что, согласно правилу сигнальной наследственности, происходит передача поведенческих навыков потомству через условный рефлекс подражания. В зависимости от того, какие навыки будут передаваться от родителей или группы, будет формироваться и дальнейшее поведение семей или групп гибридов волка и собаки. Например, в Воронежской обл. обитали две экологические группы бродячих и одичавших собак: охотники за дикими копытными и обитатели свалок с пищевыми отходами (Рябов, 1993). В первом варианте гибриды от волка и собаки станут охотниками, а во втором — падальщиками.

Собако-волчьяи гибриды не придерживаются жизненной стратегии волка на семейном уровне и живут по законам собачьей стаи. Конфликтуют с соседями и могут занимать их участок обитания. Даже в летний период продолжают жить в стае. Расселяются с семейной территории особи разных возрастов и в разное время года. Дисперсанты могут присоединиться к другой стае (Mech et al., 1998). Склонны к нападениям на более мелкую жертву, на домашних животных.

Если сравнивать экологическую нишу волка и одичавших собак, собако-волчьих гибридов, то основное отличие в функциональных особенностях в биоценозе. Несмотря на то что гибриды и собаки часто использовали приемы охоты волков, возле туши убитого ими оленя держались, как правило, до полного ее использования (Рябов, 1993). В ЦЛБЗ после того, как волки оставляли место успешной охоты, от убоя оставался желудок, шкура, незначительные остатки мяса на конечностях, ребрах, позвоночнике лося, подкармливая таким образом других животных биоценоза (Кочетков, 2012). Характерно, что гибриды и собаки начинали поедать еще живую жертву, а волки — нет (рис. 4).

С начала первой хватки и до последней жертвы пробежала 250 м. После этого лось прошел еще 160 м, 14 раз падал (при осмотре были обнаружены раны на груди, голове, плече, задних ногах, но все решила одна хватка, в результате которой у лося была порвана подключичная артерия). Волки вели себя возбужденно (13 лежек), но только наблюдали за агонией животного.

Волко-собачьи гибриды наследуют жизненные правила и стратегию семьи волков, отличающуюся от собак.

А.Д. Поярков (Поярков, 1986) и А.Г. Васильев (Васильев, 1986, 1989), изучая социальную орга-

низацию и экологию бродячих собак в Москве и одичавших собак в Молдавии, выявили следующие их особенности. Собаки живут в стаях, состоящих из семейной пары со щенками прошлого и предыдущего приплодов. К стае могут присоединяться взрослые неразмножающиеся особи, занимающие по отношению к паре подчиненное положение. В этом случае, помимо основной социальной организации первого уровня (семья, стая или отдельная особь), наблюдалась социальная организация и второго уровня — популяционная парцелла, состоящая из 5–6 групп. Характерная особенность парцеллы — на участке обитания одной доминирующей группы живут остальные группы, занимающие гораздо меньшие участки и положение, соподчиненное доминирующей взрослой паре, представляющей основное ядро.

Стай состояли из 3–12 особей, изредка 14–18 особей, а в одном из районов г. Кишинев обитало даже 27 собак: 8 самцов и 6 самок, остальные — молодые особи (в Денали (см. табл. 3) в четырех семьях приплод дали две самки). В Украине размер стай одичавших собак достигал 12–18 особей (Гурский, 1986). В Италии образовывали группы до 20–30 животных (Boitani, 1983).

В Саяно-Шушенском заповеднике в 1979–1984 гг. зимой большинство стай волка состояли

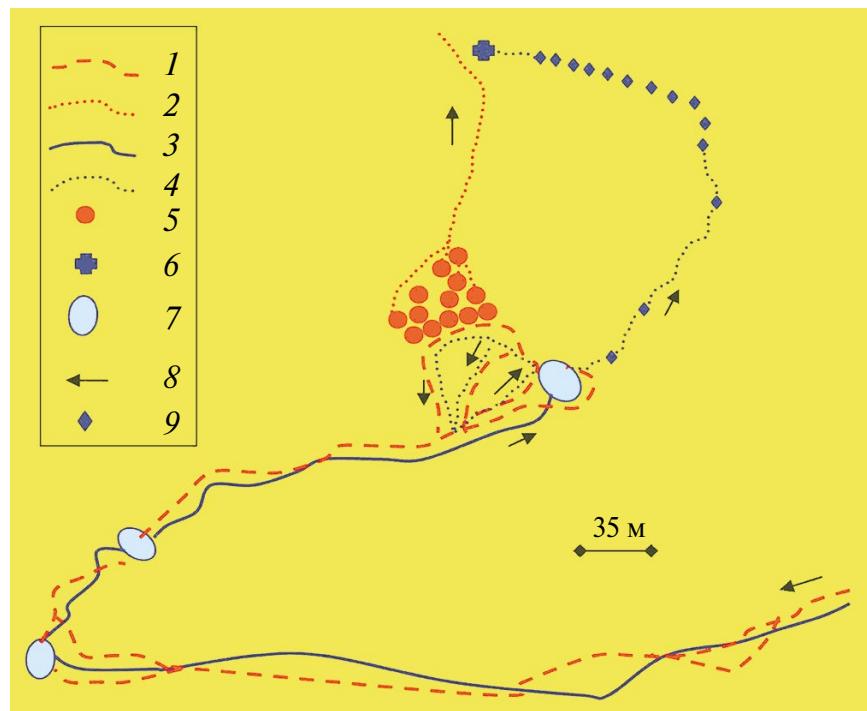


Рис. 4. Успешная охота семьи волка (7 особей) на лося (по: Кочетков, 2012). Условные обозначения: 1 — ход волков на махах, 2 — ход волков шагом; 3 — ход лося рысью и на махах; 4 — ход лося шагом; 5 — лежки волков; 6 — место гибели лося; 7 — утоптанные площадки; 8 — направление движения; 9 — места падения лося.

из 3–5 особей, лишь две стаи по 10 особей и одна — из 18 волков. Но в 1960-х гг. была зарегистрирована стая из 24 особей (Завацкий, 1986). Автор полагает, что это результат временного объединения 2–3 близких групп. Если социальная организация волка построена по семейному признаку и семьи придерживаются своих участков обитания, то объединяться могут только одичавшие собаки или гибриды волка с собакой.

По наблюдениям А. Данилкина (Данилкин, 1979), на Южном Урале гибридная семья (родители волк-самец и беспородная собака) летом образовывала стаю до 18 особей. При охотах на косуль стремились приблизится к жертве как можно ближе, в отдельных случаях до 15 м. Часть косуль были задавлены на лежках или рядом с ними. Преследовали жертву не далее 300–400 м, лишь в четырех случаях из про слеженных 34 преследование составило от 1 до 4 км. В березовых колках, прочесывая лес цепью, обнаруживший косуль гибрид подавал голос, а остальные с лаем устремлялись к нему, окружая мечущихся в панике животных; при коллективных охотах часть гибридов преследуют косуль также с голосом.

А.О. Соломатин (Соломатин, 1979) отмечает, что после истребления волка в Воронежском заповеднике его экологическую нишу заняли одичавшие собаки, а после их истребления — кабан. Собаки и кабаны нападали на ослабленных оленей и их телят: собаки хватали животное за ноги и круп, длительное время преследовали, а кабаны, хватали за ноги и били головой по ногам. Автор, указывая на отсутствие у собак и кабанов приемов быстрого умерщвления жертвы, приходит к заключению, что эти виды не могут качественно заменить волка в экологической нише. По мнению других специалистов, экологическую нишу волка могут заполнить бродячие и одичавшие собаки, а также их гибриды (Данилкин, 1979; Бибиков, Бибикова, 1985; Васильев, 1989; Суворов, 1989; Рябов, 1993; Юдин, 2013).

Но насколько правомерно это утверждение без доказательной базы и сравнительного анализа? Попробуем разобраться в этом вопросе, применяя новый подход к определению реализованной и фундаментальной ниш животных. В качестве примера рассмотрим реализованные ниши волка и лося.

Особенности реализованной трофической ниши волка по географическим зонам охарактеризуем по данным копрологического анализа или содержимого желудков погибших волков. Заметим, что ширина ниши будет неполной, так как исследователи или не ставили перед собой задачи максимально детализировать потребляемые вол-

ком корма до видового уровня, или же это было вызвано отсутствием репрезентативной методики при определении видовой принадлежности.

В пустыне Бетпак-Дала (Казахстан) ширина трофической ниши волка состояла из 36 видов животных и растений: архар, сайгак, джейран, коза, овца, лошадь, степная пищуха, заяц-толай, или песчаник, суслик желтый, суслик средний, суслик, тушканчик, серый хомячок, большая песчанка, гребенниковая песчанка, краснохвостая песчанка, полуденная песчанка, песчанка, слепушонка, общественная полевка, полевка, мелкие грызуны, степной хорь, лисица, корсак, еж ушастый, насекомоядные, крупные птицы, мелкие птицы, жаворонок, ящерицы, черепаха, змеи, жуки; костянки, злаки (Слудский, 1962).

В юго-западном чинке плато Устюрт (Туркменистан, Казахстан) — 21 вид: муфлон, сайгак, джейран, овца, коза, заяц-толай, желтый суслик, большая песчанка, краснохвостая песчанка, тушканчики, грызуны, лисица, корсак, перевязка, светлый хорь, птицы, пустынная черепаха, насекомые: чернотелки, саранчовые, жуки; злаки. Также отмечали в других регионах Казахстана в рационе волка каспийского тюленя, байбака, гуся серого, лысуху, сазана, моллюсков, красного сурка (Слудский и др., 1981).

В Северном Тянь-Шане (Казахстан) и Джунгарском Алатау (Кыргызстан, Казахстан, Узбекистан) — 32 вида: марал, косуля, сибирский горный козел, кабан, барсук, серый сурок, заяц-беляк, полевка-экономка, обыкновенная полевка, домовая мышь, полевая мышь, слепушонок, белка-телеутка, длиннохвостый суслик, лисица, каменная куница, бурый медведь, крупный рогатый скот, лошадь, овца, коза, собака, птицы, насекомые, растения, боярышник, красная пищуха, арктическая буровзубка, улар; шиповник, яблочки, дикий абрикос (Федосенко и др., 1978).

В Киргизии (Чаткальский хребет, Терской Ала-Тоо, центральный Тянь-Шань) — 68 видов: кабан, архар, центрально-азиатский горный козел, косуля, заяц-толай, пищуха большеголовая, белка, лисица, волк, медведь, барсук, дикобраз, собака, корова, як, осел, овца, коза, лошадь, суслик реликтовый, серый сурок, длиннохвостый сурок, сурок Мензбира, лесная соня, туркестанская крыса, гребенниковая песчанка, серый хомячок, мышь лесная, обыкновенная слепушонка, тянь-шаньская полевка, серебристая полевка, арчовая полевка, узкочерепная полевка, обыкновенная полевка, землеройка, еж, уж водяной, полоз, желтопузик, разноцветная ящерица, улар, кеклик, врановые, мелкие воробьиные, жестокрылые, саранчовые, цикадовые, уховертки, а также гнезда ос и яйца птиц;

из 68 — 16 видов: растительные корма, в том числе осоки, злаки (Вырыпаев, Воробьев, 1983).

В юго-западных и южных районах Приморья — 12 видов: пятнистый олень, кабан, косуля, кабарга, барсук, енотовидная собака, лисица, колонок, заяц маньчжурский, изюбрь, дальневосточный кот, фазан (Юдин, 2013).

На Онежском п-ове — 14 видов: лось, заяц-беляк, ондатра, бобр речной, полевки, медведь, глухарь, рябчик, водоплавающие птицы, кукша, рыба, насекомые (жуки); семена, зеленые части растений (Руковский, Куприянов, 1972).

В Псковской обл. — 15 видов: лось, кабан, заяц-беляк, ондатра, мышевидные грызуны, енотовидная собака, лисица, куница, барсук, собака, овца, коза, тетерев, рыбы; осока (Данилов и др., 1979).

В заповедниках ширина и состав ниш по опубликованным данным выглядели следующим образом. В Дарвинском заповеднике — 18 видов: лось, заяц-беляк, полевки, птицы, земноводные, овца, теленок, жеребенок, корова, лошадь, собака, лисица, енотовидная собака, рыбы; злаки, осоки, черника, брусника (Калецкая, 1973). В Беловежской Пуще — 15 видов: кабан, косуля, олень, лось, лошадь, овца, крупный рогатый скот, заяц-русак, мышевидные, белка, хищные звери, птицы; осоки, злаки, черника (Гаврин, Донауров, 1954). В Саяно-Шушенском заповеднике — 8 видов: марал, горный козел, косуля, кабан, кабарга, мышевидные грызуны; кедровый орех, растения (Завацкий, 1986). В Кавказском заповеднике — 13 видов: олень, тур, серна, кабан, мышевидные грызуны, зубр, медведь, птицы, насекомые; хвоя, трава, ягоды, плоды (Кудактин, 1986).

В ЦЛБЗ ширина трофической ниши популяционной группировки волка по результатам копрологического анализа за период 1975–2022 гг. ( $n = 1228$ ) отражена 39 компонентами: лось, кабан, заяц-беляк, бобр, полевки, белка, куница, норка (европейская и американская), лисица,

енотовидная собака, барсук, мышевидные грызуны, крот, собака, теленок, овца, свинья, коза, корова, лошадь, кошка, крыса, глухарь, тетерев, рябчик, курица, птицы, лягушка, гадюка; малина, овес, рябина, яблоки, черника, осока, злаки, трава, мох сфагнум, скорлупа яиц, обертка от колбасы (рис. 5).

Зарегистрированы также случаи успешной охоты на молодого медведя, выдру, бурозубку, рыбу, домашних гусей, выявлено наличие остатков жуков в экскрементах, следовательно, ширина трофической ниши включает, как минимум, 45 компонентов.

Наблюдаются различия в ширине реализованной трофической ниши и в семьях волка. Так, в ЦЛБЗ она варьировала от 12 до 24 объектов (Кочетков, 2014). На рисунках 6 и 7 показаны результаты копрологического анализа двух семей — Белейкинской ( $n = 76$ ) и Соловатской ( $n = 319$ ).

Ниши семей различались не только по ширине, но и по величине нагрузки на базовые виды — лося, кабана и зайца-беляка. Аналогичная ситуация наблюдалась и в других регионах, например, в Кавказском заповеднике ширина трофической ниши в трех семьях: Уруштен, Алоус и Умпрыр — составила 8, 9 и 8 компонентов. В первой семье базовые виды — олень и тур, во второй — олень и кабан, в третьей — олень, кабан и мышевидные грызуны. Доля оленя в этих семьях варьировала от 40 до 61% (Кудактин, 1978).

При определении фундаментальной ниши, кроме указанных выше компонентов реализованных ниш, автором добавлены и другие виды, указанные в опубликованных материалах исследований (Волк: происхождение..., 1985).

Следовательно, ширину фундаментальной трофической ниши биологического вида *Canis lupus* в пределах ареала обитания в бывшем СССР составили 208 компонентов: агама, алыча, арбуз, арктическая бурозубка, архар,



Рис. 5. Ширина реализованной трофической ниши популяционной группировки волка в ЦЛБЗ ( $n = 39$ ).

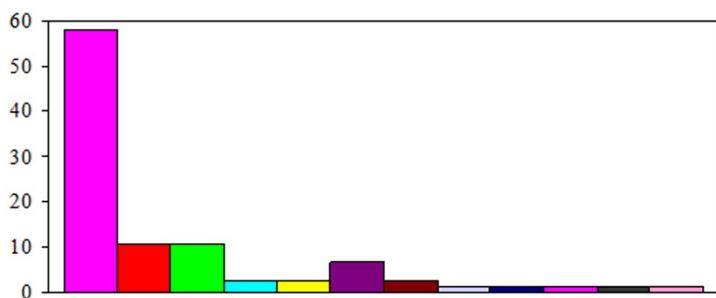


Рис. 6. Ширина реализованной трофической ниши Белейкинской семьи волка в ЦЛБЗ ( $n = 12$ ). Обозначения, как на рис. 5.

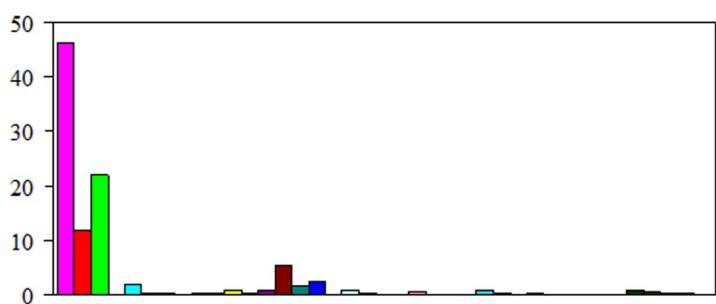


Рис. 7. Ширина реализованной трофической ниши Столоватской семьи волка в ЦЛБЗ ( $n = 24$ ). Обозначения, как на рис. 5.

арчовая полевка, байбак, барсук, барханная кошка, белая куропатка, белка, белка-телеутка, бобр речной, большая песчанка, боярышник, брусника, бук, буровзубка, бурундук, бухарский олень, водоплавающие птицы, водяная крыса, врановые птицы, выдра, гадюка, глухарь, гнезда ос, горный козел, гребенщиковая песчанка, груша, гусь домашний, гусь серый, гюрза, дальневосточный кот, джейран, дикий абрикос, дикобраз, длиннохвостый сурок, домовая мышь, дыня, еж, еж ушастый, енотовидная собака, жаворонок, желтопузик, жеребенок, жестокрылые, жуки, заяц беляк, заяц маньчжурский, заяц песчаник, заяц русак, землеройка, земноводные, злаки, змеи, зубр, изюбрь, кабан, кабарга, калина, каменная куница, каспийская нерпа, каспийский тюлень, кедровый орех, кеклик, колонок, коза, корова, корсак, костянки, косуля, кошка, красная пищуха, красный сурок, краснохвостая песчанка, крот, крупные птицы, крушина, крыса, кукша, кукуруза, лесная куница, курица, ланьши, лемминг, лесная соня, лисица, лось, лошадь, лох, лягушка, лысуха, малина, марал, майский жук, медведь, мелкие воробышные, мелкие грызуны, мелкие птицы, моллюски, мох сфагнум, мышевидные грызуны, мышь лесная, норка

европейская, норка американская, нутрия, обертка от колбасы, общественная полевка, обыкновенная нерпа, обыкновенная полевка, обыкновенная слепушонка, овес, овца, олень, ондатра, осел, осоки, Палласов щитомордник, перевязка, песец, песчанка, пищуха большешухая, подсолнечник, полевая мышь, полевка-экономка, полевка, полуденная песчанка, полоз, прямокрылые, птицы, пятнистая кошка, пятнистый олень, разноцветная ящерица, растения, 16 видов растений, рыба, рябина, рысь, рябчик, сазан, сайгак, саранча, свинья, северный олень, семена, серна, серая полевка, серебристая полевка, серый сурок, серый хомячок, сибирский горный козел, слепушонок, снежный баран, собака, сурок Мензбира, степная пищуха, степной хорек, суслик желтый, суслик реликтовый, суслик средний, суслик, таймень, тарбаган, теленок, тетерев, тундровая куропатка, тур, туркестанская крыса, тушканчики, тянь-шанская полевка, хаус, хищные звери, хомяк, хорек степной, шакал, шелковица, шиповник, фазан, черепаха, черника, чернотелки, черный паслен, центрально-азиатский горный козел, цикадовые, уж водяной, узкочерепная полевка, улар, уховертки, яблоки, яйца птиц, як, ящерицы.

Для сравнения рассмотрим особенности трофической ниши лося. На уровне популяционных группировок на примере исследований в заповедниках в состав реализованной ниши в Печоро-Илычском заповеднике вошли более 70 видов растений, в Дарвинском — 75–80, в Беловежской Пуще, Березинском и Припятском — не менее 31, в Приокско-Террасном — 62, в Окском — 46, в Мордовском — 133, в Сихотэ-Алинском заповеднике — не менее 43 (Филонов, 1983). Как и у волка, варьирование ширины реализованной трофической ниши у лося связано с региональными особенностями.

Согласно данным (Калецкий, 1978), фундаментальную трофическую нишу лося составляют 12 наименований хвойных деревьев, 33 — лиственных, 60 — кустарников, 240 — трав и кустарничков и 8 — грибов, водорослей, мхов, лишайников, т.е. 353 компонента. Но это неполный список, так как, например, 167 видов ив, встречающихся в бывшем Советском Союзе, большинство исследователей фиксируют как ивы вообще. Аналогично и с березами, рябинами, крушинами, осоками, грибами и частью других растений. Следовательно, если полностью идентифицировать потребляемые лосем корма до видового уровня, то ширина фундаментальной ниши может быть существенно больше.

Разделив всю территорию СССР на восемь условных географических районов, автор отмечает, что каждому из них свойствен свой набор кормов. Поедание лосями липы установлено в пяти, а ольхи — в шести районах. Из всего количества известных кормов лишь 50 видов отмечены в четырех. Из 50: 11 видов учтены в восьми районах, 3 — в семи, 8 — в шести, 11 — в пяти и 17 — в четырех районах. Если даже между географическими районами, которые населяет не одна популяция лося, различия существенны, то вариабельность ширины реализованных ниш популяций или популяционных группировок лося может быть выше.

Следовательно, для волка и лося характерны одинаковые особенности в динамике ширины реализованных трофических ниш. Это связано с адаптацией видов к региональным особенностям биогеоценозов без нарушения функциональной связи с базовыми видами.

Вероятно, для каждого вида животных и растений характерна своя функциональная связь в биогеоценозе, проявления которой намного глубже, чем мы воспринимаем на современном уровне наших знаний. Для волка — это копытные животные, для лося — хвойные и лиственные деревья. Волк адаптирован к добыче региональных видов копытных, а лось приспособлен

выдерживать большое количество терпентинов, содержащихся в хвое сосны и можжевельника, а также дубильных веществ в коре ивы, осины и рябины — без последних животное погибает (Верещагин, 1967). Отсутствие в корме эфирных масел, алкалоидов и других соединений ведет к гипофункции эндокринной системы.

Кроме того, волку и лосю присущи и другие особенности пищевого поведения: при заметном снижении численности лося увеличивается настороженность последнего, в результате чего процент успешных охот хищника заметно снижается.

В любом биоценозе для вида характерна сезонно-временная динамика экологической ниши. Л.М. Баскин (Баскин, 1984) на основании литературных источников проанализировал биотическое размещение лося в разных регионах, отличающихся кормностью и защитностью угодий, глубиной снежного покрова и микроклиматом. В Карелии при глубокоснежье лоси держатся в ельниках; на Печоре — в хвойных молодняках на террасах рек; в Ленинградской обл. — в сосновых молодняках и борах с можжевеловым подлеском; в Псковской и Новгородской обл. — в наиболее кормных и мозаичных местообитаниях: закустаренных сенокосах, зарастающих вырубках, сосновых молодняках, приручьевых ивняках; в Дарвинском заповеднике — на вырубках, гарях, лесных полянах, молодых сосняках и реже в березняках и осинниках.

При этом, вероятно, если меняется характер распределения популяционной группировки лося, то вслед за этим происходят изменения не только в пространственной, но и в трофической нишах волка.

Как уже указывалось выше, есть мнение, что освободившуюся нишу волка могут занимать одичавшие собаки и их гибриды с волком. Если экологическая ниша многомерна, то только при совпадении всех ее показателей между волком и гибридами правомерно это утверждение. Рассмотрим это вкратце на примере социальной, пространственной и поведенческой экологических ниш.

### Социальная ниша

Основу популяций волка составляют семьи, пары и одиночные особи. Размер семьи ограничен размерами выводка и в ЦЛБЗ не превышает 12 особей (по опубликованным данным других авторов — до 15–18 особей, но они предполагают состав семьи из пары взрослых, молодых и полузврелых особей). Каждой социальной единице изначально предопределено свое функциональное значение не только в популя-

ции, но и в биоценозе. Семья пополняет популяцию подготовленными к самостоятельной жизни молодыми особями, которые, оставляя родительский участок обитания, не входят в состав других семей (стай), а создают брачную пару. Пара объединяет особей с определенными навыками и правилами, приобретенными при жизни с родителями, закладывая основу будущей семьи. Одиночные особи являются определенным резервом популяции. Эти популяционные ячейки оказывают разный хищнический пресс на видовой и количественный состав жертв.

Основу же стай (семей) гибридов составляют разновозрастные самцы, самки и молодые особи от одной или нескольких самок. В Воронежской обл., по наблюдениям Л.С. Рябова (Рябов, 1993), в состав 14 зарегистрированных в разное время года стай входили волки и их гибриды. Размер стай — от 2 до 12 особей. Количество волков и гибридов в стаях составляло 1:1; 2:1; 2:2; 4:1; 3:2; 3:6; 2:10 и 1:6. В основном это были родственные стаи и вместе с волчицей сюда входили полувзрослые волки, молодые гибриды и иногда взрослые самцы волков. Размеры таких стай могут достигать 29 и даже более особей. Расселяющиеся особи из таких стай могут войти в состав другой стаи; покинуть стаю могут особи разного возраста и в любое время года.

#### Пространственная ниша

Ширина пространственной экологической ниши волка вариабельна, как на семейном, так и на популяционном уровнях. Для волка характерно постепенное освоение семейного участка обитания по мере взросления волчат. В ЦЛБЗ в весенне-летний период ширина ниши незначительна, увеличивается в летне-осенний сезон и достигает максимума в зимнее время. Такая динамика характерна для всех семей, различия только в темпе расширения, обусловленного степенью обеспечения кормовыми ресурсами семьи. В период низкой численности волка ширина пространственной ниши популяции была больше — 1100–1200 км<sup>2</sup> (размер участка обитания семьи), чем при высокой численности этого хищника — 135–500 км<sup>2</sup> (Кочетков, 2015). В национальном парке Денали ширина ниши составила 500–2500 км<sup>2</sup>. Существенны были колебания ширины ниши среди 33 стай в много-летнем аспекте — 88–4335 км<sup>2</sup> (Mech et al., 1998, p. 45, table 2.5). Среди радиомеченных особей 83% были серого цвета, 9% — черного и 5% — другого окраса. Можно предположить, что такие отклонения указывают на присутствие гибридных особей в популяции.

Следует учитывать не только пространственное размещение особей (семей), но и степень нагрузки на виды животных в трофической цепи волка. Если в летне-осенний период добывают пищу у волков пара особей, то у собако-волчьих гибридов и одичавших собак — стая разного количественного и возрастного состава, поэтому эффективность использования кормового потенциала участка обитания у волков выше, чем у гибридов. На первом месте у них интересы семьи (вырастить, воспитать и обучить волчат), а у гибридов — интересы стаи.

В ЦЛБЗ семейный участок обитания родительской пары волков подготовленные к самостоятельной жизни особи покидают в возрасте 11–13 месяцев в апреле–первой половине мая, таким образом способствуя снижению давления на кормовые ресурсы.

У гибридов особенности дисперсии иные. На ниже приведенных примерах среди семей волков, предполагаем, были и стаи с гибридными особями.

В Миннесоте (Gese, Mech, 1991) из 316 радиомеченных волков 75 особей (24%) были идентифицированы как расселившиеся (среди них взрослые, полувзрослые и молодые составили соответственно 8, 75 и 16%). Пик дисперсии отмечен в марте–апреле и октябре–ноябре, а наибольшее количество особей, покинувших семью, было в возрасте 11–12 и 17–19 месяцев.

На Аляске среди радиомеченных особей расселилось 28% волков: в группе взрослых — 26% от помеченных особей, полувзрослых — 22%, молодых — 30% (Ballard et al., 1987). Пик дисперсии отмечен в апреле–июне и октябре–ноябре.

В национальном парке Глейшер (Монтана) из 58 помеченных волков 31 особь (54%) покинула территорию семьи. Пик дисперсии наблюдался в январе–феврале и мае–июне, а средний возраст мигрантов — 28.7 (самцы) и 38.4 (самки) месяцев (Boyd, Pletscher, 1999).

В национальном парке Денали среди радиомеченных волков 56 особей (28%) покинули территории своих стай, а 41 особь (21%) — район исследования (Mech et al., 1998). Пик расселения наблюдался в апреле–мае, а возраст основной части дисперсантов — 1–3 года.

В приведенных выше примерах указаны пики дисперсии, но особи разных возрастных групп покидали территорию стаи (семьи?) в любое время года. Часть меченых особей покидала территорию семьи в возрасте 11–12 месяцев в марте–апреле, апреле–мае, что характерно для семей волка. Другие особи разного возраста рас-

селились из участка обитания в другие месяцы, что характерно для стай гибридов.

Расселившиеся особи волков создают новые пары, а затем формируют семьи. Согласно данным радиомеченья, расселившиеся (гибридные?) особи могут входить в состав других стай, вести одинокий образ жизни или же возвращаться к своей стае (Fritts, 1983; Mech et al., 1998).

### Поведенческая ниша

Каждый вид животного не только занимает определенное место в трофической структуре экосистемы, но и выполняет характерные для него функции. Основные объекты охот волка — копытные животные, взаимоотношения с которыми строятся на паритетных условиях. В основе охот лежит интеллектуальный аспект как хищника, так и жертвы. При снижении численности жертвы растет ее настороженность, меняется поведение и это затрудняет возможность волка приблизиться на расстояние успешной атаки. В свою очередь хищник не меняет приемы охот, для него нехарактерно длительное преследование (Kochetkov, 2024).

Собаки и гибриды используют не только приемы охот волка, но и вносят изменения, нарушающие паритет взаимоотношений между хищником и жертвой. Могут преследовать жертву длительное время до успешного завершения, часто с голосом, что облегчает участникам охоты определить нужную позицию для атаки. При таком варианте повышенная настороженность жертвы не является защитным барьером от хищника.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно многолетним исследованиям в Центрально-Лесном биосфера заповеднике, основу популяционной группировки волка составляли семьи, состоящие из родителей и только молодых особей. К такому же выводу привел анализ зарубежных исследований в этом направлении (Mech, 1999). Но высказанные причины появления стай волков с иной социальной структурой у нас разные: появление гибридных стай, с одной стороны, и изменения в семьях волков под влиянием антропогенного пресса, вызвавшего нарушения в популяционной структуре, — с другой.

Волко-собачьи гибриды генетически наследуют особенности жизненной стратегии волка, а собако-волчьи — смешанный вариант: частично от волка и большей частью от собаки. Для изъятия из экосистем собако-волчьих гибридов

можно использовать в диагностических целях следующие особенности: живут разновозрастной стаей (парцеллой) в течение года; дисперсия разновозрастных особей из стаи наблюдается не только в апреле—мае, но и в другие месяцы; могут входить в состав других стай или вновь возвращаться в стаю; в охотах на копытных животных используют способы, не характерные для волка; не имеют барьеров, сдерживающих от полного истребления жертвы и не соблюдают паритет взаимоотношений между хищником и жертвой.

Ширина реализованных трофических ниш популяций волка и лося отражает региональные особенности обитания, а фундаментальная ниша — генетически закрепленное место вида в биогеоценозе. Ширина реализованных ниш волка весьма лабильна не только на уровне популяций, популяционных группировок, но и на уровне семей.

Предложенный новый подход в исследованиях фундаментальной и реализованной ниш на примере популяций волка и лося может быть применим и к другим видам. Полученные результаты исследований всех подниш мы сможем вводить в программы для построения моделей фундаментальной и реализованной ниш.

Сравнительный анализ социальной, пространственной и поведенческой ниш семей волка, одичавших собак и гибридных стай показал, что они занимают разные экологические ниши. Следовательно, заменить функционально семьи волка в природных экосистемах гибридные стаи не могут.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарю авторов публикаций из списка литературных источников в данной статье. Особенно признателен авторам книги “The Wolves of Denali” L. David Mech, Layne G. Adams, Thomas J. Meier, John W. Burch and Bruce W. Dale за разносторонние исследования экологии и поведения семей волка и **Льву Серафимовичу Рябову** за глубокие исследования экологии и поведения одичавших собак и гибридов волка с собакой, так актуальные сегодня. Без их исследований не было бы и этой публикации. Автор признателен редакции журнала “Успехи современной биологии” за добросовестное исполнение своих обязанностей, тактичность и понимание важности публикации этой статьи.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета учреждения и в рамках государ-

ственного задания по теме “Динамика явлений и процессов в южнотаёжном комплексе Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника” (1-22-87-1). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют экспериментальные исследования животных или человека.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов П.В.** О численности и биологии волка в Читинской области // Экология, поведение и управление популяциями волка / Ред. Д.И. Бибиков. М.: Всесоюз. териол. общ-во, 1989. С. 13–16.
- Бараташвили Т.К.** Волк в Грузии (экологические основы регулирования численности). Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела, 1983. 27 с.
- Баскин Л.М.** Лось // Животный мир южной тайги. Проблемы и методы исследования / Ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1984. С. 45–73.
- Бибиков Д.И., Бибикова Л.А.** Волки и собаки в заповедниках // Социально-экономические и экологические аспекты совершенствования деятельности заповедников / Ред. А.М. Амирханов, В.В. Дежкин. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1985. С. 106–109.
- Бибиков Д.И., Кудактин А.Н., Филимонов А.Н.** Использование территории, перемещения // Волк: происхождение, систематика, морфология, экология / Ред. Д.И. Бибиков. М.: Наука, 1985. С. 415–431.
- Бондарев А.Я.** Волк юга Западной Сибири и Алтая. Барнаул: БГПУ, 2002. 175 с.
- Буневич А.Н.** Стационарное размещение и структура популяции волков Беловежской пущи // Экология, поведение и управление популяциями волка / Ред. Д.И. Бибиков. М.: Всесоюз. териол. общ., 1989. С. 34–40.
- Васильев А.Г.** Пространственно-этологическая структура группировок одичавших собак // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. общ. (Москва, 27–31 января 1986 г.). М.: АН СССР, 1986. Т. 2. С. 126–127.
- Васильев А.Г.** Социальная структура одичавших собак в Молдавии // Экология, поведение и управление популяциями волка / Ред. Д.И. Бибиков. М.: Всесоюз. териол. общ-во, 1989. С. 41–45.
- Верещагин Н.К.** Геологическая история лося и его освоение первобытным человеком // Биология и промысел лося / Ред. В.Е. Соколов. М.: Ростсельхозиздат, 1967. С. 3–37.
- Волк:** происхождение, систематика, морфология, экология / Ред. Д.И. Бибиков. М.: Наука, 1985. 606 с.
- Вырыпаев В.А., Воробьев Г.Г.** Волк в Киргизии. Эколо-го-географический очерк. Фрунзе: Илим, 1983. 91 с.
- Гаврин В.Ф., Донауров С.С.** Волк в Беловежской пуще // Зоол. журн. 1954. Т. 33 (4). С. 909–924.
- Гурский И.Г.** Определение возраста волка (*Canis lupus*) по черепу // Вестн. зоол. 1973. Т. 3. С. 55–59.
- Гурский И.Г.** Гибридизация волка с собакой в природе // Бюл. МОИП. 1975. Т. 80. С. 131–136.
- Гурский И.Г.** Бродячие собаки, волк и волко-собачьи гибриды // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. общ. (Москва, 27–31 января 1986 г.). М.: АН СССР, 1986. Т. 3. С. 43–44.
- Данилкин А.** Охота волчье-собачьих гибридов на косуль // Охота охот. хоз. 1979. Т. 3. С. 18–19.
- Данилов П.И., Русаков О.С., Туманов И.Л.** Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 163 с.
- Завацкий Б.П.** Роль волка в биоценозах Саяно-Шушенского заповедника // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников / Ред. А.М. Амирханов, А.К. Федосенко. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. С. 35–54.
- Зворыкин Н.А.** Повадки животных. М.: Медгиз, 1939. 171 с.
- Одум Ю.П.** Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Калецкий А.А.** Лось // Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесн. промышл., 1978. С. 87–129.
- Калецкая М.Л.** Волк и его роль как хищника в Дарвинском заповеднике // Тр. Дарвин. гос. заповед. Вып. 11. Вологда: СЗКН, 1973. С. 175–246.
- Калецкая М.Л., Филонов К.П.** Стойность волка (*Canis lupus*) в Дарвинском заповеднике // Зоол. журн. 1987. Т. 66. С. 1230–1238.
- Каспарсон А.А., Литвинова Е.М., Эрнандес-Бланко Х.А.** Всплеск акустической активности в молчаливой семейной группе волков // Териофауна России и сопредельных территорий / Мат. междунар. совещ. (Москва, 31 января – 2 февраля 2007 г.). М.: КМК, 2007. С. 189.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е.** Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
- Козлов В.В.** Методика количественного учета волка // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных / Ред. А.Н. Формозов. М.: АН СССР, 1952. С. 105–124.
- Кочетков В.В.** Волк (*Canis lupus*) и лось (*Alces alces*): умерщвление жертвы // Успехи соврем. биол. 2012. Т. 132 (3). С. 259–267. [Kochetkov V.V. Wolf

- (*Canis Lupus*) and Elk (*Alces alces*): the killing of prey // Biol. Bull. Rev. 2012. V. 2 (6). P. 479–486.]
- Кочетков В.В.** Особенности питания семей волка (*Canis lupus* L.) в Центрально-Лесном заповеднике // Современные тенденции развития особы охраняемых природных территорий / Мат. науч.-практ. конф., посвященной 20-летию Государственного природного заповедника “Полистовский” (Бежаницы, Псковская область, 9–11 октября 2014 г.). Великие Луки: Великолукская городская типография, 2014. С. 92–98.
- Кочетков В.В.** Филопатрия и дисперсия в популяции волка // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 3. С. 388–397. [Kochetkov V.V. Philopatry and dispersal in the wolf population (*Canis lupus* L.) // Cont. Probl. Ecol. 2015. V. 8 (3). P. 317–325.]
- Кочетков В.В.** Волк (*Canis lupus* L.) как модель в исследованиях структурно-функциональной иерархии жизненной стратегии вида // Успехи соврем. биол. 2023. Т. 143 (6). С. 587–594. <https://doi.org/10.31857/S0042132423060054>
- EDN: CPPRSK. [Kochetkov V.V. The wolf (*Canis lupus* L.) as a model in studies of the structural and functional hierarchy of the species life strategy // Biol. Bull. Rev. 2023. V. 13 (3). P. 313–320. [https://doi.org/10.1134/S2079086423090062\].\]](https://doi.org/10.1134/S2079086423090062)
- Кудактин А.Н.** Об избирательности охоты волка на копытных в Кавказском заповеднике // Бюл. МОИП. 1978. Т. 83. Вып. 3. С. 19–28.
- Кудактин А.Н.** Территориальное размещение и структура популяции волка в Кавказском заповеднике // Бюл. МОИП. 1979. Т. 84. Вып. 2. С. 56–65.
- Кудактин А.Н.** Взаимоотношения волка и копытных в Кавказском заповеднике // Экология, охрана и использование хищных млекопитающих в РСФСР / Ред. В.А. Забродин, К.П. Филонов. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1982. С. 65–70.
- Кудактин А.Н.** Влияние волка на копытных в Кавказском заповеднике // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников / Ред. А.М. Амирханов, А.К. Федосенко. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. С. 21–35.
- Павлов М.П.** Волк. М.: Лесн. промышл., 1982. 208 с.
- Поярков А.Д.** Парцеллярная организация у бродячих собак // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. общ-ва (Москва, 27–31 января 1986 г.). М.: АН СССР, 1986. С. 157–158.
- Пузанский В.Н.** Борьба с волком в Читинской области // Экология, поведение и управление популяциями волка / Ред. Д.И. Бибиков. М.: Всесоюз. териол. общ-во, 1989. С. 143–146.
- Руковский Н.Н., Куприянов А.Г.** Некоторые особенности распространения и питания волка на Онежском полуострове // Зоол. журн. 1972. Т. 51 (10). С. 1593–1596.
- Рябов Л.С.** Волко-собачьи гибриды в Воронежской области // Бюл. МОИП. 1973. Т. 78. С. 25–39.
- Рябов Л.С.** Последствия нарушения структуры популяций волка // Волк: происхождение, систематика, морфология, экология / Ред. Д.И. Бибиков. М.: Наука, 1985. С. 431–446.
- Рябов Л.С.** Волки Черноземья. Воронеж: ВГУ, 1993. 167 с.
- Сабанеев Л.П.** Волк. М.: А. Торлецкий и Ко, 1877. 331 с.
- Слудский А.А.** Взаимоотношения хищников и добычи (на примере антилоп и других животных и их врагов) // Тр. Инст. Зоол. АН КазССР (Алма-Ата). 1962. Т. 17. С. 24–143.
- Слудский А.А., Фадеев В.А., Федосенко А.К.** Волк — *Canis lupus* Linnaeus, 1758 // Млекопитающие Казахстана / Ред. Е.В. Гвоздева, Е.И. Страутман. Алма-Ата: Наука, 1981. Т. 3. Ч. 1. С. 8–57.
- Соколов А.А.** Волк. М.: Заготиздат, 1951. 88 с.
- Соловьев А.М.** Волк и его истребление. М.: Охотник, 1925. 93 с.
- Соломатин А.О.** Экологическая ниша волка в Усманском бору // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих / Ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1979. С. 140–142.
- Суворов А.П.** Волк в Красноярском крае // Экология, поведение и управление популяциями волка / Ред. Д.И. Бибиков. М.: Всесоюз. териол. общ-во, 1989. С. 159–165.
- Федосенко А.К., Жиряков В.А., Грачев Ю.А.** Материалы по экологии и поведению волка в Северном Тянь-Шане и Джунгарском Алатау // Бюл. МОИП. 1978. Т. 83 (3). С. 5–18.
- Филонов К.П.** Лось. М.: Лесн. промышл., 1983. 248 с.
- Чувашов Г.И.** Воздействие авиаотстрела на популяцию волка Гыданского полуострова // Экология, поведение и управление популяциями волка / Ред. Д.И. Бибиков. М.: Всесоюз. териол. общ-во, 1989. С. 174–179.
- Юдин В.Г.** Волк Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2013. 412 с.
- Ballard W.B., Whitman J.S., Gardner C.G.** Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska // Wildlife Monogr. 1987. V. 98. P. 3–54.
- Boitani L.** Wolf and dog competition in Italy // Acta Zool. Fennica. 1983. V. 174. P. 259–264.
- Boitani L., Ciucci P.** Comparative social ecology of feral dogs and wolves // Ethol. Ecol. Evol. 1995. V. 7. P. 49–72.
- Boyd D.K., Pletscher D.H.** Characteristics of dispersal in a colonizing wolf population in the Central Rocky Mountains // Wildlife Manag. 1999. V. 63 (4). P. 1094–1108.
- Elton C.** Animal ecology. L.: Sidgwick & Jackson, 1927. 207 p.
- Fritts S.H.** Record dispersal by a wolf from Minnesota // J. Mammal. 1983. V. 64. P. 166–167.

- Fuller T.K., Mech L.D., Cochrane J.F. Wolf population dynamics // *Wolves: behavior, ecology and conservation* / Eds L.D. Mech, L. Boitani. Chicago, London: Univ. Chicago Press, 2003. P. 161–191.
- Gese E.M., Mech L.D. Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989 // *Can. J. Zool.* 1991. V. 69. P. 2946–2955.
- Gipson P.S., Ballard W.B., Nowak R.M. et al. Accuracy and precision of estimating age of gray wolves by tooth wear // *Wildl. Manag.* 2000. V. 64. P. 752–758.
- Grinnell J. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley // *Univ. Calif. Publ. Zool.* 1914. V. 12. P. 51–294.
- Hutchinson G.E. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 1957. V. 22. P. 415–427.
- Hutchinson G.E. The niche: an abstractly inhabited hypervolume // *The ecological theatre and the evolutionary play*. New Haven: Yale Univ. Press, 1965. P. 26–78.
- Kochetkov V.V. Cognitive and intellectual behavior of a wolf (*Canis lupus* L.): barriers preventing consuming the elk (*Alces alces*) population by a predator // *Biol. Bull. Rev.* 2024. V. 14 (2). P. 177–189. <https://doi.org/10.1134/S207908642402004X>
- Mech L.D. The wolves of Isle Royale. *Natl. Park US*, 1966. 210 p.
- Mech L.D. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs // *Canad. J. Zool.* 1999. V. 77. P. 1196–1203.
- Mech L.D., Adams L.G., Meier T.J. et al. The wolves of Denali. L.: Univ. Minnesota Press, 1998. 225 p. <http://www.npwrc.usgs.gov/resource/mammals/alstat/index.htm> (Version 16.05.2000)
- Nowak R. The red wolf in Louisiana // *Wildlife*. 1967. V. 42 (1). P. 73–79.
- Soldatovic B., Tolksdorf M., Reichstein H. Der Chromosomensatz bei verschiedenen Arten der Gattung *Canis* // *Zool. Anz.* 1970. Bd. 134. S. 155–167.
- van Ballenberghe V. Extraterritorial movements and dispersal of wolves in southcentral Alaska // *J. Mammal.* 1983. V. 64. P. 168–171.

## Wolf (*Canis lupus* L.), Wolf-Dogs (*C. lupus* × *C. familiaris*), Dog-Wolf (*C. familiaris* × *C. lupus*) Hybrids and Ecological Niche

V. V. Kochetkov

*Central Forest State Natural Biosphere Reserve, Tver region, Neliidovsky district, Russia*

*e-mail: kvaldai@mail.ru*

Long-term studies (1975–2023) in the Central Laboratory of the Ecology of the wolf population group using original methods confirm that the family consists of parents and only young individuals (up to 1 year). A different social structure is typical for packs with wolf-dog hybrids. Based on publications about stray (feral) dogs and their hybrids with wolves, the author proposed to identify hybrid packs as wolf-dog (female — wolf) and dog-wolf (female — dog): the former inherit the life strategy and lifestyle of the wolf, and the latter — dogs, therefore they live in packs (parcels) of different ages all year round and can unite more than 18 individuals in a pack. Analysis of the social, spatial and behavioral niches (“sub-niches”) of feral dogs, the wolf and its hybrids showed that they occupy different ecological niches. The author not only proposed a new approach to studying the fundamental and realized niches of other animal species, but also demonstrated it using the example of studies of the width of the trophic niche of wolf and elk populations.

*Keywords:* wolf, family, hybrids, fundamental, realized and trophic niches, niche width, elk