

УДК 599.742.11:591.556.4

## ВОЛК (*Canis lupus* L.) КАК МОДЕЛЬ В ИССЛЕДОВАНИЯХ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ ВИДА

© 2023 г. В. В. Кочетков\*

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,  
поселок Заповедный, Тверская область, Россия

\*e-mail: kvaldai@mail.ru

Поступила в редакцию 25.05.2023 г.

После доработки 20.07.2023 г.

Принята к публикации 09.08.2023 г.

Особенности структурно-функциональной организации каждого вида животных органично вписываются в жизнь биосферы. Чтобы понять их место и роль, необходим новый подход в методах изучения. На основании многолетних исследований (1975–2022 гг.) экологии и поведения волка принята попытка понять особенности структурно-функциональной иерархии жизненной стратегии этого вида. Показано с аргументацией: стратегия особи – адаптироваться к обитанию в окружающей среде; стратегия пары – сформировать “территорию” и вписаться в общую структуру популяции; стратегия семьи – вырастить и воспитать потомство; стратегия популяции – сохранить генетическое разнообразие, закрепленные адаптации и устойчивость в окружающей среде обитания; стратегия вида – сохранить ареал обитания; стратегия в сообществе (биоценозная) – участие в сохранении и формировании определенного видового биоразнообразия; стратегия в экосистеме (биогеоценозная) – участие в структурных, функциональных и энергетических процессах.

**Ключевые слова:** волк, экология, поведение, жизненная стратегия, структура, адаптация

**DOI:** 10.31857/S0042132423060054, **EDN:** CPPRSK

### ВВЕДЕНИЕ

Согласно пониманию А.А. Любищева (Любищев, 1982), само положение объекта в естественной системе характеризует основные его свойства. Чтобы понять место и значение каждого вида животных в любой природной системе, необходим подход, аналогичный периодическому закону Менделеева, сведенному в таблицу, например паспортизация каждого вида по определенной стандартной форме. Первый этап в этом направлении – показать возможный вариант особенностей многоуровневой организации жизнедеятельности волка как вида.

Парадигма иерархической организации животного мира является основополагающей при изучении структурно-функциональной организации вида. Согласно концепции (Карпенков, 1997), структурные уровни различаются не только по классам сложности, но и по закономерностям функционирования. При этом каждый последующий уровень включает в себя предыдущий, образуя таким образом единое целое, где низший уровень содержится в высшем.

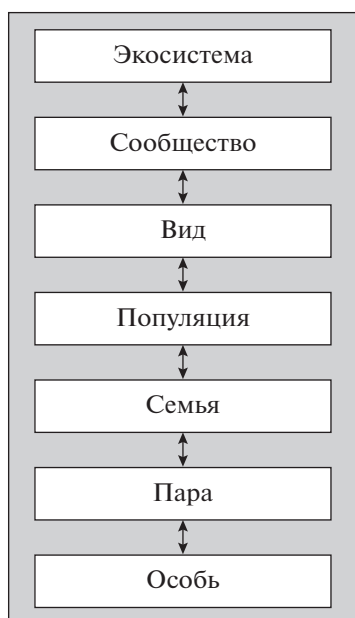
Даже незначительная ошибка в понимании закономерностей структурно-функциональной организации того или иного уровня может привести

к искаженному восприятию жизнедеятельности всей системы. Но каковы особенности этой иерархии и закономерности ее проявления применительно к конкретному виду или экологической группе в конкретной экосистеме?

Рассматривая роль хищников в биоценозах и биогеоценозах, исследователи акцентируют внимание на взаимоотношениях хищник–жертва, отмечая регуляторные, селекционные и санитарные функции хищников, но не рассматривают многомерную роль этой группы животных в жизнедеятельности сообществ и экосистем.

Экологическая система обладает, по меньшей мере, двумя свойствами – видовым разнообразием и устойчивостью. Чем сложнее биоценоз, чем больше число трофических связей, тем шире диапазон компенсаторных механизмов, тем выше стабильность. Следовательно, стабильность сообщества – это функция числа связей, в первую очередь трофической сети. Если видовой состав сокращается, то увеличивается подвижность животных, усиливается изменчивость их численности и снижается устойчивость системы (Одум, 1975).

Каждый вид и совокупность видов конкретного трофического уровня выполняют определенные функции в биогеоценозе и взаимосвязаны с



**Рис. 1.** Схема организации иерархической структуры волка.

другими видами и уровнями. Следовательно, комфортное сосуществование видов налагает на конкретный вид определенные обязанности перед сообществом и экосистемой.

Роль хищников в функционировании биогеоценозов изучена недостаточно, а их значение гораздо шире и глубже, чем принято было считать ранее. Установлено, что живая материя имеет сложную иерархическую структурно-функциональную организацию: от атомов до биосферы.

Каждому виду животных прописано свое место и роль в биосфере, которые можно понять, в том числе, и через изучение особенностей их жизненной стратегии. Цель данной работы — показать возможный вариант организации жизненной стратегии на примере вида *Canis lupus* L. на разных уровнях: особи, пары, семьи, популяционном, видовом, биоценозном и биогеоценозном.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В течение длительного периода (1975–2022 гг.) изучались экология и поведение волка на контрольной территории площадью 1000 км<sup>2</sup>: заповедное ядро и охранный зона Центрально-Лесного биосферного заповедника (ЦЛБЗ), прилегающие участки охотничьих хозяйств. Основные методы сбора полевого материала — тропление и маршрутное обследование. По следам волка во все сезоны года пройдено около 2500 км, а по маршрутам — более 19000 км (пешком, на лошади, на велосипеде, на снегоходе).

Ежегодно определялась численность популяционной группировки волка, ее половая, возрастная, социальная, территориальная и пространственная структуры, особенности питания, охотничьего поведения, взаимоотношений с дикими и домашними животными.

Особое внимание уделялось многоплановым исследованиям взаимоотношений в системе хищник—жертва на примере волк—лось. В снежный период методом тропления следов восстанавливали процесс охоты хищника. По возможности регистрировалось поведение и каждого члена стаи, и лоса: местонахождение особей на разных этапах охоты, последовательность их перемещений, преднамеренные и опережающие события действия; особенности местности.

Картирование позволило восстановить процесс охоты и поведение особей на разных этапах с учетом реакций хищника и жертвы друг на друга и на особенности местности. Осмотрено 189 жертв диких и домашних животных, 127 охот волков на лосей. Выделены и классифицированы способы охоты волка на лоса (прием, который применяет хищник, чтобы добыть жертву) и процесс охоты (детализированное отражение охоты от поиска жертвы до ее умерщвления). Такое разделение позволило не только глубже понять проявления интеллектуального поведения волка и лоса, но и выявить наличие защитных механизмов жертвы от пресса хищника.

Материалы полевых наблюдений формировались по биологическим (а не календарным) годам: с мая текущего года по апрель следующего года (05.1978–04.1979), то есть от рождения щенков волка в семьях до их расселения по территории. Более подробно методики и объем собранного материала изложены в статьях автора (Кочетков, 2007, 2015).

“Территорией” мы будем называть часть суши, на которой проживают одиночка или семья волков, формируя здесь определенную структуру жизненного пространства обитания и не допуская на нее другие семьи волка. Чтобы отличить территорию от участка обитания, мы будем использовать кавычки (см. след. статью).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ обработанного полевого материала позволил выявить особенности динамики основных показателей жизнедеятельности популяции волка за 45-летний период и прийти к пониманию жизненной стратегии этого вида, которую можно представить в виде схемы (рис. 1).

Стратегия особи — адаптироваться к обитанию в окружающей среде, используя полученные жизненные навыки в семье и свое предназначение в дикой природе. Материалы исследований пока-

зали, что социальную структуру популяционной группировки волка в ЦЛБЗ составляют одиночные особи, пары и семьи (табл. 1).

Молодые особи уходят из семьи и покидают “территорию”. С этого момента начинают жить самостоятельно. Одни из них или погибают, или же ведут одиночный образ жизни. А наиболее удачливые или, возможно, приспособленные, выживают, формируют “территорию” и в случае появления на “территории” одиночки взрослой особи противоположного пола могут образовать пару, а затем и семью.

Отмечен случай, когда место погибшего летом самца из Устинской семьи занял полувзрослый самец из этой же семьи и помогал самке в выращивании волчат, но остался ли он затем с самкой — неизвестно.

Одиночки формируют индивидуальную “территорию” с сетью постоянных и временных маршрутов с ольфакторными метками. “Территория” одиночных особей, по наблюдениям в ЦЛБЗ, занимает часть “территорий” нескольких (до 3–4) семей. Объекты их охот — бобр, заяц-беляк, мышевидные грызуны, тетеревиные птицы и домашние животные, а также падаль домашних животных и остатки лося, кабана. Ведут одиночный образ жизни и при хорошей обеспеченности кормами конкуренцию парам и семьям в кормовом отношении не составляют, несмотря на агрессию семей к ним возле остатков жертвы. В связи со спецификой кормового рациона, их маршруты сформированы с учетом размещения объектов их охот: места концентрации зайца-беляка, бобровые поселения, населенные пункты. Следовательно, их экологическая ниша (трофическая, топическая, биотопическая, структурная) отличается от семей.

При низкой численности основного корма волка — лося и кабана, как это наблюдается в последние годы, в питании семей и пар возросла доля кабана, бобра и существенно снизилась эф-

фективность охот на лося. Увеличилась частота посещения рек, ручьев; произошли изменения и в построении суточных маршрутов. При такой ситуации одиночки становятся конкурентами для семей и пар.

Стратегия пары (основа будущей семьи, самец и самка) — сформировать “территорию” и вписаться в общую структуру популяции волка. В целом пара — это временное явление, так как ее предназначение — выполнение семейных функций, но при потере самкой детородных функций по разным причинам пара по-прежнему занимает “территорию”. Например, это регистрировалось у Горбуновской семьи (табл. 1).

Процесс формирования пар не изучен, а молодые особи покидают “территорию” родителей весной и в текущем году. Даже если они сформируют пару, выводка у них не будет. Размеры “территорий” пар не уступают семьям.

Наблюдения в ЦЛБЗ и Тверской обл. показали, что границы семей весьма лабильны и в фазе роста численность популяции существенно увеличивается за счет уплотнения при образовании новых пар, а затем и семей.

Если в период стационарной численности (1969–1974 гг.) в популяции волка Тверской обл. отмечены колебания числа пар в пределах от 6 до 13, семей — от 8 до 24, то в фазе роста (1975–1982 гг.) от 11 до 46 — для пар и от 44 до 163 — для семей. При низкой численности волка размеры “территорий” в районе исследований были не менее 1100–1200 км<sup>2</sup> при высокой обеспеченности кормовыми ресурсами: дикими и домашними животными. В период роста популяционной группировки зимой 1975/1976 гг. размеры “территорий” составляли 625–675 км<sup>2</sup> при плотности около 8 особей на 1000 км<sup>2</sup>, а зимой 1978/1979 гг. — 135–500 км<sup>2</sup> при плотности 15 особей на 1000 км<sup>2</sup> (Кочетков, 2007).

**Таблица 1.** Наличие пар и семей (залитый квадрат) волка на “территории” конкретной семьи

| Семья           | Биологический год |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |  |
|-----------------|-------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--|
|                 | 04.1976           | 04.1979 | 04.1981 | 04.1982 | 04.1983 | 04.1984 | 04.1985 | 04.1986 | 04.1988 | 04.1989 | 04.1990 | 04.1992 | 04.1996 | 04.2004 | 04.2006 | 04.2007 | 04.2008 | 04.2009 | 04.2011 | 04.2012 | 04.2014 | 04.2016 |  |
| Горбуновская    |                   |         |         |         | 2       |         |         |         |         |         |         |         |         |         | 2       | 2       | 2       | 2       | 2       | 2       | 2       |         |  |
| Белейкинская    |                   |         | 2       |         |         |         |         |         |         | 2       |         |         | 2       |         |         |         |         |         |         |         |         |         |  |
| Столоватская    | 2                 |         |         |         |         | 2       | 2       | 2       |         |         |         | 2       |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |  |
| Устинская       |                   | 2       | 2       |         | 2       |         |         |         | 2       | 2       |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |  |
| Дулинская       |                   |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |  |
| Могилицкая      |                   |         |         | 2       | 2       |         |         |         |         |         | 2       | 2       |         | 2       |         |         |         |         |         |         |         | 2       |  |
| Черноверховская |                   | 2       |         | 2       | 2       |         | 2       |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |  |

Стратегия семьи – вырастить и воспитать волчат: научить их приемам охот (самостоятельно охотиться на определенные виды потенциальных жертв), организации использования “территории” семьи и этикету жизни в природе. Воспитание начинается с логова: молодые особи запоминают схему расположения троп от логова к местам охот, тип водопоя, выбор места для щенения, то есть здесь закладываются знания для формирования семейно-гнездовой инфраструктуры (Кочетков, 2015).

Молодые волки запоминают территориально-пространственную организацию, где центром “территории” семьи служит логово, которое в период рождения волчат является точкой, а в период выкармливания и воспитания – это безопасное место, где обитает выводок.

По мере взросления волчат родители вначале знакомят их с запахом и вкусом диких и домашних животных – потенциальных будущих жертв этого хищника. Затем учат умерщвлять небольшую жертву. Когда молодые окрепнут, родители расширяют границы “территории”, осваивая новые местообитания вместе с ними, знакомя с местами размещения диких и домашних животных, правилами общения с соседними семьями, другими животными, обучая охотам на диких и домашних животных.

Приоритет в охотах отводится диким копытным животным.

Анализ питания в ЦЛБЗ шести семей в период 1976–1997 гг. ( $n = 1228$ ) показал, что процент встречаемости в экскрементах волка остатков лося составил от 46.2 до 67% (в среднем 54%), кабана – 6.3–22.2% (13%). В период роста численности популяционной группировки (1975–1985 гг.) встречаемость лося составила от 34.7 до 88.8% (в среднем 59%), кабана – от 2.6 до 24.3% (7%) по семи семьям ( $n = 828$ ). Приобретая навыки в охотах на определенные виды потенциальных жертв, новые семьи будут добывать в первую очередь их. Но в зависимости от принадлежности к той или иной популяции акцент в выборе приоритетной жертвы может меняться. Например, успешные охоты на кабана в ЦЛБЗ регистрировались с 1972 г., в Дарвинском заповеднике (Вологодская и Ярославская обл.) за длительный период успешные охоты регистрировались очень редко (Вишневский, 1982), в Жигулевском заповеднике (Самарская обл.) волки на кабанов не охотились (Белянин, 1979).

Молодые волки не только проходят обучение в постановке ольфакторных меток внутри и на границе “территории”, но и в расшифровке меток соседних семей.

Стратегия популяции – сохранить генетическое разнообразие, закрепленные адаптации и устойчивость в окружающей среде обитания. Для популяции циклическая динамика численности является закономерной и представляет собой

проявление внутренних механизмов регуляции. При сравнении основных популяционных изменений в популяционной группировке или популяции с другими популяциями в пределах ареала обитания этого хищника установлено, что временное прохождение фаз популяционного цикла во многих популяциях совпадает (Кочетков, 2007).

Численность любого вида непостоянна и на временном отрезке меняется, а колебания численности не хаотичны (как полагали ранее), а подвержены определенным закономерностям, и такие колебания называли волнами жизни. При этом, одна волна представляет собой полный популяционный (или экологический) цикл, включающий следующие фазы: низкая численность, рост численности, пиковая (то есть максимальная для данной популяции) численность, снижение численности и вновь низкая (стационарная) численность.

Если в популяции включается механизм перехода из одной фазы в другую, то происходят сопутствующие этой фазе изменения, то есть тенденция (или направленность) происходящих в популяции изменений будет связана именно с этой фазой. При этом смена фаз сопровождается не только количественными, но и качественными изменениями, так как действие внутривидовых механизмов саморегуляции проявляется не только в регулировании смертности и рождаемости, но и затрагивает популяционные структуры: половую, возрастную, социальную, топическую и территориальную (Кочетков, 2007).

Главная функция популяции – организация размножения и использование ресурсов “территории”, а показателем, указывающим на внутривидовые флуктуации, служит динамика численности особей. И это не только процесс индивидуального приспособления, но и особый тип популяционной адаптации (Наумов, 1967), при котором любая популяция способна в принципе регулировать свою численность таким образом, чтобы не подрывались возобновляемые ресурсы местообитания (Chitty, 1960).

В стационарном состоянии популяции ее генофонд минимален, но в фазе роста численности в генофонде происходят следующие изменения: увеличивается число щенков аборигенных семей (со своим генотипом), к ним подключаются щенки вновь образованных семей, внося свои фенотипы и генотипы в популяцию, появляются расселяющиеся особи, и на пике численности популяция выбирает на арену жизни максимальный генофонд.

Следует учитывать, что основателями новых семей могут стать особи из других популяционных группировок или популяций со своим генотипом и адаптациями к жизни в родной среде обитания. В результате дисперсии в пространстве

происходит регулярное перемешивание особей, что ведет к обогащению генофонда и структурно-функционально-топическим изменениям.

При снижении численности происходит отбор, и в фазе стационарной численности генофонд вновь минимален, но его состав определяет уже иной набор генотипов и адаптаций, наиболее приспособленный к новым условиям среды обитания. Таким образом, при меняющихся условиях среды обитания и при наличии дисперсии формируются популяционные группировки и популяции с определенным укладом жизни.

Стратегия вида — сохранить ареал обитания. Первое условие — устойчивость популяций волка. Второе — дисперсия, то есть способность особей волка к расселению и образованию новых семей. Максимальное расстояние перемещения от родительского дома может достигать 700 и более километров (Gese, Mech, 1991; Mech et al., 1998), поэтому интересы популяции и вида оказались выше интереса семьи. Третье условие — наличие пускового механизма, определяющего переход популяции в ту или иную фазу популяционного цикла.

Характерно, что и для волка, и для лося, не подверженных влиянию антропогенных факторов, наблюдаются такие же волны жизни, как и в эксплуатируемых популяциях этих видов. Следовательно, пресс охоты, не являясь определяющим для колебаний численности волка, может влиять на этот процесс, вероятно, замедляя или удляняя прохождение фаз.

Фактически одновременный рост численности популяций волка на обширной территории бывшего СССР (Кочетков, 2007) указывает на то, что вид обладает внутривидовым механизмом, синхронизирующим переход в фазу роста численности если не всех популяций, то, по крайней мере, части из них.

Анализ многолетней динамики численности фактически изолированной популяции волка в национальном парке Айл-Ройал (Isle Royale National Park, USA) (Vucetich, Peterson, 2013) и в Тверской обл. показал большое сходство между популяциями в прохождении фазы роста численности. Статистический анализ подтвердил, что группировки этого хищника в Тверской, Пермской обл. и национальном парке Айл-Ройал относятся к разным популяциям ( $\chi^2 = 201.92$ , 20 *df*,  $p < 0.001$ ). Достоверна синхронность и идентичность роста численности популяций волка при сравнении популяций: в национальном парке Айл-Ройал, в Тверской ( $r^2 = 0.92$ ,  $p < 0.001$ ), Пермской ( $r^2 = 0.77$ ,  $p < 0.001$ ), Кировской ( $r^2 = 0.72$ ,  $p < 0.01$ ) областях, в Киргизии ( $r^2 = 0.94$ ,  $p < 0.001$ ), на Северо-Западе СССР (РФ) ( $r^2 = 0.78$ ,  $p < 0.001$ ), на европейской ча-

сти СССР (РФ) ( $r^2 = 0.84$ ,  $p < 0.001$ ), в Предкавказье ( $r^2 = 0.65$ ,  $p < 0.01$ ) (Кочетков, 2007).

Следовательно, на видовом уровне механизмы внутривидовой саморегуляции проявляются в синхронном переходе популяций в фазу роста численности и идентичном прохождении этой фазы. Действие внутривидовых и внутривидовых механизмов саморегуляции сохраняется и при длительном антропогенном воздействии на популяцию волка.

Стратегия в сообществе (биоценотическая) — участие в сохранении и формировании определенного видового биоразнообразия, — вероятно, одна из важнейших функций волка как вида в дикой природе.

Изъятие волка из национальных парков Северной Америки сказалось на видовом биоразнообразии экосистем: одни виды животных покинули территорию парка, но появились другие. Это вызвало ответные реакции в экосистемах: изменилась не только численность определенных видов животных, но и территориально-пространственное размещение; у тополя и ивы исчезли подрост и поросль, приостановилось возобновление роста многих растений.

Отсутствие волка в биоценозах сказалось отрицательно и на жизнедеятельности биоты рек и ручьев (Beschta, Ripple, 2008a, 2008b). Следовательно, волк не только играет определенную положительную роль в системе хищник—жертва, но и задействован в более глубоких взаимоотношениях в биоценозах, оказывая не только прямое, но и косвенное влияние на видовое разнообразие, в первую очередь через трофические цепи.

Волк обеспечивает кормами других животных в зимний период, когда доступность белковой пищи для многих из них ограничена, не поедая убои крупной жертвы полностью. В Саяно-Шушенском заповеднике (Красноярский край) за 25-летний период наблюдений на остатках добычи волка было зафиксировано 28 видов животных в том числе 17 видов млекопитающих и 11 видов птиц (табл. 2).

В Окском заповеднике (Рязанская обл.) среди животных-комменсалов регистрировали большую синицу, сороку, вóрона, лисицу, енотовидную собаку, кабана, а в лесной зоне Евразии на убоях лося отмечали синиц (больших и гаичек), кукушку, дятла, большескловую ворону, кедровку, сойку, голубую сороку. В южных регионах — большого подорлика, ястребов — тетеревику и перепелятника, зимняка, серую неясыть, сойку, грача, галку, скворца, полевого воробья, озёрную чайку, беркута, степного орла, могильника, орлана-белохвоста, бородача, сипа, грифа, болотного луны, серую ворону.

**Таблица 2.** Видовой состав и частота встреч млекопитающих и птиц у остатков жертв волка (по: Кожечкин, Хританков, 2013)

| Вид животного        | Число встреч | %         |
|----------------------|--------------|-----------|
| <b>Млекопитающие</b> | <b>356</b>   | <b>60</b> |
| росомаха             | 147          | 25        |
| кабан                | 122          | 20        |
| соболь               | 57           | 10        |
| рысь                 | 19           | 3.2       |
| норка                | 3            | 0.5       |
| колонок              | 2            | 0.3       |
| лисица               | 3            | 0.5       |
| белка                | 1            | 0.2       |
| заяц-беляк           | 2            | 0.3       |
| <b>Птицы</b>         | <b>237</b>   | <b>40</b> |
| ворон                | 172          | 29        |
| беркут               | 14           | 2.4       |
| коршун               | 5            | 0.8       |
| мелкие птицы         | 46           | 7.8       |

Согласно наблюдениям исследователей, в зависимости от поведения волков около убитых жертв комменсалы потребляют или незначительную часть остатков или подбирают все полностью. В Кызыл-Агачском заповеднике (Азербайджан) птицы-комменсалы полностью очищали от мяса убитого волком кабана за 1–1.5 сут (в поле зрения насчитывали до 60 болотных луней). В Атырауской обл. (до 1991 г. Гурьевской обл., Казахстан) на труп сайгака одновременно кормились до 15 грачей и серых ворон и до 9 орланов-белохвостов, которые съели жертву за двое суток. В Бадхызском заповеднике (Туркменистан) отмечали на одной жертве до 22 особей сипов и грифов, в низовьях Иргиза — до 28 орлов-могильников (Бибикив, Матюшкин, 1985). В ЦЛБЗ неоднократно регистрировали встречи медведя возле убоев лося, добытого волками.

Не изучено значение волка в жизни насекомых, хотя в утилизации остатков лося участвуют жуки-навозники, кожееды, моли, жуки-могильщики. Также необходимые элементы для жизнедеятельности насекомые находят и в экскрементах волка. Таким образом, волк способствует поддержанию жизнедеятельности и этих видов, снабжая их макро- и микроэлементами.

Стратегия в экосистеме (биогеоценозная) — участие в структурных, функциональных и энергетических процессах. В жизнедеятельности биогеоценозов участвуют все виды животных и растений. Проследить роль каждого сложно, но на примере волка мы можем частично показать участие вида в этом процессе.

Общепризнано, что основные функции хищников в экосистеме — регуляторные, так как они ограничивают численность популяций потенциальных жертв, и селективные, так как в первую очередь из популяций жертв изымаются животные больные, ослабленные и травмированные.

Современные исследования экологии и поведения волка показали, что значение хищников гораздо шире и глубже. Например, после истребления волка в национальных парках Северной Америки в экосистемах произошли изменения, отрицательно сказавшиеся на одних видах и положительно — на других (Beschta, Ripple, 2008a, 2008b, 2009). Возвращение волка повлияло на структуру и функционирование экосистем.

Оказывая воздействие на численность и биотопическое размещение копытных животных, волки способствуют активному росту подростов в фитоценозах, а реинтродукция волка в исторические места его ареала дала возможность выявить степень и направленность этого воздействия. В течение 75 лет его экологическая ниша оставалась свободной, и это вызвало негативные изменения в сообществах и экосистемах на видовом, пространственном и энергетическом уровнях.

В Йеллоустонском парке (Yellowstone National Park, USA) число оленей быстро возросло, соответственно, нагрузка на растительность значительно увеличилась (волки поддерживали такую численность копытных, при которой последние не уничтожали полностью поросль ив и тополей), расширился диапазон активно посещаемых оленями биотопов. Из-за отсутствия молодых деревьев, основной пищи бобров, последние покинули парк, возводимые ими плотины размыло, исчезли влаголюбивые растения, в результате этого не стало и медведя.

Когда волков вернули в парк, они наполовину сократили популяцию оленя, что привело к активному росту многих растений. Из-за прессы оленей в период отсутствия волка все больше и больше сокращалась численность тополей среднего размера и их поросли. Если бы не волки, тополя исчезли бы полностью. С появлением молодых деревьев в парк вернулись бобры.

Возвращение волков отразилось и на жизни других обитателей парка — койотов, гризли, рыжих лисиц, воронов и даже мелких птиц. Анало-

гичные изменения биологи наблюдали в Национальном парке Банф (Banff National Park, Canada), когда в него в 1980-х гг. вернулись волки: через несколько лет после их появления здесь снова выросли ивы, вдвое увеличилось видовое разнообразие и численность певчих птиц. По мнению ученых, волк — главный фактор, ответственный за формирование экосистемы.

Основной компонент экосистемы, подвергающийся прямому и косвенному воздействию со стороны волка, — дикие копытные. Взаимоотношения хищника с копытными в основном трофические (питание), территориальные (размещение по сезонам, по зонам), топические (сокращают жизненное пространство местообитания) и биоценотические (в зависимости от соотношения численности волка и копытных меняется величина пресса на остальные виды; остатками жертв питаются и другие животные).

Фактически на всем протяжении ареала волка основу его питания составляют дикие копытные, оказывая воздействие на которых, волк тем самым влияет и на функционирование системы волк—копытные—пастбища. От степени и характера воздействия хищника на жертву зависит состояние и направленность изменений в коренных лесах. Копытные животные, поедая листовые породы, способствуют сохранению хвойных лесов, объедая и обламывая ивняки, они притормаживают их развитие, что способствует зарастанию ветровалов и вырубков хвойными породами.

Хвойный густой лес снижает интенсивность снеготаяния и увеличивает его продолжительность, снижает сток малых обычно не замкнутых водосборов, делает его распределение в течение года более равномерным; замедляя сток талых и дождевых вод, благоприятствует не только переводу поверхностного стока в почвенные, грунтовые и подземные воды, но и, в конечном счете, — поддержанию более высокой водоносности рек в летний период и сохранению видового разнообразия.

Энергетика у хвойных и листовых лесов различна, следовательно, через влияние волка на копытных животных, а тех — на лес, поддерживается или меняется структура, функциональность и энергетика биогеоценозов. Изменения в цепочке волк—копытные—пастбища влияют и на жизнедеятельность других видов животных и растений прямо или косвенно, что также отражается на структурно-функциональных и энергетических особенностях экосистем.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Каждому структурному уровню у волка как вида соответствует определенная жизненная страте-

гия, но вышестоящий уровень всегда доминирует над нижестоящим. При низкой численности популяции размеры “территорий” семей увеличиваются вне зависимости от кормовых свойств угодий, что способствует сохранению ареала обитания вида. Волк может вести одиночный образ жизни, в паре и семейный. Но именно семья является основой для выполнения волком биоценологических и биогеоценологических функций в природе.

Многолетние наблюдения показали, что волк очень пластичен в поведении, но консервативен в запрограммированной видовой стратегии жизнедеятельности в природе. Размеры “территорий” не постоянны, но остаются неизменными их структура и организация. Ежегодно молодые волки покидают “территорию” семьи. Таким образом расселяющиеся особи не только способствуют передаче генов, поддерживая тем самым богатство популяционного генофонда на высоком уровне, но сохраняют и передают в следующие поколения экологические и поведенческие традиции семьи. В зависимости от состояния среды обитания видовой и количественный состав кормов семей меняется, но никогда не утрачивается способность к добыче копытных животных.

Сравнивая жизнедеятельность волка из разных популяций, легко выявить особенности их адаптаций и консерватизм, что в последующем может лечь в основу планов по управлению популяциями этого хищника через воздействие на определенные популяционные группировки волка.

Элиминация отдельных родительских пар и семей приводит к их разрушению, увеличению количества одиночных особей и таким образом влияет на структуру экологической ниши популяции, снижая пресс на копытных и увеличивая воздействие на других животных — потенциальных жертв этого хищника.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит охотоведов Тверской (до 1990 г. Калининской) области и инспекторов службы охраны Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника за оказанную помощь в сборе полевого материала по экологии и поведению волка.

Автор благодарит анонимных рецензентов за труд по редактированию статьи, ценные и точные замечания, не только способствовавшие качественному улучшению рукописи, но и дающие начало новым исследовательским идеям. Искренне признателен редакции журнала за добросовестное исполнение своих обязанностей и тактичность.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания по теме “Динамика явлений и процессов в южнотаежном комплексе Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника” (1-22-87-1).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Подтверждаю, что все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белянин В.Н. Волки в Жигулях // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих М.: Наука, 1979. С. 86–87.
- Бибииков Д.И., Матюшкин Е.Н. Взаимоотношения с птицами-падальщиками // Волк: происхождение, систематика, морфология, экология / Ред. Д.И. Бибииков. М.: Наука, 1985. С. 370–374.
- Вишневский Ю.Н. Некоторые черты зимней экологии волка Молого-Шекснинской низины // Экология, охрана и использование хищных млекопитающих в РСФСР / Ред. В.А. Забродин. М., 1982. С. 73–80.
- Карпенков С.Х. Концепции современного естествознания. М.: Культура и спорт, 1997. 520 с.
- Кожечкин В.В., Хританков А.М. Участие в утилизации добычи волков птиц и таежных зверей // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России / Мат. V междунар. науч.-практ. конф. (21–23 июня 2013 г., Москва). М.: МСХА, 2013. С. 282–284.
- Кочетков В.В. Динамика и структура популяций волка в фазе роста численности при антропогенном прессе: особенности и закономерности // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 2. С. 229–238. [Kochetkov V.V. Dynamics and structure of developing wolf population under anthropogenic pressure: features and patterns // Biol. Bull. 2007. V. 34. P. 185–193.]
- Кочетков В.В. Филопатрия и дисперсия в популяции волка (*Canis lupus* L.) // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22 (3). С. 388–397. [Kochetkov V.V. Philopatry and dispersal in the wolf population (*Canis lupus* L.) // Contemp. Probl. Ecol. 2015. V. 8 (3). P. 317–325.]
- Любичев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. 1967. Т. 46 (10). С. 1470–1486.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Beschta R.L., Ripple W.J. Wolves, trophic cascades, and rivers in the Olympic National Park, USA // Ecohydrology. 2008a. V. 1. P. 118–130.
- Beschta R.L., Ripple W.J. Recovering riparian plant communities with wolves, in northern Yellowstone USA // Restor. Ecol. 2008b. V. 3. P. 380–389.
- Beschta R.L., Ripple W.J. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States // Biol. Conserv. 2009. V. 142. V. 11. P. 2401–2414.
- Chitty D. Population process in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. V. 38 (1). P. 99–113.
- 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.
- Mech L.D., Adams L.G., Meier T.J. et al. The wolves of Denali. Minneapolis: Univ. Minnesota Press, 1998. 227 p.
- Vucetich J.A., Peterson R.O. Ecological studies of wolves on Isle Royale. Annual Report 2012–2013. www.isleroyalewolf.org

## Wolf (*Canis lupus* L.) as a Model in Studies of the Structural and Functional Hierarchy of the Species Life Strategy

V. V. Kochetkov\*

Central Forest State Natural Biosphere Reserve, Village Reserve, Tver region, Russia

\*e-mail: kvaldai@mail.ru

Structural and functional vital activity of each animal species organically fits into the life of the biosphere. To understand their place and role, a new approach to study methods is needed. Based on many years of research (1975–2022) on the ecology and behavior of the wolf, an attempt was made to understand the features of the structural and functional hierarchy of the life strategy of this species. Shown with argumentation: the strategy of the Individual is to adapt to living in the environment; the couple's strategy is to form a habitat and fit into the general structure of the population; the Family's strategy is to raise and educate wolf cubs; Population strategy — to preserve genetic diversity, fixed adaptations and sustainability in the environment; the strategy of the Species is to preserve the habitat; strategy in the Community (biocenosis) — participation in the conservation and formation of certain species biodiversity; strategy in the Ecosystem (biogeocoenosis) — participation in structural, functional and energy processes.

**Keywords:** wolf, ecology, behavior, life strategy, structure, adaptation